

Федеральное государственное автономное образовательное учреждение высшего образования «Национальный исследовательский Нижегородский государственный университет им. Н.И. Лобачевского»

На правах рукописи

ЖИХАРЕВ ВЯЧЕСЛАВ СЕРГЕЕВИЧ

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

1.5.15. Экология (биологические науки)

Диссертация на соискание учёной степени
кандидата биологических наук

Научный руководитель:
доктор биологических наук, профессор
Шурганова Галина Васильевна

Нижний Новгород

2023

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ.....	3
ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ	10
1.1. Зоопланктон устьевых областей притоков пресноводных водоёмов	10
1.2. Проблема биологических инвазий зоопланктона Европейской России	14
ГЛАВА 2. ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЯ	20
2.1. Горьковское водохранилище и его притоки	21
2.2. Чебоксарское водохранилище и его притоки	24
2.3. Куйбышевское водохранилище и его притоки	31
ГЛАВА 3. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ	36
ГЛАВА 4. ВИДОВОЕ БОГАТСТВО ЗООПЛАНКТОНА	42
4.1. Видовое богатство и экологическая характеристика зоопланктона.....	42
4.2. Сходство видового состава устьевых областей	48
4.3. Редкие и чужеродные виды зоопланктона	50
4.3.1. <i>Ilyocryptus spinifer</i> Herrick, 1882	52
4.3.2. <i>Pleuroxus denticulatus</i> Birge, 1879.....	55
4.3.3. <i>Thermocyclops taihokuensis</i> Harada, 1931	59
4.3.4. <i>Leptodiatomus</i> cf. <i>angustilobus</i> (Sars G.O., 1898).....	61
ГЛАВА 5. СТРУКТУРНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ СООБЩЕСТВ ЗООПЛАНКТОНА УСТЬЕВЫХ ОБЛАСТЕЙ.....	67
5.1. Видовая структура сообществ зоопланктона.....	68
5.2. Влияние факторов среды на видовую структуру зоопланктона экотонного сообщества	76
ГЛАВА 6. ВИДОВАЯ СТРУКТУРА СООБЩЕСТВ ЗООПЛАНКТОНА В УСЛОВИЯХ ТРОФИЧЕСКОГО ГРАДИЕНТА.....	82
6.1. Характеристика параметров окружающей среды.....	83
6.2. Структурная организация зоопланктона в трофическом градиенте.....	85
6.3. Влияние факторов среды на видовую структуру зоопланктона в устьевых областях крупных рек	87
ГЛАВА 7. ЧУЖЕРОДНЫЕ ВИДЫ И ИХ РАСПРОСТРАНЕНИЕ В УСТЬЕВЫХ ОБЛАСТЯХ ПРИТОКОВ ВОДОХРАНИЛИЩ СРЕДНЕЙ ВОЛГИ	92
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	100
ВЫВОДЫ	102
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ.....	104
ПРИЛОЖЕНИЕ	134

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность исследования. Речные (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 четкие 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 распространенными являются простые, эстуарные и эстуарно-дельтовые устьевые области, морфологическое строение которых значительно усложняется наличием отмелей, песчаных кос, рукавов и других морфологических структур. Исследований, посвященных 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 зоопланктера, 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.

Практическая значимость. Результаты работы могут внести вклад в решение ряда практических задач, а именно учет 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 Плавающий 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.

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.

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 ученых 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).

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.

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 проф. д.б.н. 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. Золотаревой, 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. 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.

ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

1.1. Зоопланктон устьевых областей притоков пресноводных водоёмов

В лотических системах при условии их высокой динамичности зачастую наблюдаются различные экологические градиенты. Учитывая, что однонаправленный поток является определяющей характеристикой рек, естественно, что изучение градиентов от верховьев до нижнего течения стало доминирующей темой в лотической экологии во второй половине XX-го века. Концепция зональности водотоков (Illies, Botosaneanu, 1963) и концепция речного континуума (Vannote et al., 1980) обеспечивают, по существу, однонаправленную (продольную) перспективу, в то время как концепция гипорейного коридора (Stanford, Ward, 1993) также включает интерактивные пути в боковом и вертикальном измерениях в пределах аллювиальных пойм, однако эти концепции или не затрагивают или крайне скудно описывают процессы, которые происходят в устьевых областях рек.

По В.Н. Михайлову с соавторами (2018) *устьевые области рек* это – особые географические объекты, охватывающие районы впадения реки в приемный водоём (океан, море, озеро), обладающие специфическим строением и экологическими условиями, переходным от речного к морскому (озёрному) гидрологическим режимом и формирующийся и изменяющийся под воздействием специфических устьевых процессов – динамического взаимодействия и смешения водных масс реки и приёмного водоёма, отложения и переотложения речных и частично морских (озёрных) наносов, приводящих к образованию устьевого конуса выноса, а часто и дельты.

В устьевых областях наблюдается высокая гетерогенность видовой структуры в гидробиоценозах, однако в условиях сильных гидрофизических и гидрохимических градиентов способны формироваться отдельные сообщества, в том числе зоопланктона. Особый интерес в таких системах представляют переходные зоны, которые по совокупности признаков можно назвать экотонами.

Экотоны можно рассматривать как зоны напряжения между соседними сообществами (Clements, 1905; Odum, 1971). Однако такие формулировки являются крайне простыми. В конце XX-го века *экотоны* стали рассматривать как полупроницаемые границы (переходные зоны) между относительно однородными участками, где скорость изменения экологических моделей или процессов увеличивается по сравнению с окружающей средой (Wiens, 1992). В работе R.J. Naiman и Н. Decamps (1990) достаточно хорошо описана концепция водно-наземных экотонов, однако в речных экосистемах было проведено очень мало эмпирических работ по экотонам как таковым. Тем не менее, очевидно, что речные экотоны, существующие в широком диапазоне пространственно-временных масштабов, играют важную роль, связанную с видообразованием, биоразнообразием, биопродукцией и трансформацией питательных веществ (Ward, Wiens, 2001; Ward et al., 2002). Несмотря на важность изучения устьевых областей и экотонов, в частности, исследований направленных на решение проблем пространственного распределения планктонных организмов в таких системах, в зарубежной науке крайне мало. Наибольший вклад в представления о гидроэкологии устьевых областей был сделан отечественными учеными (Stolbunova, 2011; Bolotov et al., 2012, 2014; Krylov et al., 2010; Гидроэкология..., 2015; Мухортова, 2015 и др.).

В исследованиях А.В. Крылова и С.Э. Болотова с соавторами (Bolotov et al., 2012, 2014; Krylov et al., 2010; Гидроэкология..., 2015) а также О.В. Мухортовой (2015) устьевых областей притоков Рыбинского водохранилища показано, что зоопланктон водной системы притока, его устьевой области и водохранилища сложен весьма богатым фаунистическим комплексом. Наибольшее видовое богатство, таксономическая сложность и специфическая биоценотическая структура характерны для устьевой области притока и, особенно, её фронтальной зоны. По сравнению с сообществами граничащих водных объектов – рекой и водохранилищем – устьевая область притока характеризуется наиболее высокими величинами удельного числа видов, численности и биомассы зоопланктона. Благодаря буферным свойствам экотона во фронтальной зоне устьевой области

наблюдается ослабленная, по сравнению переходной зоной приёмника и водохранилищем, реакция зоопланктона на аномально высокие температуры воды. На участке стратификации во фронтальной зоне устьевой области притока равнинного водохранилища наблюдается расслоение водной массы. На границе более плотных речных вод возникает «второе дно», на котором беспозвоночные планктона достигают максимального развития. В условиях изменения кислородного режима в периоды наибольшего прогрева воды в аномально жаркие годы наблюдается нарушение эффекта «второго дна».

Исследования, проведённые V.N. Stolbunova (2011) в зарослях макрофитов устьевой области р. Ильдь показывают, что высокое видовое разнообразие имели ракообразные. Однако, ей обнаружено, что на участке с быстрым течением воды видовой состав и плотность зоопланктона в основном формировали коловратки. На литорали обратных водотоков, покрытой зарослями макрофитов, были отмечены высокие значения численности и биомассы зоопланктона, особенно в переходной зоне, где в большом количестве развивались рачки рода *Ceriodaphnia*. Плотность и биомасса ветвистоусых ракообразных достигала 80% от общего количества зоопланктона. Прибрежная мелководная часть в р. Ильдь, заросшая высшей водной растительностью в зоне обратных вод, судя по всему, является экотонем. Это подтверждается краевым эффектом, проявляющимся в более высокой степени развития зоопланктона.

Исследований систем река–водохранилище значительно больше, чем систем река–озеро и в особенности рек, которые являются притоками глубоких олиготрофных озер (Мазепова, Афанасьева, 1971). В исследовании Е.И. Зуйковой (2007) устьевых областей притоков оз. Телецкое продемонстрировано, что в условиях гористой местности, высокой скорости течения и низкого содержания биогенных элементов, наибольшим видовым разнообразием характеризуются коловратки. Зоопланктонные сообщества в устьевых областях притоков отличаются высокой степенью сходства с сообществами пелагиали и верховьев р. Бия. Фитофильные виды коловраток и ветвистоусых ракообразных, которые развиваются среди водной растительности в мелководных прогреваемых зонах

устьевых областей крупных притоков, в пелагиали озера не отмечены. Таким образом, роль притоков в структурной организации зоопланктоценозов водоёма-приёмника является незначительной.

J.H. Thorp и S. Montovani (2005) в своём исследовании обращают внимание, что в лотических системах важны следующие абиотические факторы среды: мутность, турбулентность потока, гидрологическое удержание, на которое влияют сток реки и доступ к защищенным местам с низкой скоростью течения, а также тепловые условия. Кроме того, R. Dekšne и A. Škute (2011), установили, что на изменение численности, биомассы и видового богатства зоопланктона, существенное влияние оказывают термические условия, гидрологический режим, содержание хлорофилла-а и фосфатов.

Важно отметить, что в условиях усиливающейся антропогенной эвтрофикации пресноводных водоёмов, исследования посвященные изменению качества воды являются ценными и несущими высокую практическую значимость. Эвтрофикация может привести к изменению не только качественных и количественных параметров зоопланктона, но и к изменению водных сообществ в зоне экотона между рекой и водохранилищем. Вопросы, связанные с экотонными эффектами и взаимным влиянием рек и водохранилищ, обсуждаются во многих работах (Kovachev, Uzunov, 1987; Beshkova, Botev, 1994; Kozuharov et al., 2009; Fikovska et al., 2022 и др.). В работе D. Kozuharov с коллегами (2007), на примере системы река–водохранилище в Болгарии показано, что в результате накопления загрязняющих веществ в донных отложениях экотонной зоны происходит увеличение степени эвтрофирования, что влечёт за собой отклик сообществ зоопланктона. Аналогичные результаты были получены при исследовании болгарского водохранилища Искыр (Stefanova et al., 2014).

Экотоны также интересны с точки зрения богатства и интенсивной переработки биогенных элементов. В исследовании J. Ejsmont-Karabian и её коллег (1993) было показано, что одним из наиболее характерных явлений, наблюдаемых в экотоне между рекой и водоёмом, было ингибирующее влияние речных вод на развитие сообществ макрофитов и зоопланктона, а в результате и на скорость

регенерации фосфора. Вероятно, для этого существует множество причин, действующих прямо и косвенно. Кроме того, в таких экотонах помимо мозаичной структуры распределения и функционирования сообществ, занимающих эту зону, следует также отметить некоторые направленные пространственные изменения от устья реки в сторону открытых водных участков.

Не менее важны фундаментальные причины высокого количественного и качественного развития зоопланктона в экотонах. Работ, посвященных данной теме крайне мало, а наиболее заметным можно считать исследование немецких учёных M. Welker и N. Walz (1999), которые в системе река–водоём обнаружили, что в переходных зонах важным контролирующим зоопланктон фактором могут быть бентосные организмы. Высокая интенсивность фильтрации и борьба за пищу могут подавлять развитие зоопланктона. В лотических условиях контроль со стороны бентоса заметно ниже ввиду его низкого количественного развития. Таким образом, данный лимитирующий фактор становится менее важным, однако на речных участках с высокой скоростью течения добавляются, не менее важные абиотические лимитирующие факторы. При этом переходная зона, где совокупность абиотических и биотических факторов наиболее благоприятна, наблюдается высокое количественное и качественное развитие зоопланктона.

При всём этом открытым остаётся вопрос о структурной организации зоопланктона в простых и эстуарно-дельтовых устьевых областях средних и крупных притоков равнинных водохранилищ.

1.2. Проблема биологических инвазий зоопланктона Европейской России

К настоящему времени биологические инвазии стали большой глобальной проблемой. Последствия вселения чужеродных видов в несвойственные им местообитания часто спрогнозировать крайне сложно. Необходимы многолетние мониторинговые наблюдения (Bollens et al., 2002). Развитие транспортных сетей, высокая антропогенная нагрузка на водные объекты и бесконтрольное перемещение фауны между странами и даже континентами приводит к усилению процессов

расселения организмов по нашей планете (Mooney, Hobbs, 2000; Peixoto et al., 2010; Попов, 2013). Во время создания водохранилищ на р. Волге происходило затопление многих водоёмов и водотоков. Именно так происходило заселение создаваемых водохранилищ новой фауной. Это самый простой пример региональных инвазий. Повышение интереса к процессу вселения видов в нехарактерные местообитания, осмысление масштабов и последствий этих процессов началось еще в начале XIX века, в разных странах, в рамках различных направлений биологии (Виноградова и др., 2009). Вышедшая в 1958 г. книга Ч. Элтона положила начало (в ряде зарубежных стран) к появлению нового научного направления – «инвазионной биологии» (Elton, 1958). Однако, с тех пор учёные так и не пришли к единой терминологии в классификации видов-вселенцев или чужеродных видов. В своём исследовании мы используем термин «чужеродный вид». В целом фауну чужеродных видов можно разделить на три большие группы: трансконтинентальные, тропические и средиземно-понтот-каспийские (преимущественно понто-каспийские).

Ярким примером трансконтинентальных чужеродных видов является североамериканская коловратка *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet, 1908). Этот вид обычен для водных объектов севера США и Канады. В середине прошлого века, *K. bostoniensis* проникла в водоёмы Западной Европы, а в начале XXI-го века была обнаружена в России в водоёмах Карельского перешейка (Иванова, Телеш, 2004). В последующие десятилетия *K. bostoniensis* активно расселялась в водоёмах и водотоках Европейской России. На сегодняшний день она обитает в более чем 80 водных объекта, и значительная часть этих местообитаний располагается в Нижегородской обл. (Zolotareva et al., 2022). Чужеродная коловратка найдена в Ивановском, Угличском, Шекснинском, Рыбинском, Горьковском, Чебоксарском, Куйбышевском, Камском и Можайском водохранилищах, а также многочисленных притоках водохранилищ и озерах их бассейнов (Жданова и др., 2016; Shurganova et al., 2017, 2019; Крайнев и др., 2018; Жихарев и др., 2020). Недавние исследования морфологии *K. bostoniensis*, показали, что длина ее тела и заднего шипа сильно и положительно между собой коррелируют. Также

установлено, что в глубоких мезотрофных водоёмах с высокой прозрачностью обитают более крупные особи, по сравнению с представителями этого вида из неглубоких эвтрофных водоёмов (Zolotareva et al., 2022).

Еще одним представителем трансконтинентальных чужеродных является веслоногий рачок *Acanthocyclops americanus* (Marsh, 1892). Этот вид также родом из водоёмов Северной Америки. Впервые в Европе был обнаружен в 1926 г. в Англии, а в других европейских странах лишь спустя тридцать лет (Dussart, 1967, 1971; Монченко, 1961). *A. americanus* является преимущественно пелагическим видом, который населяет преимущественно эвтрофные и высокоэвтрофные водоёмы (Alekseev, 2021). В результате вселения этого вида в водоёмы Англии в них произошла трансформация трофических сетей (Fryer, 1993). Затем этот вид стал доминировать во многих высокоэвтрофных водоёмах Бельгии, Франции и Испании (Alekseev et al., 2002; Sahuquillo, Miracle, 2013). Этот чужеродный вид активно расселяется в водохранилищах Средней Волги, которые в последнее десятилетие все чаще принимают черты эвтрофных и высокоэвтрофных водоёмов.

В своей новой работе В.Р. Алексеев (2021) упоминает, что до недавнего времени северной границей распространения этого вида была 60-я параллель, но в последнее десятилетие он распространился дальше в Арктику. Кроме того, в новых водохранилищах Европы *A. americanus* часто становится доминирующим видом. Распространение этого американского вида далее на восток Азии в настоящее время ограничено не смешиванием миграционных путей водоплавающих птиц, залетающих в Арктику через Каспийское море и Джунгарские ворота Монголии. Дополнительный фактор, который может спровоцировать формирование популяций *A. americanus* на востоке, может быть строительство новых водоёмов на Арктических реках Лена, Индигирка и Колыма. Аналогичная схема захвата планктонных ниш была отмечена в водоёмах европейской части бывшего СССР, построенных на рр. Днестр, Днепр, Дон и Волга, а также при создании водохранилищ и гидроэлектростанций на р. Енисей (Alekseev, 2021).

В настоящее время в бассейне р. Волги наблюдается небывалый бум на развитие чужеродной фауны. Большая часть видов-вселенцев являются либо

представителями теплолюбивого тропического комплекса, либо представителями понто-каспийской фауны. В Чебоксарском водохранилище и устьевой области р. Сура в 2018 г. был обнаружен тропический веслоногий рачок *Thermocyclops taihokuensis* Harada, 1931 (Zhikharev et al., 2020a). На тот момент это была вторая находка для бассейна р. Волги. Впервые этот вид обнаружила В.И. Лазарева (2018) на незарегулированном участке р. Волги ниже плотины Волжской ГЭС. Кроме того, в 2010-х *T. taihokuensis* был обнаружен в Волго-Ахтубинской пойме. Далее вид активно начал заселять р. Дон (Вехов и др., 2014) и Волго-Донской канал (Лазарева, Сабитова, 2020). Ареал этого вида покрывает Восточную и Центральную Азию, а также некоторые тропические регионы. Он встречается на Тайване (типовое местообитание), Филиппинах, в Таиланде, Китае, Корее, Восточном Вьетнаме, Японии, Узбекистане, Казахстане, Таджикистане и на Дальнем Востоке России (Mirabdullayev, Kuzmetov, 1997; Mirabdullayev et al., 2003; Lopez et al., 2017; Karanovic et al., 2017). Этот вид обитает в планктоне небольших водоёмов, рыбных прудов, а также в водоёмах рисовых полей (Mirabdullayev et al., 2003; Lopez et al., 2017). В 2019 г. *T. taihokuensis* был обнаружен в Шатском водохранилище (бассейн р. Оки) (Лазарева, 2021). В.И. Лазаревой (2021) было установлено, что *T. taihokuensis* даже при температуре воды 13°C имеет высокую численность и активно размножается. Данный водоём является наиболее западным местообитанием этого вида в европейской части России. На сегодняшний день, вид активно расселяется в бассейне р. Волги и, в особенности, Средней Волги, наращивает свою численность и может быть причиной трансформации аборигенных гидробиоценозов.

Другим тропическим видом-вселенцев в бассейне р. Волги является коловратка *Keratella tropica* (Apstein, 1907). *K. tropica* широко распространена в южных регионах и в тропиках. Коловратка обитает как в пресных, так и в солоноватых водах. В р. Шельда (Бельгия) *K. tropica* регистрируется ежегодно с 2003 г. (Van Damme et al., 2005). В Нидерландах этот вид нашли в 1959 г. в устье р. Рейн в пойменном водоёме Biesbosch, позже этот вид был снова замечен к югу от Роттердама и в озёрах около Амстердама (Leentvaar, 1961, 1980). В водных

объектах Испании и Франции *K. tropica* в настоящее время является постоянным компонентом зоопланктона (Guiset, 1977; De Ridder, 1981; Segers, 2007).

В России *K. tropica* широко распространена в основном в южных регионах (Чуйков, 2000). Эта тропическая коловратка обитает в водоёме-охладителе Нововоронежской АЭС (Живогова, 2007). По р. Волге этот начал распространяться в середине прошлого века, а уже в 1960-х гг. часто встречался в Саратовском водохранилище (Попов, 2006). В 2016 г. вид был обнаружен Кемеровской области в р. Кривой Ускат. Данная находка считается первой для Западной Сибири (Ермолаева, Кириллов, 2017). В 1981 г. *K. tropica* доминировала в Чебоксарском водохранилище в летнее время (Шурганова, 2007), однако затем ее численность сильно снизилась и в начале XXI-го века коловратка практически не встречалась в водохранилище и его притоках.

Третьей обширной группой чужеродных видов являются представители понто-каспийской фауны, в первую очередь это веслоногие ракообразные *Eurytemora caspica* Sukhikh & Alekseev, 2013 и *Heteroscope caspia* Sars G.O., 1897. Важную роль в натурализации этих видов играет минерализация воды, которая в р. Волга с 1960 г. по 2015 г. в среднем выросла на 50 мг/л (Цельмович, Отюкова, 2018). Изменение климата создает предпосылки для проникновения новых видов в несвойственные им местообитания (Биологические инвазии..., 2004; Occhipinti-Ambrogi, 2007). Из крупных ракообразных до зарегулирования по только *H. caspia* встречался в районе г. Саратов (Мордухай-Болтовской, Дзюбан, 1976). После создания Куйбышевского и Волгоградского водохранилищ *H. caspia* расселился до устьевой области р. Кама и во второй половине XX-го в период летней межени становился доминирующими в водохранилищах (Волга и её жизнь, 1978; Тимохина, 2000).

В конце XX-го века в Куйбышевском водохранилище появился интересный рачок *Eurytemora* cf. *affinis* (Porre, 1880), который достаточно быстро начал доминировать в водохранилищах Нижней Волги (Тимохина, 2000). В 2015 г. было установлено (Lazareva, 2020), что в р. Волге и р. Каме обитает не *E. cf. affinis*, а новый вид *E. caspica*, выделенный из группы видов «*affinis*» (Sukhikh et al., 2020).

Масштабные исследования В.И. Лазаревой (2019), проведенные в 2015–2017 гг. показали, что понто-каспийские копеподы *H. caspia* и *E. caspica* заселили Куйбышевское, Саратовское и Волгоградское водохранилище, а также незарегулированный участок Нижней Волги.

Кроме того, в бассейне Средней Волги были также обнаружены такие чужеродные виды как: *Ilyocryptus spinifer* Herrick, 1882; *Pleuroxus denticulatus* Birge, 1879; *Thermocyclops vermifer* Lindberg, 1935; *Calanipeda aquaedulcis* Krichagin, 1873. По некоторым из них подробная информация приведена в Главе 4.

Зоопланктон, как правило, хорошо приспособлен к распространению на большие расстояния с помощью широкого спектра естественных переносчиков (например, яйца, находящиеся в воздухе, водные птицы, прибрежные течения (Cáceres, Soluk, 2002; Frisch et al., 2007)), но антропогенная деятельность, такая как аквакультура, коммерческое судоходство и любительское плавание на лодках, в настоящее время обеспечивает беспрецедентную способность к распространению на большие географические расстояния (Carlton, Geller, 1993; Ruiz et al., 2000; Minchin, 2007). Соответственно, в настоящее время о чужеродном зоопланктоне сообщается из водоёмов почти во всех регионах земного шара (включая Арктику и Антарктиду), и во многих случаях это связано с далеко идущими экологическими и экономическими последствиями (Pimentel et al., 2005; Gollasch 2006; Connelly et al., 2007; Cuhel, Aguilar, 2013; Dexter, Bolles, 2020). Проблема биологических инвазий в водоёмах и водотоках Европейской России также заслуживает пристального внимания и контроля со стороны не только научного сообщества, но и природоохранных органов власти. Долговременные мониторинговые наблюдения в пресноводных экосистемах помогут не только при прогнозировании отклика экосистем на изменяющийся климат, но и смогут дать техническую базу для моделирования и, следовательно, более точного прогнозирования последствий вселения тех или иных чужеродных видов зоопланктона в новые местообитания.

ГЛАВА 2. ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЯ

В работе представлены результаты исследований устьевых областей рек, которые являются притоками водохранилищ Средней Волги, а именно Горьковского, Чебоксарского и Куйбышевского, а также приустьевых акваторий самих водохранилищ. Были обследованы устьевые области следующих рек: Мера, Шача, Ширмакша, Юг, Троца, Узола, Черная (Заволжье), Пыра, Жужла, Трестьянка, Черная (Сормово), Ока, Везлома, Кудьма, Керженец, Сундовик, Сура, Ветлуга, Большой Цивиль, Свияга, Казанка, Кама.

Район исследования располагается в Центральном и Приволжском федеральных округах европейской части Российской Федерации и затрагивает территории Костромской, Ивановской, и Нижегородской областей, а также Республики Марий Эл, Чувашской Республики и Республики Татарстан. Данная территория входит в умеренно-континентальный климатический пояс II-й и III-й климатической зоны. В умеренном поясе велики сезонные различия в продолжительности дневной части суток и высоте Солнца над горизонтом. Зимой наблюдается быстрое уменьшение солнечной радиации к северу. Максимальные суточные суммы солнечной радиации отмечаются в мае-июле при наибольших высотах Солнца и максимальной продолжительности дня. В среднем годовом выводе приток суммарной солнечной радиации в этом климате почти в 2 раза меньше, чем в тропическом климате. Облачность сокращает поступление суммарной солнечной радиации в среднем на 40%. Радиационный баланс является главным фактором в нагревании и охлаждении воздуха, он также регулирует испарение влаги с земной поверхности. Годовой ход турбулентной теплоотдачи характеризуется летним максимумом, возрастающим с ростом сухости. Зимой турбулентный поток тепла направлен от атмосферы к земной поверхности, но его абсолютные значения меньше, чем летом. Годовое количество осадков на равнинной территории в этом климате изменяется от 300 до 800 мм (Сорокина, Гущина, 2006).

2.1. Горьковское водохранилище и его притоки

Горьковское водохранилище является сложным пойменно-долинным водохранилищем и четвертой ступенью волжского каскада. Его протяженность 430 км, средняя глубина 5,5 м, максимальная – 22 м (табл. 1). Водохранилище расположено в северо-западной подобласти атлантико-континентальной лесной области (Алисов, 1956). Леса занимают 57% территории бассейна водохранилища, болота – 6,3% и озера 4,4% (Mineeva et al., 2021). По особенностям морфометрии и гидродинамики в водохранилище выделяется подпорный участок, переходный и приплотинный, а также Костромское расширение – отдельный мелководный залив в устье р. Кострома (Буторин, 1969). Крупнейшими притоками водохранилища являются реки Унжа, Кострома, Мера и Нёмда, которые имеют площадь бассейна от 2380 до 27360 км². Длина крупнейших притоков составляет 100–426 км, большая часть рек-притоков имеют протяженность менее 50 км (Mineeva et al., 2021).

Таблица 2.1

Некоторые характеристики водохранилищ Средней Волги (данные по: Литвинов, Законнова, 1986; Вуглинский, 1991; Ершова и др., 1995; Эдельштейн, 1998; Законнов и др., 1999; Минеева, 2003; Корнева, 2015)

Показатели	Горьковское водохранилище	Чебоксарское водохранилище	Куйбышевское водохранилище
Год создания	1957	1981	1957
Длина, км	430	341	510
Площадь, км ²	1591	1197	6450
Площадь мелководий, км ²	368	373	1035
Объем воды, км ³	8,8	6,0	57,3
Максимальная глубина, м	22,0	21,0	41
Средняя глубина, м	5,5	4,7	8,9
Кф. водообмена, год ⁻¹	5,4	20,9	4,1
Доля бокового притока, %	54	54	16
Прозрачность воды, см	107,3±2,4	106,9±4,1	134,0±5,0

Основным производителем органического вещества в водохранилище является фитопланктон, основную биомассу которого формируют диатомовые водоросли и цианобактерии (Минеева, 2009; Корнева, 2015). Степень зарастания

водохранилища высшими водными растениями незначительная (1,4%), наиболее заросшим участком является Костромское расширение (21,5%) (Экзерцев, Лисицына, 1984; Папченков и др., 1994). На большей части (50%) площади дна водохранилища преобладают крупнозернистые отложения, на долю мелкодисперсных приходится 32%, трансформированных почв 18%. Средняя мощность донных отложений ~13 см, среднегодовая седиментация составляет 2,3 мм (Законнов и др., 2017). Трофическое состояние бентали водохранилища оценивается как мезотрофное (Timofeeva et al., 2021). Водосбор Горьковского водохранилища несмотря на различия геологического строения, рельефа примыкающих к водохранилищу территорий, существенно более однороден по почвенному и растительному покрову, климату, гидрографии, чем водосбор Чебоксарского водохранилища. Это определяет значительно бóльшую однородность водных масс Горьковского водохранилища (Шурганова, 2007).

Река Шача – правый приток речной части Горьковского водохранилища, протекает по территории Ивановской и Костромской областей. Длина реки 58 км, площадь бассейна 631 км² (таблица 2.2). Является судоходной на отрезке протяженностью 4 км (Ресурсы поверхностных вод..., 1973).

Река Мера – левый приток речной части Горьковского водохранилища, протекает по территории Костромской и Ивановской областей. Длина реки 152 км, площадь бассейна 2380 км², средний расход воды в 51 километре от устья 6,5 м³/с. Бассейн представляет собой чередование невысоких холмов и бессточных или дренированных западин. Почвы дерново-подзолистые, средне- и легкосуглинистые, вблизи водоразделов подзолисто-болотные. В долинах реки грунты представлены аллювиальными песками с прослойками суглинков. Северная часть бассейна значительно залесена, в южной части леса вырубались. Долина на всем протяжении извилистая, шириной от 0,5 до 1,5 км. Ширина русла варьируется от 5 м (в верховьях) до 30 м (в нижнем течении). Многочисленны каменистые перекаты, глубина 0,2–2,0 м, в отдельных ямах до 5 м. Скорость течения 0,1–0,8 м/с (Ресурсы поверхностных вод..., 1972). Морфологическое строение устьевой области по типу эстуарного.

Таблица 2.2

Характеристика рек-притоков водохранилищ Средней Волги

Название реки	L, км	S, км ²	Ширина русла, м		V, м/с		
			верхнее течение	нижнее течение	перекаты	плесы	
Притоки Горьковского водохранилища							
Шача	58	631	10	60	—	—	
Мера	152	2380	5	30	0,8	0,1	
Ширмашка	38	205	—	—	—	—	
Юг	30	130	5	30	—	—	
Троца	22	217	—	—	—	—	
Притоки Чебоксарского водохранилища							
Узола	147	1920	5–10	20–30	1,0	0,2–0,4	
Черная (Заволжье)	12	49	—	—	—	—	
Пыра	36	155	—	—	—	—	
Черная (Сормово)	19	61	—	—	0,1–0,2	—	
Трестьянка	17	73	—	—	—	—	
Жужла	18	78	—	—	—	—	
Везлома	52	408	3–4	7–10	—	—	
Ока	1500	245000	10–50	385–800	0,2–0,4	—	
Кудьма	144	3220	8-10	12–18	0,6–1,2	0,1–0,2	
Сундовик	97	1120	1	30–35	0,6–0,9	0,1–0,3	
Керженец	290	6140	20	30–40	0,5–0,8	0,1–0,2	
Сура	841	67500	20	150	0,3–0,5	0,1–0,2	
Ветлуга	889	39400	30–40	130–150	0,5–0,6	0,3	
Притоки Куйбышевского водохранилища							
Большой Цивиль	172	4690	—	18–20	0,4–0,7	—	
Свияга	375	16700	5–10	40–60	0,5–1,0	0,1–0,2	
Казанка	142	2600	20–25	45	0,1–0,3	—	
Кама	1805	507000	50–100	500–1500	0,3–0,9	—	

Примечание: L – длина реки; S – площадь бассейна реки; V – скорость течения.

Река Ширмакша – левый приток озерной части Горьковского водохранилища, протекает по территории Нижегородской области. Длина реки 38 км, площадь бассейна 130 км². В устьевой области судоходна на 8 км (Ресурсы поверхностных вод..., 1973). Морфологическое строение устьевой области эстуарно-дельтового типа.

Река Юг – правый приток озерной части Горьковского водохранилища, протекает по территории Нижегородской области. Длина реки 30 км, площадь бассейна 205 км². В устьевой области судоходна на 5 км для судов с осадкой не более 0,5 м (Ресурсы поверхностных вод..., 1973).

Река Троица – правый приток озерной части Горьковского водохранилища, протекает по территории Ивановской и Нижегородской областей. Длина реки 22 км, площадь бассейна 217 км² (Ресурсы поверхностных вод..., 1973). Нижнее течение реки располагается в пределах Балахнинского низинного полесья. Воды реки характеризуются удовлетворительным содержанием растворенного кислорода 7,9–10,0 мг/л, рН – 6,11–8,09 и низкой удельной электропроводностью воды (44–190 мкСм/см) (Гаврилко, 2019). Морфологическое строение устьевой области по типу эстуарного.

2.2. Чебоксарское водохранилище и его притоки

Чебоксарское водохранилище является долинным водохранилищем и пятой ступенью волжского каскада. Его протяженность 341 км, средняя глубина 4,7 м, максимальная – 21 м (таблица 2.1). Обладает наибольшей боковой проточностью и коэффициентом водообмена не только среди водохранилищ Средней Волги, но и всего волжского каскада (таблица 2.1). Бассейн водохранилища располагается юго-восточной подобласти атлантико-континентальной лесной области и зоне достаточной увлажненности (Алисов, 1956). От г. Городец до устья р. Ока водохранилище расположено на Балахнинской равнине и имеет относительно симметричные берега. Ниже устья р. Ока правый берег высокий и крутой (высотой до 100 м), а левый низкий. Крупнейшим притоком водохранилища является р. Ока (Mineeva et al., 2021). Водохранилище расположено в наиболее густонаселенных промышленных регионах Европейской России и испытывает серьезную антропогенную нагрузку (Минеева, 2004; Сигарева и др., 2004). В 1985 г. в водохранилище отчетливо прослеживалась вспышка трофии, выраженная в чрезвычайно высоких (198 ± 41 мкг/л) концентрациях фотосинтетического пигмента хлорофилла. По мере стабилизации экосистемы содержание хлорофилла

существенно снизилось, составляя в 1989–2005 гг. от $8,2 \pm 1,5$ до $45,1 \pm 21,0$ мкг/л. Расположенное в регионе с высокой антропогенной нагрузкой водохранилище приобрело черты эвтрофного водоёма сразу после создания и сохраняет трофический статус на протяжении всего периода существования (Минеева, Абрамова 2009). Наполнение водохранилища до нормального подпорного уровня (НПУ) 63,0 м произошло весной 1981 г. Проектным заданием предусматривалось довести уровень воды до НПУ 68,0 м. Однако, из-за несвоевременного ввода в эксплуатацию гидротехнических сооружений график наполнения был изменен. К настоящему времени при отметке НПУ 63,0 м водохранилище существует более 30 лет (Гелашвили и др., 2012).

Река Узола – левый приток речной части Чебоксарского водохранилища, протекает по территории Нижегородской области. Длина реки 147 км, площадь бассейна 1920 км². Морфологическое строение устьевой области простое. Бассейн резко асимметричен, левобережье занимает около 75% всей территории. Водосбор расположен в южной части аллювиальной Унженско-Ветлужской равнины. Слабоволнистая поверхность умеренно изрезана неглубокими балками и оврагами, местами пересечена небольшими дюнными всхолмлениями. Наиболее распространены подзолистые легкосуглинистые и супесчаные почвы, только в низовьях реки преобладают песчаные подзолы. Смешанные елово-лиственные леса образуют крупные массивы. Долина слабоизвилистая шириной 2,0–3,0 км, в устьевой части резко расширяется. Пойма реки сплошная шириной 600–800 м (наибольшая 1,7 км). В многоводные годы покрывается слоем воды 0,5–3,0 м, а в приустьевой части до 4,5 м. Русло реки умеренно извилистое, в нижнем течении сильноизвилистое, неразветвленное. Ширина реки в верхнем течении 5,0–10,0 м (расширения до 18,0 м), в нижнем течении 20,0–30,0 м. Глубина на перекатах 0,1–0,4 м, скорости течения до 1,0 м/с. На плесах глубины 0,8–1,5 м, скорости течения 0,2–0,4 м/с. Русло преимущественно чистое, дно ровное, песчаное, в верховьях илисто-торфянистое, на перекатах галечное с валунами. Берега высокие, на излучинах обрывистые (Ресурсы поверхностных вод..., 1972).

Река Пыра – правый приток речной части Чебоксарского водохранилища, протекает по территории Нижегородской области. Длина реки 36 км, площадь бассейна 155 км². *Река Трестьянка* – правый приток речной части Чебоксарского водохранилища, протекает по территории Нижегородской области. Длина реки 17 км, площадь бассейна 73 км². *Река Жужла* – правый приток речной части Чебоксарского водохранилища, протекает по территории Нижегородской области. Длина реки 18 км, площадь бассейна 78 км². *Река Черная (Заволжье)* – правый приток речной части Чебоксарского водохранилища, протекает по территории Нижегородской области. Длина реки 25 км, площадь бассейна 108 км².

Река Черная (Сормово) – правый приток речной части Чебоксарского водохранилища, протекает по территории Нижегородской области. Длина реки 19 км, площадь бассейна 61,2 км². В геоморфологическом отношении долина реки проходит по аллювиально-зандровой равнине, второй надпойменной террасе и пойме р. Волга. Бассейн реки имеет удлинённую форму, с шириной 3,0–5,0 км. Скорость течения реки 0,1–0,2 м/с, глубина – 0,6–1,0 м, расход воды в устье 0,3 м³/с. Верховье р. Чёрной (Сормово) находится в состоянии, близком к естественному, хотя имеют место серьёзные изменения в формировании стока, в связи с антропогенным влиянием на поверхность водосбора. Река в среднем течении находится в запущенном состоянии, и русло требует рекультивации. Нижнее течение реки практически полностью находится под влиянием водного режима Волги, что в значительной степени усугубляет её экологическое состояние (Гелашвили и др., 2005).

Река Везлома – левый приток речной части Чебоксарского водохранилища, протекает по территории Нижегородской области. Длина реки 52 км, площадь бассейна 408 км². Верхнее течение проходит по ненаселённому заболоченному лесу. В среднем течении соединена мелиоративными канавами с обширной системой прудов на торфоразработках севернее г. Бор. В среднем и нижнем течении протекает через деревни и посёлки. За несколько километров до устья протекает через район г. Бор Неклюдово. Ниже Неклюдова течёт западными окраинами города Бор, образуя многочисленные затоны и старицы (Ресурсы

поверхностных вод СССР..., 1966). В 1990-х гг. устьевой участок реки был значительно расширен и углублён для прохода судов. Русло реки умеренно извилистое, ширина его в межень составляет в около 7–10 м. Нижнее течение реки имеет важное рыбохозяйственное значение. Здесь происходит нерест промысловых рыб (Морева, Клевакин, Анучин, 2009).

Река Ока – правый приток речной части Чебоксарского водохранилища, протекает по территории Орловской, Тульской, Калужской, Московской, Рязанской, Владимирской и Нижегородской областей. Длина реки 1500 км, площадь бассейна 245000 км², среднегодовой расход воды в районе города Горбатова 1258 м³/с. Верхняя часть бассейна реки расположена в пределах Средне-Русской возвышенности, а нижняя в пределах Окско-Донской низменности, сложенной преимущественно песками аллювиального происхождения. В нижегородском Поволжье р. Ока протекает на протяжении 273 км своим нижним участком. Ширина реки варьируется от 385 м у города Павлова, до 800 м у города Нижнего Новгорода (устье). Глубина на перекатах 1,3–2,0 м, а на плёсах нижней Оки достигает 15 м (Харитонычев, 1978). Основное место среди факторов, вызывающих изменение естественного состава и свойства воды реки Оки, занимают как сбросы промышленных, коммунально-бытовых и других сточных вод, транзитно поступающих к устьевому участку с территории Московской, Калужской, Тульской, Рязанской и Владимирской областей, так и непосредственно сбросы сточных вод предприятий Нижегородской области (Андриянова и др., 2001). Река Ока даёт значительную биогенную нагрузку на средний речной участок Чебоксарского водохранилища. Устьевой участок р. Оки содержит более высокие по сравнению с Чебоксарским водохранилищем концентрации минерального азота и минерального фосфора, значительная часть которых антропогенного характера, причём минеральный азот представлен в основном аммонийным азотом. После впадения в водохранилище р. Оки, количество азота возрастает преимущественно по правому берегу, причём оно обеспечено в основном за счёт нитратов (Кривдина, Логинов, 2015). По данным Гидрохимического института Департамента Росгидромета по ПФО, одной из характерных особенностей загрязнения

поверхностных вод бассейна р. Оки в целом является повышенное содержание в воде соединений минерального азота. Причём в промышленных районах содержание соединений азота, а также фосфора значительно выше, чем в сельскохозяйственных (Андриянова и др., 2001).

Река Кудьма – правый приток речной части Чебоксарского водохранилища, протекает по территории Нижегородской области. Длина реки 144 км, площадь бассейна 3220 км², средний расход в 54 км от устья – 5,75 м³/с, наибольший – 236 м³/с, наименьший – 0,2 м³/с. Бассейн расположен в северо-западной части Приволжской возвышенности. В верхней части бассейна рельеф осложнен карстовыми формами. В почвенном покрове преобладают оподзоленные суглинки. Большая часть территории бассейна освоена под сельскохозяйственные культуры. Смешанные леса сохранились только в верховьях реки. Пойма ровная, со слабо пересеченной поверхностью. Расширяется по длине реки от 100,0–150,0 м в верхнем течении до 1,0 км в среднем и нижнем течении. Грунты в верховьях песчано-илистые, на заболоченных участках торфянистые, в среднем течении аллювиальные пески. Пойма открытая и используется под сельскохозяйственные угодья. Затопляется слоем воды 1,0–3,0 м на 10,0–14,0 дней. Русло в верхнем и нижнем течении извилистое, в среднем искусственно спрямлено и представляет канал с крутыми берегами. Ширина русла в верховьях 8,0–10,0 м, в среднем течении 10,0–15,0 м, в нижнем течении 12,0–18,0 м. Глубины возрастают по длине реки от 0,4–0,5 м до 0,8–1,2 м. На плесах скорость течения 0,1–0,2 м/с, на перекатах – 0,6–1,2 м/с. Дно песчаное, на порогах каменистое. Хозяйственное использование – водоприёмник сточных вод (Ресурсы поверхностных вод..., 1972).

Река Керженец – левый приток речной части Чебоксарского водохранилища, протекает по территории Нижегородской области. Длина реки 290 км, площадь бассейна 6140 км², средний расход воды в устье 19,6 м³/с. Бассейн расположен в пределах Унженско-Ветлужской низинной равнины. Поверхность преимущественно ровная, плоская и только вблизи склонов долины пересечена неглубокими балками. Коренные породы покрыты мощной толщей флювиогляциальных песков и супесей. В северной части водосбора преобладают

супесчаные грунты с большим количеством валунов. Большая часть бассейна покрыта сосново-еловыми лесами. Большое распространение имеют моховые, кочковатые болота, покрытые кустарником и смешанным или хвойным лесом. Долина в верхнем течении трапецеидальная и слабоизвилистая. Ширина 0,8–1,0 км (наибольшая 2,5 км). Пойма в верхнем течении шириной 0,3–0,5 км (наименьшая 150,0 м, наибольшая 2,0 км), в среднем течении – 1,5–2,0 км (наименьшая 0,5–0,6 км, наибольшая 4,0 км) и в нижнем течении – 1,5–2,0 км (наименьшая 0,4–0,5 км, наибольшая 3,0–3,3 км). В период весеннего половодья затапливается слоем воды 0,3–1,0 м в верхнем течении и 1,0–4,0 м в нижнем течении на 10–15 дней. Русло в верхнем течении умеренно извилистое шириной 20,0 м, глубиной 1,5–2,0 м и скоростью течения 0,1–0,2 м/с. В среднем течении ширина 25,0 м, глубина 1,5–2,0 м (наибольшая 8,0 м), скорость течения 0,1–0,5 м/с. В нижнем течении ширина реки 30,0–40,0 м, глубина 1,0 м (наибольшая 14,0 м), скорость течения 0,5–0,8 м/с. Дно песчаное, в верховьях сильно засорено топляками. Берега, заболоченные высотой до 2,5–4,0 м (Ресурсы поверхностных вод..., 1972).

Река Сундовик – правый приток речной части Чебоксарского водохранилища, протекает по территории Нижегородской области. Длина реки 97 км, площадь бассейна 1120 км². В среднем течении ширина достигает 15,0–20,0 метров, в приустьевой части 35,0–40,0 м. Средняя глубина 1,0–2,0 м, максимальная глубина достигает 4,0 м. Бассейн расположен в северо-западной части Приволжской возвышенности и представляет волнистое плато, сильно расчлененное балочно-овражной сетью. В долине широко развиты современные аллювиальные песчаные и супесчаные отложения. Почвы в верхнем течении подзолистые, в среднем и нижнем супесчаные. Местность преимущественно открытая, распаханная, отдельные небольшие дубравы расположены на возвышенных водоразделах. Долина реки шириной 550,0–650,0 м, склоны умеренно крутые, высотой 20,0–30,0 м. Пойма отсутствует. При высоких уровнях затапливается только узкая прибрежная полоса шириной 10,0–50,0 м. Русло извилистое шириной 1,0–3,0 м в верхнем течении, 15,0–20,0 м в среднем течении и 30,0–35,0 м в приустьевой части, в водохранилище до 80,0 м. На свободных от подпора участках плесы и перекаты

чередуются через 100,0–300,0 м. Глубина на перекатах 0,1–0,6 м, на плесах 0,5–1,5 м в водохранилище до 4,0 м. Скорости течения изменяются от 0,1–0,3 м/с на плесах до 0,6–0,9 м/с на перекатах (Ресурсы поверхностных вод..., 1972).

Река Сура – правый приток озерной части Чебоксарского водохранилища, протекает по территории Ульяновской, Пензенской и Нижегородской областей, а также Республик Мордовия, Марий Эл и Чувашия. Длина реки 841 км, площадь бассейна 67500 км², Средний расход воды в устье 260 м³/с. Морфологическое строение устьевой области простое. По характеру поверхности бассейн делится на две части с резко выраженными особенностями: правобережную – возвышенную (в пределах Приволжской возвышенности) с холмистой поверхностью и левобережную равнинную, имеющую характер плато. Правобережье занимает 33%, левобережье 67% общей площади бассейна. Почвенный покров представлен подзолистыми, серыми лесными почвами и выщелоченными черноземами. Лиственные леса чередуются с открытыми степными пространствами. Средняя ширина долины в верхнем течении 1,5–2,0 км, в среднем течении – 4,0–6,0 км, в нижнем течении – 8,0–18,0 км. Пойма сплошная, ровная и сильно пересеченная долинами рек, старицами и озерами, заболочена. Растительность луговая, местами кустарниковая и лесная. В половодье пойма затопливается на глубину 1,0–3,0 м до 10 дней. Русло умеренно извилистое, преобладающая глубина на перекатах 0,5–0,7 м, на плесах в верховьях 1,0 м, в среднем течении 1,5 м, в нижнем 1,5–2,0 м (максимальная 12,0 м). Ширина увеличивается от 20,0 м в верховьях до 150,0 м на устьевом участке (максимальная 300,0 м). Скорость течения в межень 0,3–0,5 м/с (максимальная 1,7 м/с). Русло песчаное, неустойчивое, часто меняет направление. Дно песчаное с примесью гальки (Ресурсы поверхностных вод..., 1972).

Река Ветлуга – левый приток озерной части Чебоксарского водохранилища, протекает по территории Кировской, Костромской и Нижегородской областей, а также Республики Мари Эл. Длина реки 889 км, площадь бассейна 39400 км², среднегодовой расход воды в низовье 255 м³/с. Морфологическое строение устьевой области по типу эстуарного. Бассейн расположен в пределах Унженско-Ветлужской равнины. По характеру поверхности бассейна можно разделить на три

части: северную, центральную и южную. Северная часть – от истока до впадения р. Пыщуг, входит в пределы Северных Увалов и представляет собой всхолмленную равнину. Центральная часть – до впадения р. Уста – слабоволнистая равнина. Южная часть занимает плоскую сильно заболоченную, песчаную Марийскую низменность. Почвы подзолистые, преимущественно песчаные и супесчаные. В северной и центральной частях преобладают елово-пихтовые и смешанные леса. Ниже впадения р. Уста растительный покров представлен сосновыми борами с примесью ели, березы и других лиственных пород. Пойма преимущественно занята луговой растительностью. Долина реки извилистая, местами неярко выраженная. Пойма реки в верхнем течении шириной 1,5–2,0 км, поверхность бугристо-кочковатая, изрезана многочисленными старицами. В многоводные годы заливается слоем воды 2,0–8,0 м на 20–40 дней. В среднем течении пойма шириной 2,5–4,5 км (наибольшая 7,5 км), пересечена старицами. Заливается слоем воды до 3,0 м на 35–50 дней. В нижнем течении преимущественно левобережная, ширина колеблется от 1,7 до 5,9 км, сильно заболочена. В многоводные годы затапливается слоем воды до 3,0 м сроком на 40–50 дней. Русло реки в верхнем течении сильноизвилистое и меандрирующее шириной 30,0–40,0 м, глубиной 1,5–2,0 м и скоростью течения 0,3 м/с. Дно песчаное, местами глинистое. Русло в среднем течении извилистое, шириной 100,0–120,0 м, глубиной 2,0–3,0 м, скоростью течения 0,4–0,5 м/с. Дно ровное, песчаное, деформирующееся, местами на плесовых участках глинистое. В нижнем течении русло умеренно извилистое и образует большие меандры длиной до 10,0 км. Ширина русла 130,0–150,0 м, глубина 2,0–3,0 м, скорость течения 0,5–0,6 м/с. Дно преимущественно песчаное, в глубоких плесах заиленное (Ресурсы поверхностных вод..., 1972).

2.3. Куйбышевское водохранилище и его притоки

Куйбышевское водохранилище является пойменно-долинным водохранилищем и шестой ступенью волжского каскада. Его протяженность 510 км, средняя глубина 8,9 м, максимальная – 41 м (таблица 2.1). Бассейн водохранилища расположен в восточной части Русской равнины, северная часть в

лесной зоне, южная в лесостепи. Крупнейшим притоком является р. Кама (Mineeva et al., 2021). Из особенностей рельефа водосбора прежде всего необходимо отметить асимметрию расположения возвышенностей и низменностей. Наиболее возвышенные участки на юго-западе расположены в пределах Приволжской возвышенности, на юго-востоке – Бугульминско-Белебеевской, а на северо-востоке – Верхнекамской. Водосбор разделен на неравные части: Заволжье, которое занимает более трех ее частей, и Правобережье – менее четверти. Наибольшую ширину водохранилище имеет в месте впадения р. Кама – более 40 км. Максимальная глубина отмечена в приплотинной части. Водоохранилище представляет собой ряд озеровидных расширений (плесов), соединенных между собой узкостями. К этим естественным орографическим рубежам приурочены границы выделенных на водохранилище районов (Дзюбан, 1960). Климат района водохранилища умеренно континентальный и формируется под влиянием радиационных и циркуляционных климатообразующих, а также местных факторов, которые определяются главным образом характером подстилающей поверхности (Колобов, Верещагин, 1963; Колобов, 1968). Водоохранилище рассчитано на сезонное регулирование стока. Особенность его режима – ежегодное весеннее наполнение до НПУ, а затем в течение всего года сработка до заданной отметки. Обычно величина годового притока из Чебоксарского водохранилища больше, чем р. Камы, но в отдельные годы, когда степень их водности не совпадает, наблюдается обратное (Куйбышевское водохранилище, 1983).

Река Большой Цивиль – правый приток речной части Куйбышевского водохранилища, протекает по территории Республики Чувашия. Длина реки 172 км, площадь бассейна 4690 км², расход воды в устье 21,2 м³/с, среднегодовой объем стока 0,92 км³. Морфологическое строение устьевой области простое. Река протекает по территории лесостепной провинции Приволжской возвышенности (Подшивалина, 2011). Река протекает в густонаселенной части Среднего Поволжья. На водосборе, а также непосредственно в водоохранной зоне отмечено интенсивное сельскохозяйственное воздействие, представленное, помимо прочего, регулярным выпасом и водопоем крупного рогатого скота, овец. Бассейн реки

относительно равномерно густонаселен, начиная с самого верховья. Сточные воды большинства расположенных в непосредственной близости от русла реки населенных пунктов сбрасываются в водоток (Подшивалина, 2013). В настоящее время р. Большой Цивиль и ее бассейн являются объектами мониторинговых исследований. По величине ИЗВ вода реки относится к 5-му классу («грязные воды») (Доклад..., 2008). Традиционными загрязнителями, содержание которых превышает ПДК, являются марганец, железо, медь, никель, алюминий, молибден, нефтепродукты, легкоокисляемые органические вещества. Кислородный режим в реке удовлетворительный (Доклад..., 2008). Основными источниками загрязнения являются сточные воды расположенных на водосборе населенных пунктов и сельскохозяйственных предприятий. Территория бассейна реки характеризуется сильным развитием плоскостной и линейной эрозии (Мониторинг..., 2007). Ситуация усугубляется тем, что более половины площади водосбора в настоящее время распаханно. Как показали исследования (Десятков и др., 2007), морфометрические, гидрологические характеристики реки и ее водосбор за почти столетний период наблюдений претерпели существенные преобразования в связи с изменением зарегулирования ее стока. В настоящее время ширина русла составляет 18,0–20,0 м. Средняя скорость течения 0,4–0,7 м/с (Подшивалина, 2011).

Река Свияга – правый приток речной части Куйбышевского водохранилища, протекает по территории Ульяновской области и Республики Татарстан. Длина реки 375 км, площадь бассейна 16700 км². Среднегодовой расход воды 56,5 м³/с, объем годового стока 1780 млн. м³. Бассейн реки расположен в области Приволжской возвышенности и локализован в лесостепной зоне (Растительность Европейской части..., 1980), вытянут узкой полосой в меридианном направлении вдоль р. Волги. Левобережная часть бассейна занимает 73% общей площади. Долина реки слабоизвилистая, пойма сплошная шириной 1,0–2,0 км в устье до 5,0 км. Русло реки извилистое, на отдельных участках подвержено деформации. Ширина реки в межень в верхнем течении 5–10 м, в нижнем течении – 40–60 м, глубина на плесах 2–4 м, на перекатах 0,5–1,0 м. Скорость течения на перекатах 0,5–1,0 м/с, на плесах не более 0,1–0,2 м/с (Ресурсы поверхностных вод..., 1971).

Морфологическое строение устьевой области эстуарно-дельтового типа. Река является региональным памятником природы и имеет хозяйственное, познавательное и рекреационное значение. В особой и постоянной охране нуждаются берега реки, ее верховья и родники (Горшкова и др., 2015).

Река Казанка – левый приток озерной части Куйбышевского водохранилища, протекает по территории Республики Татарстан. Длина реки 142 км, площадь бассейна 2600 км². Морфологическое строение устьевой области сложное, нижнее течение реки сильно-антропогенно-преобразовано. Река протекает по лесной зоне Вятско-Камской возвышенности. Бассейн Казанки представляет собой слабоволнистую равнину, пересечённую оврагами, балками и долинами рек. Она протекает по равнине, сложенной глинистыми и суглинистыми грунтами. Русло извилистое, преобладающая ширина реки 20–25 м, максимальная – 45 м. Преобладают каменисто-песчаные (в верховьях и среднем течении) или илисто-песчаные (в нижнем) грунты. Средний многолетний годовой расход воды в устье реки равняется 13,2 м³/с. Скорость течения р. Казанка составляет 0,1–0,3 м/с. Питание преимущественно снеговое (70%), остальная часть приходится на дождевое и подземное (Никаноров и др., 2010; Кашеваров, Яковлев, 2015). Вода реки характеризуется высокой загрязнённостью и оценивается как «грязная» (4 класс качества), в реку ведется сброс сточных вод (Кашеваров, Яковлев, 2015).

Река Кама – левый приток озерной части Куйбышевского водохранилища, протекает по территории Кировской области, Республик Удмуртия, Башкортостан и Татарстан. Длина реки 1805 км, площадь бассейна 507000 км², расход воды в районе г. Чистополь 4100 м³/с, имеет более 74718 притоков. Морфологическое строение устьевой области по типу эстуарного (лиманного типа). По рельефу и геологическому строению в бассейне р. Камы четко выделяются Уральские горы и Русская равнина. В реку Каму впадают более 100 рек и на реке создано три водохранилища и ГЭС (Любин, Зиганшин, 2019). Питание преимущественно снеговое, а также подземное и дождевое; за весеннее половодье (март- июнь) проходит более 62,6% годового стока, летом и осенью – 28,3%, зимой – 9,1%. Размах колебаний уровня – до 8 м в верховьях и 7 м в низовьях. Средний расход

воды у Камской ГЭС – 1630 м³/с, у Воткинской ГЭС – около 1750 м³/с, в устье – около 4100 м³/с, наибольший расход воды – около 27500 м³/с. Норма годового стока Камы – 117 км³, что делает её третьей по водности рекой-притоком в России, после Алдана и Ангары. Замерзание сопровождается обильным образованием внутриводного льда и ледоходом от 10 до 20 суток. Ледостав с начала ноября в верховьях и конца ноября в низовьях до апреля. Весенний ледоход от 2–3 до 10–15 суток. После строительства Волго-Камского каскада водохранилищ, длина Камы значительно сократилась, и река стала впадать в Камский залив Куйбышевского водохранилища. Вся водосборная площадь, принадлежавшая ранее низовьям р. Камы, отошла Куйбышевскому водохранилищу, и водосбор Камского бассейна снизился с 521700 км² до 507 тысяч км² (Кама..., 1969.).

ГЛАВА 3. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Материалом для работы послужили пробы зоопланктона, собранные в период 2017–2021 гг. на акватории 21 устьевых областей притоков равнинных водохранилищ Средней Волги, а также непосредственно на акватории самих водохранилищ: Горьковского, Чебоксарского и Куйбышевского. В общей сложности за период исследования было собрано и обработано 330 количественных проб зоопланктона (таблица 3.1).

Сбор проб зоопланктона осуществляли в период летней межени 2017–2021 гг., а в 2021 г. в период гидрологической стабильности при отсутствии попусков или больших расходов воды гидроузлов Средней Волги. В 2021 г. была разработана специфичная сетка станций (рисунок 3.1) в устьевых областях рр. Мера, Ширмакша, Троца, Узола, Сура, Ветлуга, Большой Цивиль и Свияга. Все устьевые области были разделены по трем типам их морфологического строения.

Пробы зоопланктона собирали при помощи планктонной сети (ячея 70 мкм) путем тотальных ловов от дна до поверхности. Фиксацию проб проводили 40% формалина. Количественная обработка проб проводилась при помощи концентрирования собранного материала до 10 мл и последующего анализа в камере Богорова.

Обработку проб производили в Научно-исследовательской лаборатории водных экосистем кафедры экологии ИББМ ННГУ им. Н.И. Лобачевского по стандартным и общепринятым методам в гидробиологических исследованиях. Разбор проб выполняли под стереомикроскопом Zeiss Stemi 2000C (Carl Zeiss Microscopy, Germany), детальный морфологический анализ видов осуществляли при помощи светового микроскопа Olympus CX43 (Olympus Corporation, Japan) и сканирующего электронного микроскопа CamScan S2 (Cambridge Scientific Instrument Company, England), 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 камерой lucida.

Таблица 3.1

Общая характеристика собранного материала

Водный объект	Количество проб		
	2017–2020 гг.	2021 г.	Всего
Притоки Горьковского водохранилища			
Река Мера	–	10	10
Река Ширмакша	–	10	10
Река Юг	3	–	3
Река Троща	–	10	10
Притоки Чебоксарского водохранилища			
Река Узола	–	10	10
Река Черная (Заволжье)	5	–	5
Река Пыра	5	–	5
Река Жужла	5	–	5
Река Трестьянка	5	–	5
Река Черная (Сормово)	5	–	5
Река Ока	8	2	10
Река Везлома	5	–	5
Река Кудьма	15	–	15
Река Керженец	15	–	15
Река Сундовик	10	–	10
Река Сура	30	10	40
Река Ветлуга	30	10	40
Притоки Куйбышевского водохранилища			
Река Большой Цивиль	–	7	7
Река Свияга	–	10	10
Река Казанка	–	10	10
Река Кама	–	3	3
Водохранилища			
Горьковское водохранилище	30	6	36
Чебоксарское водохранилище	35	14	49
Куйбышевское водохранилище	8	4	12
Всего:	214	116	330

Идентификацию видов зоопланктона проводили при помощи определителей и специализированных руководств (Смирнов, 1971, 1976; Коровчинский, 2004; Kotov, Štifter, 2006; Определитель..., 2010; Hudec, 2010; Kotov, Bekker, 2016; Błędzki, Rybak, 2016; Keys to Palearctic..., 2019; Коровчинский и др., 2021).

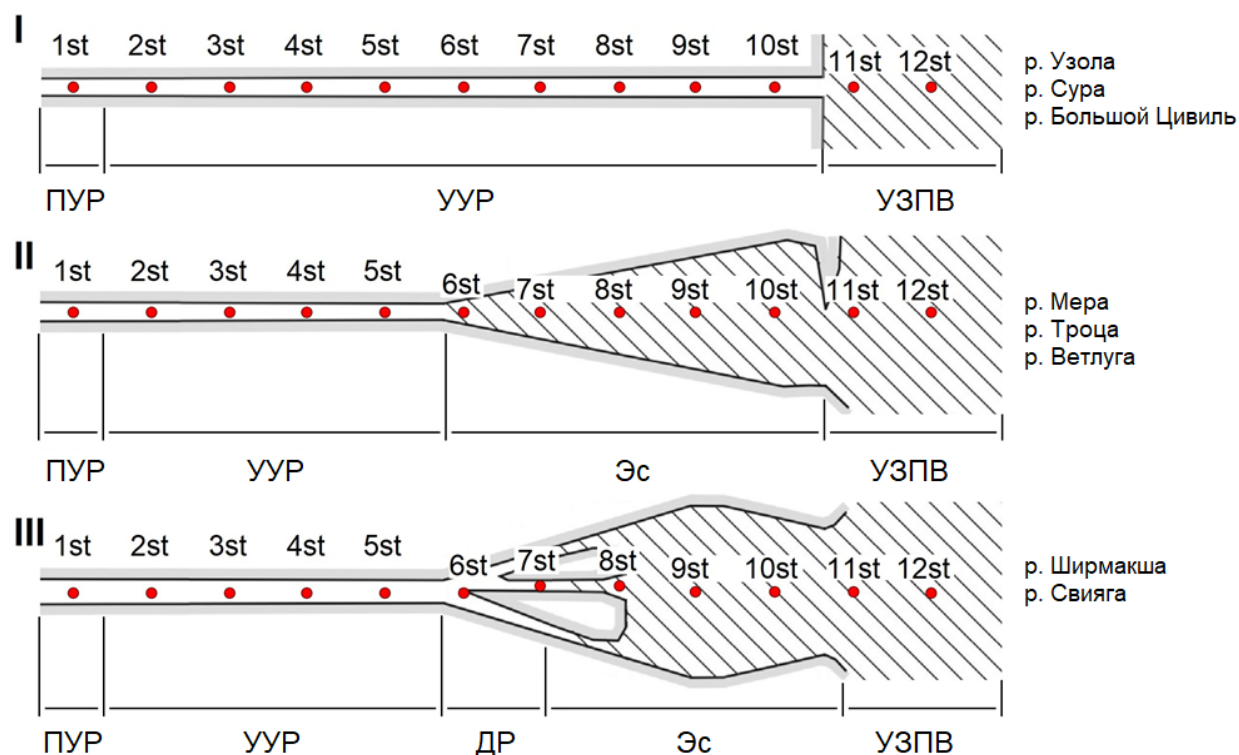


Рисунок 1. Упрощенная схема (по: В.Н. Михайлов, С.Л. Горин, 2012.) типов и зон устьевых областей. I – простая устьевая область; II – эстуарная устьевая область; III – свободное течение реки. Зоны устьевой области: ПУР – приустьевой участок реки; УУР – устьевой участок реки; ДР – дельта реки; Эс – эстуарий; УЗПВ – устьевая зона приемного водоёма. Зона смешения водных масс реки и водохранилища выделена штриховой линией.

На станциях отбора проб зоопланктона проводили измерение некоторых параметров среды. Прозрачность воды (SD) определяли при помощи Диска Секки, температуру воды (WT), электропроводность (EC) и водородный показатель (pH) измеряли при помощи гидрохимического зонда YSI Pro1030 (YSI Inc., USA). Содержание хлорофилла-а (Chl_a) регистрировали при помощи гидрохимического зонда YSI ProDSS (YSI Inc., USA). Содержание растворенного в воде кислорода (DO) анализировали при помощи гидрохимического зонда YSI ProDO (YSI Inc., USA). Содержание в воде общего фосфора (TP) определяли фотометрическим методом по методу Murphy-Riley, а минерализацию всех форм фосфора до фосфатов проводили под воздействием персульфата аммония при нагревании образца (Руководство по химическому..., 2003).

Для оценки трофического статуса исследованных водных объектов применяли усовершенствованный комплексный индекс трофического состояния (TSI) с использованием концентрации хлорофилла-а и общего фосфора (Jing et al., 2008; Zhang et al., 2018). TSI каждой переменной (TSI_{chl_a} и TSI_{TP}) и взвешенная сумма TSI были определены по следующим формулам:

$$TSI_{chl_a} = 10 \times (2,5 + 1,086 \times \ln(Chl_a)) \quad (1)$$

$$TSI_{TP} = 10 \times (9,436 + 1,624 \times \ln(TP)) \quad (2)$$

Окончательное значение TSI рассчитывалось как среднее значение TSI_{chl_a} и TSI_{TP} . Критерий разделения по трофическому статусу был основан на следующих оценках: олиготрофный $TSI < 30$; мезотрофный $30 \leq TSI \leq 50$; слабозвтрофный $50 < TSI \leq 60$; среднезвтрофный $60 < TSI \leq 70$; высокозвтрофный $TSI > 70$.

Для расчета функционального богатства использовалась база данных функциональных признаков пресноводного зоопланктона бассейна Средней Волги (Reynolds, 2006). Функциональное богатство количественно определяет размер функциональных ниш сообщества и отражает степень использования пространственных ресурсов сообществами и характеризуется индексом функционального богатства ($FRic$):

$$FRic = \frac{SF_{ic}}{R_c} \quad (3)$$

где SF_{ic} представляет собой пространство экологической ниши, занимаемое сообществом, а R_c – пространство экологической ниши, занимаемое признаком C .

Для оценки разнообразия и выравненности зоопланктона использовали Индекс разнообразия Шеннона (H') и индекс выравненности Пielу (J'):

$$H' = - \sum_{i=1}^s p_i \log_2 p_i \quad (4)$$

$$J' = \frac{H}{\log_2 S} \quad (5)$$

где, S – общее число видов в пробе; p_i – доля i -го вида от общей численности всех видов в пробе; H – индекс разнообразия Шеннона.

Индивидуальную массу зоопланктона рассчитывали, как отношение суммарной биомассы и численности зоопланктона. Индивидуальную массу организмов рассчитывали, как произведение массы при длине, равной 1 мм и длины тела организма с степенной функцией (Балушкина, Винберг, 1979). Видовое богатство рассчитывали, как количество видов в пробе/сообществе зоопланктона.

Численность (N) и биомассу (B) рассчитывали по следующим формулам:

$$N = \frac{n \times 39,32}{h} \times 1000 \quad (6)$$

$$B = (N \times m) \times 1000 \quad (7)$$

где n – количество организмов в пробе; h – глубина отбора пробы (м); N – количество организмов в 1 м³ воды; m – индивидуальная масса организмов.

Для проведения иерархического кластерного анализа в качестве исходных данных служила матрица расстояний между пробами, сформированная на основе косинуса угла между векторами видов ($mvCos$) (Шурганова, 2007; Шурганова, Черепенников, 2011), в качестве метода расчета расстояний между группами проб (кластеров) был использован метод средней связи. Для количественного обоснования оптимального числа кластеров использовали анализ ширины силуэтов (s_I) и банарные матрицы принадлежности к кластерам, который основан на коэффициентах корреляции Мантеля (r_{Mantel}) (Rousseeuw, 1987; Borcard et al., 2011; Legendre, Legendre, 2012; Yakimov et al., 2016).

Для определения отклонений от нормального распределения использовались тесты Шапиро-Уилка и Лиллиефорса. Для определения значимых различий в структурных показателях в разных сообществах зоопланктона, а также в разных типах устьевых областей применялся дисперсионный анализ (ANOVA) (Legendre, Legendre, 2012). Анализ избыточности (RDA) использовался для проверки корреляционных связей между экологическими показателями и видовой структурой зоопланктонных сообществ. Значимость моделей RDA проверялась с

помощью теста на перестановку (1000 перестановок). Все анализы проводились с использованием программного обеспечения с открытым исходным кодом R (пакеты "ggplot2", "cluster", "vegan", "FD") (Borcard et al., 2011; R Core..., 2020).

Количественные данные по фитопланктону устьевых областей рр. Сура и Ветлуга были любезно предоставлены доц., к.б.н. Е.Л. Воденеевой (кафедра ботаники и зоологии ИББМ, ННГУ им. Н.И. Лобачевского).

ГЛАВА 4. ВИДОВОЕ БОГАТСТВО ЗООПЛАНКТОНА

Многолетние исследования зоопланктона водохранилищ Средней Волги и их притоков позволили внести весомый вклад в представления о фауне пресноводного зоопланктона не только региона исследования, но и европейской части России в целом. В ряде наших работ содержится подробная информация по некоторым редким видам и видам-вселенцам водохранилищ Средней Волги, и ряду их притоков (Shurganova et al., 2017, 2019; Zhikharev et al., 2020a, 2020b, 2022, 2023; Zolotareva et al., 2022).

4.1. Видовое богатство и экологическая характеристика зоопланктона

За пять лет исследований нами было идентифицировано 234 таксона зоопланктона, из которых 207 относились к рангу вида (приложение 2). Кроме того, выявлено 27 морф, подвидов, вариаций различных видов, а также гибридные формы (приложение 2). Обнаруженные таксоны относятся к 10 отрядам, 34 семействам и 84 родам (приложение). Среди коловраток (Rotifera) было обнаружено 129 (55%) таксонов, ветвистоусых ракообразных (Cladocera) – 74 (32%) таксона, веслоногих ракообразных (Copepoda) – 31 (13%) таксон (таблица 4.1). Наиболее богатыми по числу таксонов был отряд Ploima Hudson & Gosse, 1886 (114 таксонов), семейство Brachionidae Ehrenberg, 1838 (46 таксонов), род *Brachionus* Pallas, 1766 (22 таксона). Все перечисленные таксономические группы относятся к коловраткам. Количество идентифицированных видов в различных водных объектах достаточно сильно различалось (таблица 4.1). Минимальное видовое богатство отмечено в устьевых областях малых рек Юг, Трестьянка, средней реки Казанка и крупной реки Кама (таблица 4.1). Максимальное видовое богатство было зарегистрировано на акватории Чебоксарского водохранилища. В устьевой области средней р. Керженец и крупной р. Ветлуга было обнаружено не многим меньше видов (таблица 4.1).

Таблица 4.1

Видовое богатство (S) устьевых областей ряда исследованных рек, а также приустьевых участков водохранилищ Средней Волги

Водный объект	$S_{Rotifera}$	$S_{Cladocera}$	$S_{Copepoda}$	$S_{tot.}$
р. Мера	26	22	11	59
р. Юг	13	11	7	31
р. Ширмакша	37	21	10	68
р. Троца	36	30	10	76
р. Узола	35	29	13	77
р. Черная (Заволжье)	20	16	6	42
р. Черная (Сормово)	28	24	6	58
р. Пыра	29	18	5	52
р. Трестьянка	18	10	6	34
р. Жужла	27	17	4	48
р. Ока	30	12	6	48
р. Везлома	19	23	14	56
р. Кудьма	23	25	8	56
р. Керженец	59	35	14	108
р. Сундовик	46	36	13	95
р. Сура	42	26	20	80
р. Ветлуга	57	38	17	112
р. Большой Цивиль	36	26	13	75
р. Свияга	45	25	16	86
р. Казанка	13	9	8	30
р. Кама	9	14	10	33
Горьковское вдхр.	48	30	15	93
Чебоксарское вдхр.	66	45	22	133
Куйбышевское вдхр.	34	19	17	70

Наибольшим видовым богатством обладала группа коловраток (таблица 4.1). Их доля от общего видового богатства составляла от 27% (устьевая область р. Казанка) до 63% (устьевая область р. Ока). Наименее представленной группой были веслоногие рачки (таблица 4.1), их доля от общего видового богатства варьировала от 8% (устьевая область р. Жужла) до 30% (устьевая область р. Кама).

Все обнаруженные виды были разделены на четыре экологические группировки, которые отражают их биотопическую приуроченность: фитофильные, фитофильно-планктонные, придонные и планктонные.

Среди коловраток большая часть обнаруженных видов являлись планктонными (51%), наименее представленной группой были виды, которые обитают в придонном слое (2%) (рисунок 4.1). 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, ведущие планктонный образ жизни, встречались в 90% исследованных водных объектов.

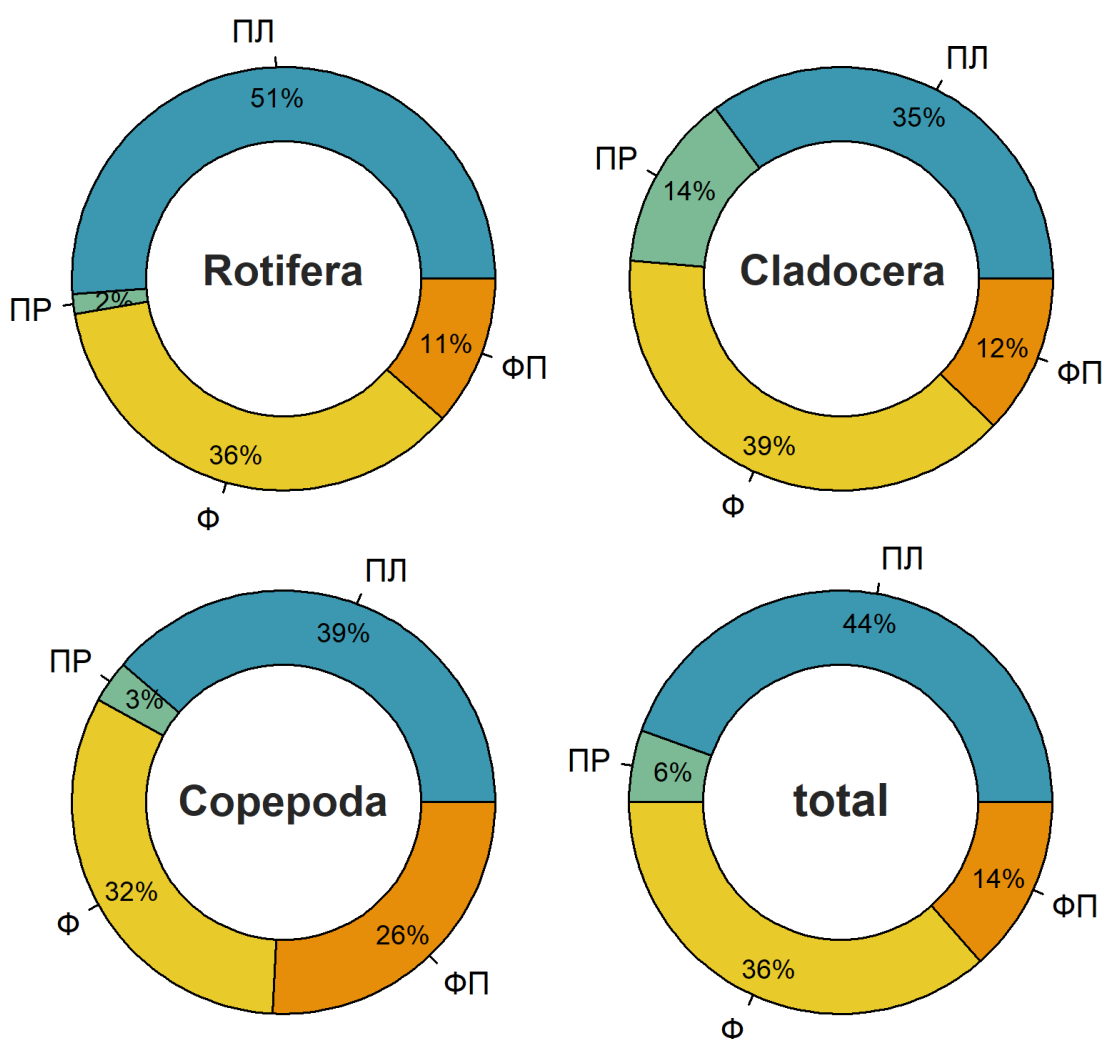


Рисунок 4.1. Распределение видов по экологическим группам в исследованных водных объектах. ПЛ – планктонные; ФП – фитофильно-планктонные; Ф – фитофильные; ПР – придонные

Большая часть видов ветвистоусых ракообразных относилась к фитофильным, т.е. видам, которые предпочитают в качестве основного биотопа заросли высших водных растений. Доля таких видов в общем видовом богатстве ветвистоусых ракообразных составляла 39% (рисунок 4.1). Наименее богатой была группа видов, которые ведут фитофильно-планктонный образ жизни – 12% (рисунок 4.1). Во всех исследованных водных объектах встречался только фитофильно-планктонный эвритопный рачок *Bosmina (Bosmina) longirostris* (O.F. Müller, 1776). В более чем 90% исследованных водных объектов встречался фитофильно-планктонный рачок *Chydorus sphaericus* (O.F. Müller, 1776) и планктонный лимнофил *Daphnia (Daphnia) galeata* Sars, 1863.

Среди веслоногих ракообразных наибольшим видовым богатством обладала группа планктонных организмов, её доля составляла 39% (рисунок 4.1). Группа придонных организмов была наименее представленной – 3% (рисунок 4.1). 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).

В целом анализ распределения видов всех трех таксономических групп зоопланктона показал, что планктонные виды формировали основу (44%) видового богатства зоопланктона исследованных водных объектов (рисунок 4.1). Наименьшим видовым богатством характеризовалась группа придонных организмов – 6% (рисунок 4.1).

Анализ соотношения мирных, хищных и всеядных видов показал, что 90% коловраток и 92% ветвистоусых ракообразных были мирными (рисунок 4.2); 52% веслоногих ракообразных были хищниками (рисунок 4.2). В целом в фауне зоопланктона всех исследованных водных объектов 80% видов были мирными, а доля хищных и всеядных была одинаковой – по 10% (рисунок 4.2).

Наиболее распространёнными хищниками были: крупный ветвистоусый рачок *Leptodora kindtii* (Focke, 1844) (обнаружен в 83% исследованных водных объектах), а также веслоногие рачки *M. leuckarti* (96%) и *T. oithonoides* (92%).

Среди организмов, ведущих мирный образ жизни, чаще всего в исследованных водных объектах встречались: *K. quadrata* (100%), *B. longirostris* (100%), *K. cochlearis* (96%), *P. major* (92%), *C. sphaericus* (92%), *Brachionus diversicornis* (Daday, 1883) (83%), *Euchlanis dilatata* Ehrenberg, 1832 (83%), *Filinia longiseta* (Ehrenberg, 1834) (88%), а также *D. galeata* (88%).

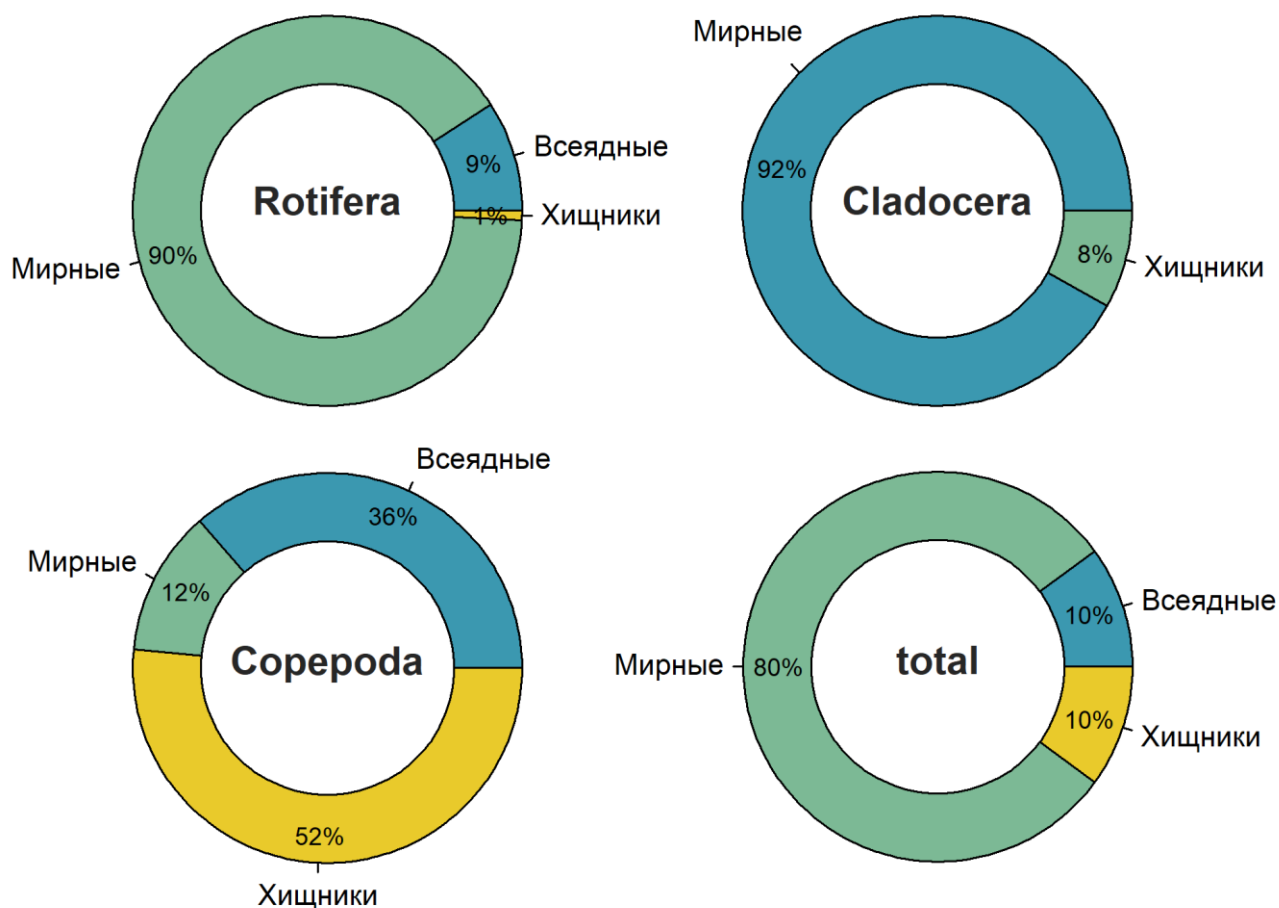


Рисунок 4.2. Распределение видов по спектрам питания в исследованных водных объектах

Всеядных видов в зоопланктоне исследованных водных было сравнительно мало. Наиболее часто встречающимися среди них были веслоногие рачки *Eurytemora velox* (Lilljeborg, 1853) (63%) и *Eucyclops serrulatus* (Fischer, 1851) (50%), а также копеподитные стадии веслоногих рачков, которые были обнаружены во всех (100%) исследованных водных объектах.

Анализ распределения видов зоопланктона по их типам питания, показал, что 69% коловраток были вертикаторами, 43% ветвистоусых ракообразных являлись первичными фильтраторами и 52% веслоногих ракообразных питались при помощи активного захвата пищи (рисунок 4.3).

Наиболее часто встречающимися вертикаторами были: *Brachionus angularis* Gosse, 1851, *Brachionus calyciflorus* Pallas, 1776, *B. diversicornis*, *Brachionus quadridentatus* Hermann, 1783, *E. dilatata*, *F. longiseta*, *Kellicottia longispina* (Kellicott, 1879), *K. quadrata*, *P. major* и *Polyarthra remata* Skorikov, 1896.

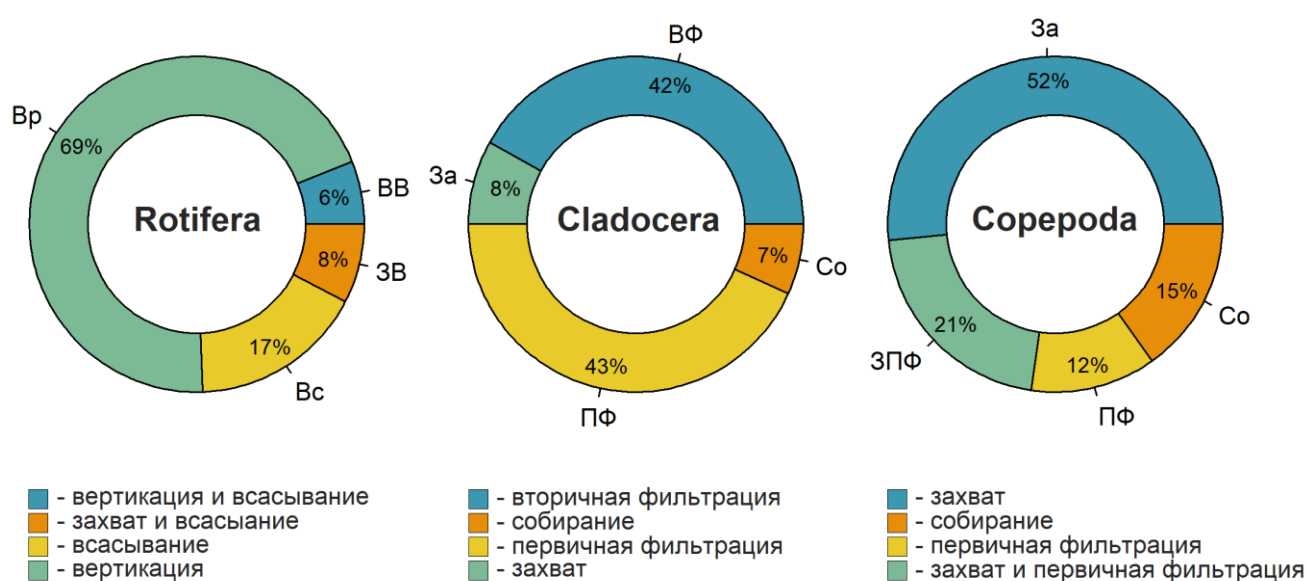


Рисунок 4.3. Распределение видов по типам их питания

в исследованных водных объектах

Среди первичных-фильтраторов чаще всего встречались такие виды, как *B. longirostris*, *Bosmina (Eubosmina) coregoni* Baird, 1857, *Daphnia (Daphnia) cucullata* Sars, 1862, *D. galeata*, *Diaphanosoma brachyurum* (Liévin 1848) s. str., *Diaphanosoma orghidani* Negrea, 1982 и *Eudiaptomus gracilis* (Sars G.O., 1863).

Видов, которые питаются исключительно при помощи активного захвата пищи, было сравнительно мало. Среди них наиболее часто встречались такие виды, как *L. kindtii*, *Cyclops vicinus* Uljanin, 1875, *M. leuckarti*, *T. oithonoides*,

Acanthocyclops americanus (Marsh, 1893), *Thermocyclops crassus* (Fischer, 1853) и гибридная форма *Bythotrephes brevimanus* x *Bythotrephes cederströmii*.

Анализ размерной структуры зоопланктона исследованных водных объектов показал, что среди коловраток большая часть видов относилась к средней размерной группе 100–300 мкм, среди ветвистоусых ракообразных больше всего были распространены виды из размерной группы 500–1000 мкм, среди веслоногих ракообразных – 1000–2000 мкм (рисунок 4.4).

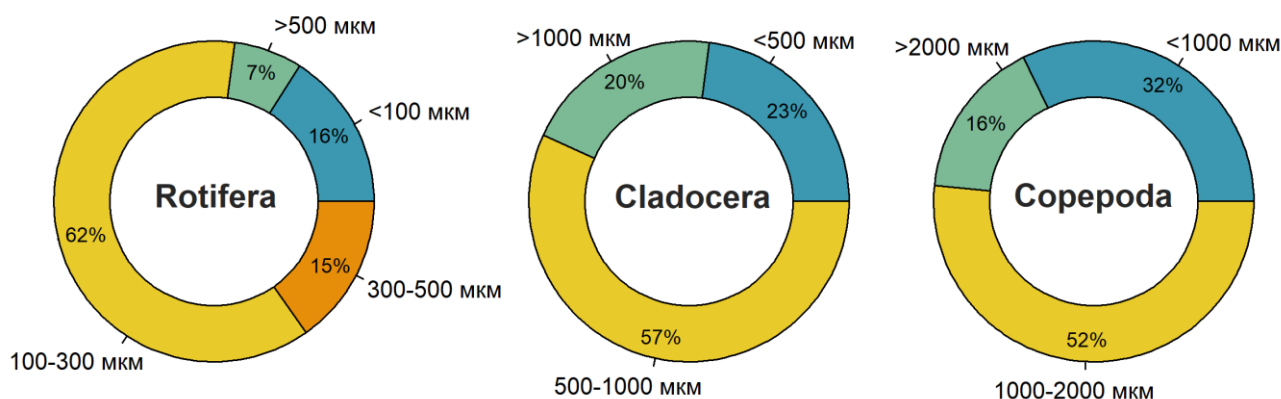


Рисунок 4.4. Размерная структура зоопланктона
в исследованных водных объектах

Из наименьшей размерной группы (<100 мкм) чаще других встречались: *P. remata* (обнаружен в 75% водных объектов), *Synchaeta kitina* Rousselet, 1902 (79%), *Lecane bulla* (Gosse, 1851) (46%) и *Anuraeopsis fissa* Gosse, 1851 (42%). Из наибольшей размерной группы (>2000 мкм) чаще других встречались: *Heterocope appendiculata* Sars G.O., 1863 (33%), *Macrocyclus albidus* (Jurine, 1820) (29%) и *Megacyclus viridis* (Jurine, 1820) (17%).

4.2. Сходство видового состава устьевых областей

Для определения сходства видового состава между исследованными устьевыми областями была построена дендрограмма иерархической кластеризации (рисунок 4.5). Все исследованные устьевые области сформировали три кластера. В первый кластер вошли устьевые области рр. Мера, Ширмакша, Троца, Юг, Черная (Заволжье), Узола, Трестьянка, Пыра, Жужла, Черная (Сормово), Везлома, Ока и

Кудьма (рисунок 4.5). Эти реки являются притоками Горьковского водохранилища, а также верхней части Чебоксарского водохранилища, которая находится под сильным влиянием вышележащего Горьковского водохранилища. Во второй кластер объединились устьевые области рр. Керженец, Сундовик, Сура, Ветлуга, Большой Цивиль и Свияга (рисунок 4.5). Эти реки являются притоками Чебоксарского водохранилища и речной части Куйбышевского водохранилища, которая находится под сильным влиянием вышележащего Чебоксарского водохранилища. Третий кластер сформировали устьевые области рр. Казанка и Кама – притоки озерной части Куйбышевского водохранилища (рисунок 4.5).

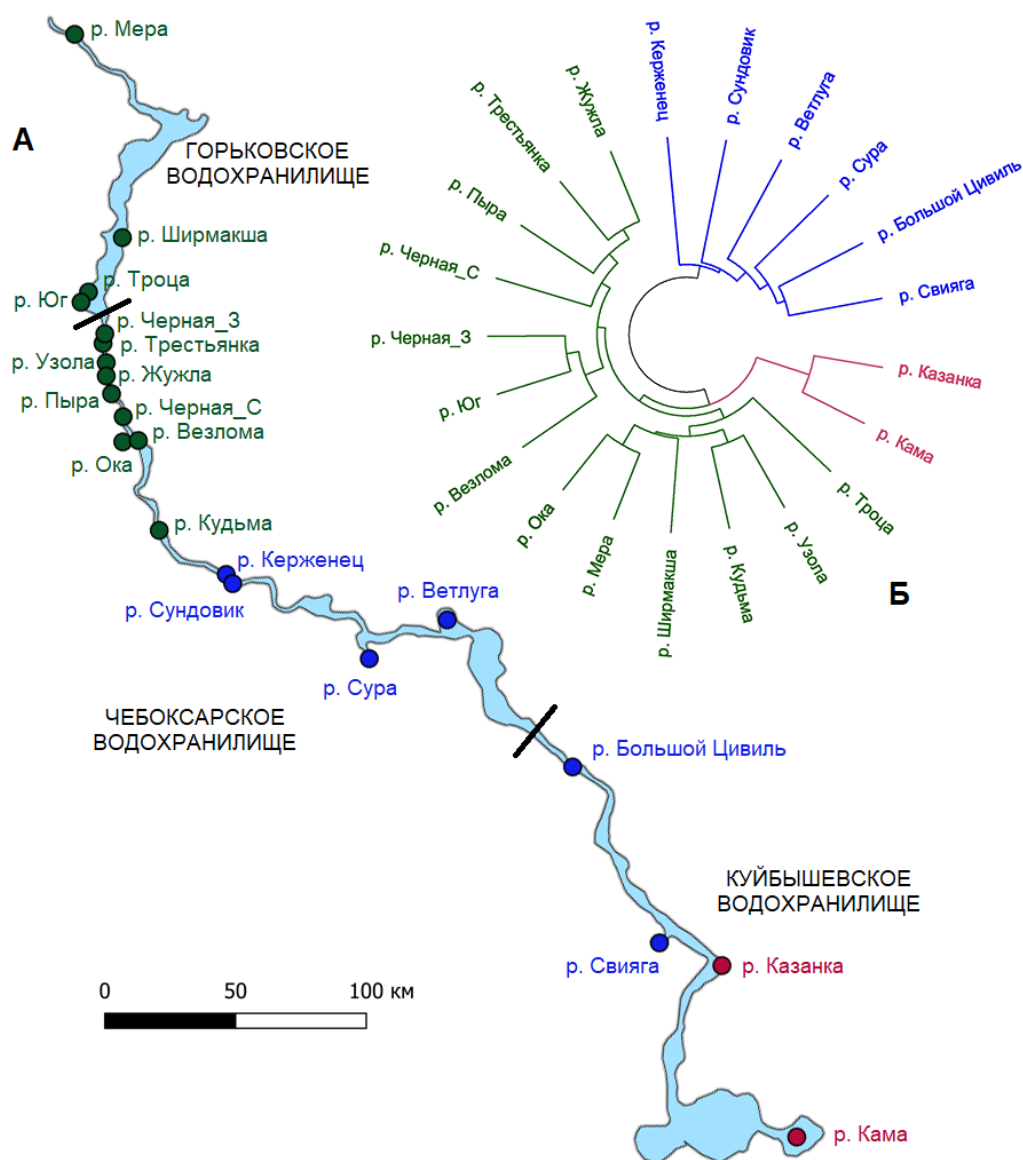


Рисунок 4.5. Карта-схема водохранилищ Средней Волги и дендрограмма иерархической кластеризации видового состава зоопланктона устьевых областей.

Гидрология, гидрохимия и гидробиология устьевых областей рек сильно связаны с водоёмом/водотоком-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

Процессы экспансии видов в изменяющихся климатических условиях и в результате деятельности человека становятся все более заметным явлением и поэтому находят отражение в большом количестве научных исследований (Гаврилко и др., 2020; Podshivalina, Sheveleva, 2020; Zhikharev et al., 2020a; 2020b; 2022; Kotov et al., 2022 и др.). Находки чужеродных видов являются следствием не только глобального изменения климата, но и активной деятельности человека на внутренних водоёмах (Alekseev, 2021).

Большая часть обнаруженных видов является типичными и широко распространенными не только на территории европейской части России, но и Палеарктики и, в большинстве своем, являются космополитами (Segers, 2007; Boxshall, Defaye, 2010; Kotov et al., 2013). Многолетние исследования позволили идентифицировать в зоопланктоне изученных водных объектов 11 чужеродных и 2 редких вида зоопланктона (таблица 4.2). Подробная информация о ряде редких и чужеродных видов содержится в Главе 1.

Важно отметить, что такие виды, как *Ilyocryptus spinifer* Herrick, 1882 и *Leptodiaptomus 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 (приложение 3) были впервые описаны нами для бассейна Средней Волги. Каспийский чужеродный вид *Eurytemora caspica* Sukhikh & Alekseev, 2013 был впервые обнаружен нами в бассейне Чебоксарского водохранилища.

Среди всех чужеродных видов зоопланктона наибольшее распространение имел понто-каспийский веслоногий рачок *E. velox*, он был обнаружен в 63% всех исследованных водных объектов. Также высокой встречаемостью отличались такие виды, как: североамериканский веслоногий рачок *A. americanus* (58%) и североамериканская коловратка *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet, 1908) (54%) (таблица 4.2).

Таблица 4.2

Встречаемость редких и чужеродных видов зоопланктона

в исследованных водных объектах

Вид	Водные объекты	p_i
<i>Kellicottia bostoniensis</i> (Rousselet, 1908)	5–7, 9, 11–14, 16, 18–21	54%
<i>Keratella tropica</i> (Apstein, 1907)	7, 12–14, 16, 20	25%
<i>Ilyocryptus spinifer</i> Herrick, 1882	3, 5	8%
<i>Pleuroxus denticulatus</i> Birge, 1879	6, 7	8%
<i>Acanthocyclops americanus</i> (Marsh, 1893)	1, 3–5, 8, 13–21	58%
<i>Thermocyclops vermifer</i> Lindberg, 1935	1, 19	8%
<i>Thermocyclops taihokuensis</i> Harada, 1931	13–16, 21	21%
<i>Eurytemora gracilicauda occidentalis</i> Fefilova, 2008	11	4%
<i>Eurytemora caspica</i> Sukhikh & Alekseev, 2013	13, 16, 18, 21	17%
<i>Eurytemora velox</i> (Lilljeborg, 1853)	2–5, 9–14, 16, 18–21	63%
<i>Calanipeda aquaedulcis</i> Krichagin, 1873	18, 21	8%
<i>Heterocope caspia</i> Sars G.O., 1897	16, 18, 21	13%
<i>Leptodiaptomus angustilobus</i> (Sars G.O., 1898)	11	4%

Примечание: p_i – встречаемость i -го вида в исследованных водных объектах;

реки: 1 – Мера, 2 – Юг, 3 – Ширмакша, 4 – Троца, 5 – Узола, 6 – Черная (Сормово), 7 – Пыра, 8 – Ока, 9 – Везлома, 10 – Кудьма, 11 – Керженец, 12 – Сундовик, 13 – Сура, 14 – Ветлуга, 15 – Большой Цивиль, 16 – Свияга, 17 – Казанка, 18 – Кама; водохранилища: 19 – Горьковское, 20 – Чебоксарское, 21 – Куйбышевское

В целом доля чужеродной фауны в общем видовом богатстве зоопланктона исследованных водных объектов варьировала от 0,4% до 5,5%. В отдельных водных объектах доля чужеродной фауны достигала 8,3% (Куйбышевское

водохранилище) и 15,2% (устьевая область р. Кама). Из всех исследованных водных объектов наибольшее количество чужеродных видов зарегистрировано на акватории Куйбышевского водохранилища. К ним относятся следующие виды: *A. americanus*, *C. aquaedulcis*, *T. taihokuensis*, *E. caspica*, *E. velox* и *H. caspia*.

Особый интерес среди обнаруженных видов представляют: *I. spinifer*; *P. denticulatus*; *T. taihokuensis*; *L. angustilobus*.

4.3.1. *Ilyocryptus spinifer* Herrick, 1882

Ilyocryptus spinifer Herrick, 1882 был обнаружен в нижнем течении р. Ветлуга. Данная находка подробно описана в одной из наших работ (Zhikharev et al., 2021). *I. spinifer* (рисунок 4.6, 4.7) был найден на территории природного парка «Воскресенское Поветлужье». Вид найден в прибрежной зоне на песчаном грунте.

По морфологическим признакам изученные нами особи идентичны с особями из типового местообитания в Северной Америке (Kotov, Williams, 2000; Kotov, Štifter, 2006). Большинство находок этого вида приурочены к тропическим регионам (Kotov, Williams, 2000; Kotov, Dumont, 2000; Kotov, Štifter, 2006). На основе этого *I. spinifer* был отнесен к южному теплолюбивому комплексу ветвистоусых ракообразных с циркумтропическими ареалами (Котов, 2016). Тем не менее, и в Восточном полушарии известны единичные находки популяций *I. spinifer* в регионах с влажным умеренным (Kotov, Dumont, 2000; Tanaka 2001; Kotov, Štifter 2006; Котов и др., 2011; Kotov et al., 2012) или даже континентальным умеренным (Котов, 2016) климатом.

Наиболее северными точками обитания этого вида в азиатской части России считаются северные притоки р. Амур (Котов и др., 2011) и верховья р. Обь (Котов, 2016). Находка популяции *I. spinifer* в р. Ветлуга является первой находкой этого вида не только для европейской части России, но и для Европы в целом (Определитель ..., 2010). Он не отмечен даже в самых южных европейских странах: Испании (Alonso, 1996), Италии (Margaritora, 1985), Израиле (Bromley, 1993). Интересно, что изученная нами популяция обнаружена практически на той же широте, что и отмеченные ранее популяции из р. Обь.

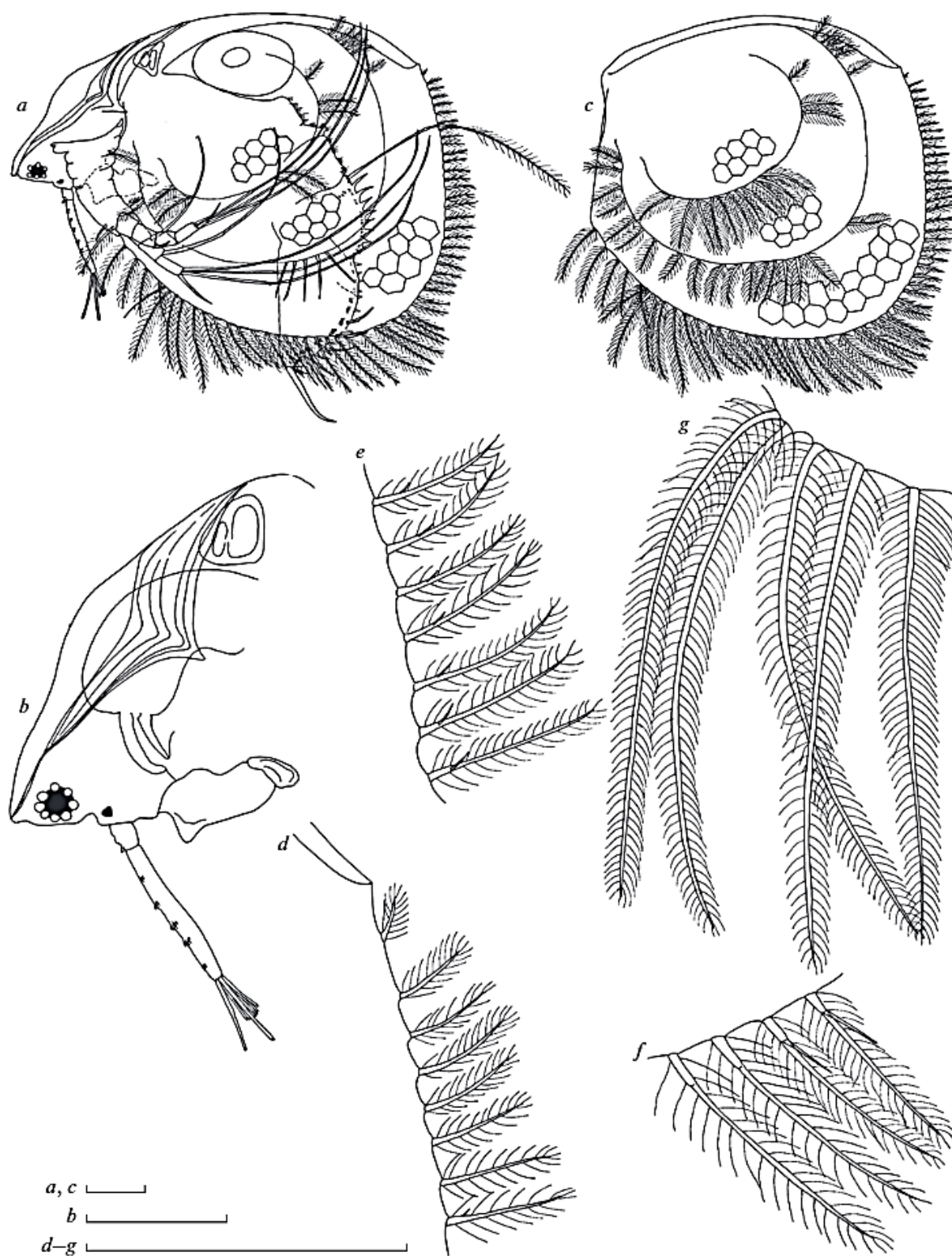


Рисунок 4.6. *Ilyocryptus spinifer* Herrick, 1882, партеногенетическая самка:

a – общий вид, *b* – голова, *c* – створка, *d-g* – фрагменты створки

при большом увеличении. Масштаб: 100 мкм.

Рисунки выполнены А.Н. Неретиной.

Поскольку *I. spinifer* очень широко распространен на нескольких континентах, то можно предположить, что проникновение в более высокие широты обусловлено значительной экологической пластичностью данного вида. При этом достаточно часто находки теплолюбивых организмов в более северных регионах связывают с расширением их естественных ареалов в связи с глобальным потеплением климата (Семенов, 2009; Перова и др., 2018). Однако такие заключения должны быть основаны на достоверных данных о том, что ранее вид отсутствовал на данной территории. Такой сценарий не исключен и для *I. spinifer*, но подтвердить это можно только филогеографическими методами.

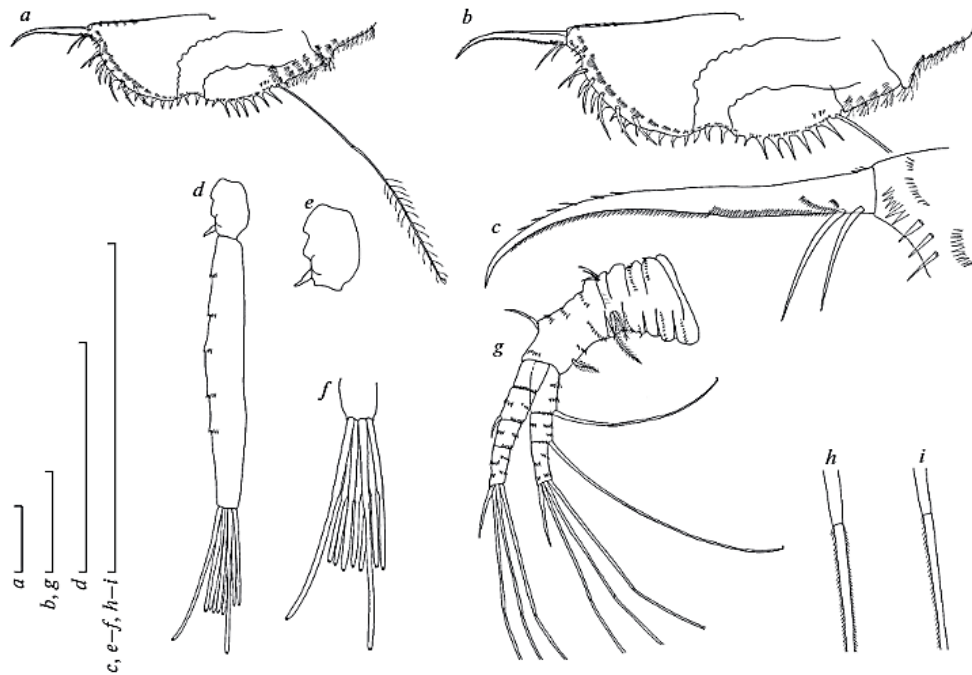


Рисунок 4.7. *Ilyocryptus spinifer* Herrick, 1882, партеногенетическая самка:

a-b – постабдомен, общий вид; *c* – постабдоминальный коготок; *d* – антенна I;
e-f – фрагменты антенны I при большом увеличении; *g* – антенны II;
h-i – латеральные плавательные щетинки эндоподита антенны II.

Масштаб: 100 мкм. Рисунки выполнены А.Н. Неретиной.

Немногочисленность находок *I. spinifer* за пределами тропических и субтропических регионов косвенно подтверждает гипотезу о недавнем расширении его ареала на север. Стоит отметить, что в центральной части Европы были сделаны

единичные находки популяций и других теплолюбивых тропических видов ветвистоусых ракообразных, например *Disparalona hamata* s. l. (Illyová, Hudec, 2004; Louette et al., 2007; Neretina et al., 2018). Популяции *I. spinifer* явно способны существовать в регионах с морозными зимами. В частности, данный вид широко распространен в Южной Корее, где формирует стабильные популяции в водоёмах, замерзающих в зимнее время (Kotov et al., 2012). С другой стороны, проникновение *I. spinifer* в более высокие широты может быть объяснено разовыми заносами этого вида на мигрирующих водоплавающих птицах или при участии человека, например с балластными водами судов. Действительно, перенос птицами рассматривается ныне как основной естественный способ распространения пресноводных кладоцер (Figuerola, Green, 2002; Reynolds et al., 2015). В последнее время зарегистрированы и случаи расширения ареалов кладоцер за счет деятельности человека (Hebert, Cristescu, 2002; Havel, Medley, 2006).

4.3.2. *Pleuroxus denticulatus* Birge, 1879

P. denticulatus нами был обнаружен в устьевой области р. Шача (правый приток Горьковского водохранилища), близ г. Волгореченск и сбросного выпуска Костромской теплоэлектростанции.

P. denticulatus (рисунок 4.8) был описан из штата Висконсин, США (Birge, 1879). Это один из самых распространенных видов Chydoridae в Канаде (Chengalath, 1987) и США (Shan, Frey, 1983). Этот вид проник на юг до Центральной Америки (Shan, Frey, 1983). *P. denticulatus* был также зарегистрирован в Старом Свете, но только несколько записей сопровождалось надежными описаниями и иллюстрациями. Первая достоверная европейская запись была сделана в Германии. Позже *P. denticulatus* был зарегистрирован на рисовых полях регионов Ломбардия и Эмилия-Романия в Италии (Margaritora, 1983), в бассейне р. Тер в Испании (Alonso, 1996) и в бассейне Дуная в Словакии (Hudec, Illyova, 1998; Hudec, 2010). Amoros (1984) включил этот вид в определитель французских Cladocera, но не привел подробного распространения.

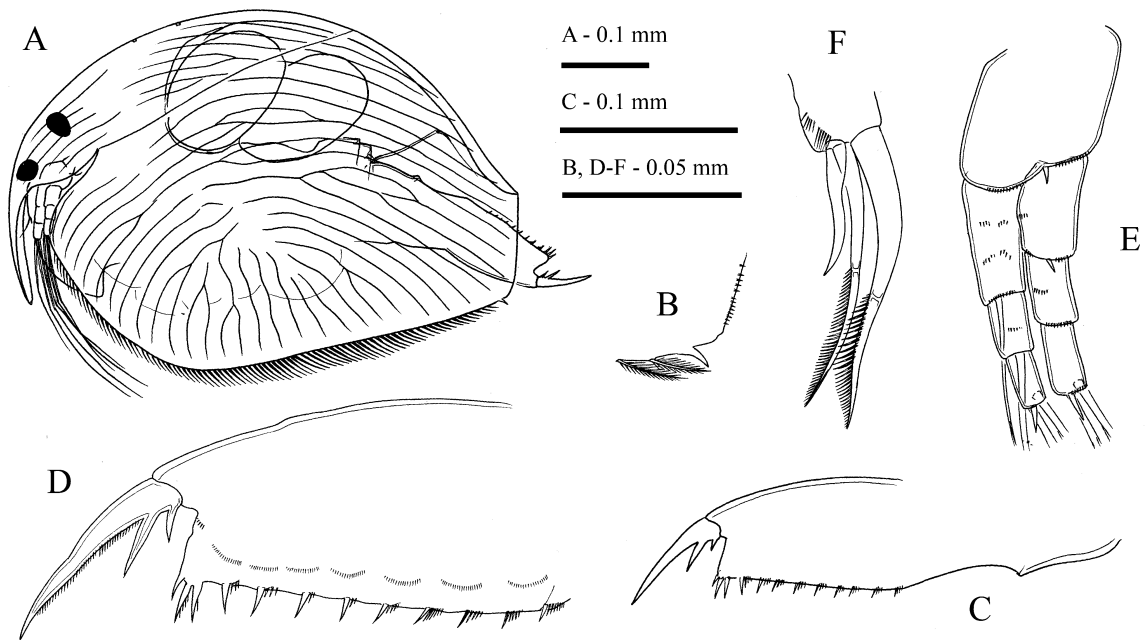


Рисунок 4.8. *Pleuroxus denticulatus* Birge, 1897 из реки Шача, партеногенетическая самка. А – вид сбоку; В – заднецентральный угол створки; С – постабдомен; D – дистальная часть постабдомена; Е – антенна; F – внутренняя дистальная доля грудной конечности I.

Рисунки выполнены А.Н. Неретиной.

Субтропические и тропические регионы Азии, Африки к югу от Сахары населены обильным видом-родственником – *Pleuroxus quasidenticulatus* (Smirnov, 1996), а записи о находках *P. denticulatus* из Китая, Индии и Африки, вероятно, все относятся к первому виду (Sinev, Sanoamuang, 2013). Котов и др. (2011) сообщили о *P. denticulatus* из бассейна р. Зея, но позже эта запись была отнесена к *P. quasidenticulatus* (Sinev, Sanoamuang, 2013). Описания *P. denticulatus* из Камеруна (Chiambeng, Dumont, 2004) и Индии (Gogoi et al., 2018) также относятся к *P. quasidenticulatus*. В работе Kotov et al. (2017) встречается единственная достоверная запись о находке *P. denticulatus* в Азии (Южная Корея).

Согласно литературным данным (Коровчинский и др., 2021), длина тела *P. denticulatus* варьируется между 450 и 680 мкм. Длина взрослых самок из устьевой области р. Шача составляла 510-680 мкм. Подробное морфологическое описание вида представлено в работе (Zhikharev et al., 2022). При этом важно

уточнить, что *P. denticulatus* (рисунок 4.9) явно отличается от большинства аборигенных таксонов Европейской России хорошо развитой толстой линейной скульптуре на обоих клапанах и головном щите (Коровчинский и др., 2021).

Профессор Н.Н. Смирнов не обнаружил *P. denticulatus* во время своих обширных исследований Chydoridae Европейской России (Смирнов, 1971). Контраст между частотой встреч вида в Америке и Европе убедительно свидетельствует о том, что в последнем регионе он является неместным видом (Hudec, Illyova, 1998). Недавно вид был зарегистрирован в Европейской России, Костромская область, в малых реках природного заповедника "Кологривский лес" (Сиротина, 2017).

P. denticulatus относится к фаунистическому комплексу южных теплолюбивых видов (Котов, 2016). Его биология и экология изучены слабо. Обычно он встречается среди растительности в литоральной зоне или в богатых органикой отложениях эвтрофных озер, прудов, водохранилищ, пойменных озер и рек. Жизненный цикл и размножение вида, а также их зависимость от продолжительности и интенсивности освещения были изучены Shan (1970).

Находка *P. denticulatus* в устьевой области р. Шача (Костромская область) является второй регистрацией его присутствия в Европейской России и четвертой – на территории всей страны. Обе находки в Европейской России приурочены к Костромской области (Сиротина, 2017). Интродукция вида в устье р. Шача, предположительно, была случайной. Его популяция, вероятно, поддерживается благоприятными экологическими условиями, а именно относительно высокой температурой воды из-за теплового загрязнения от Костромской электростанции. Предыдущая находка этого вида в европейской части России также была сделана в Костромской области, к северу от нашего участка, в 2013–2017 гг. Возможно *P. denticulatus* был занесен туда из устья р. Шача сезонно мигрирующими водоплавающими птицами.

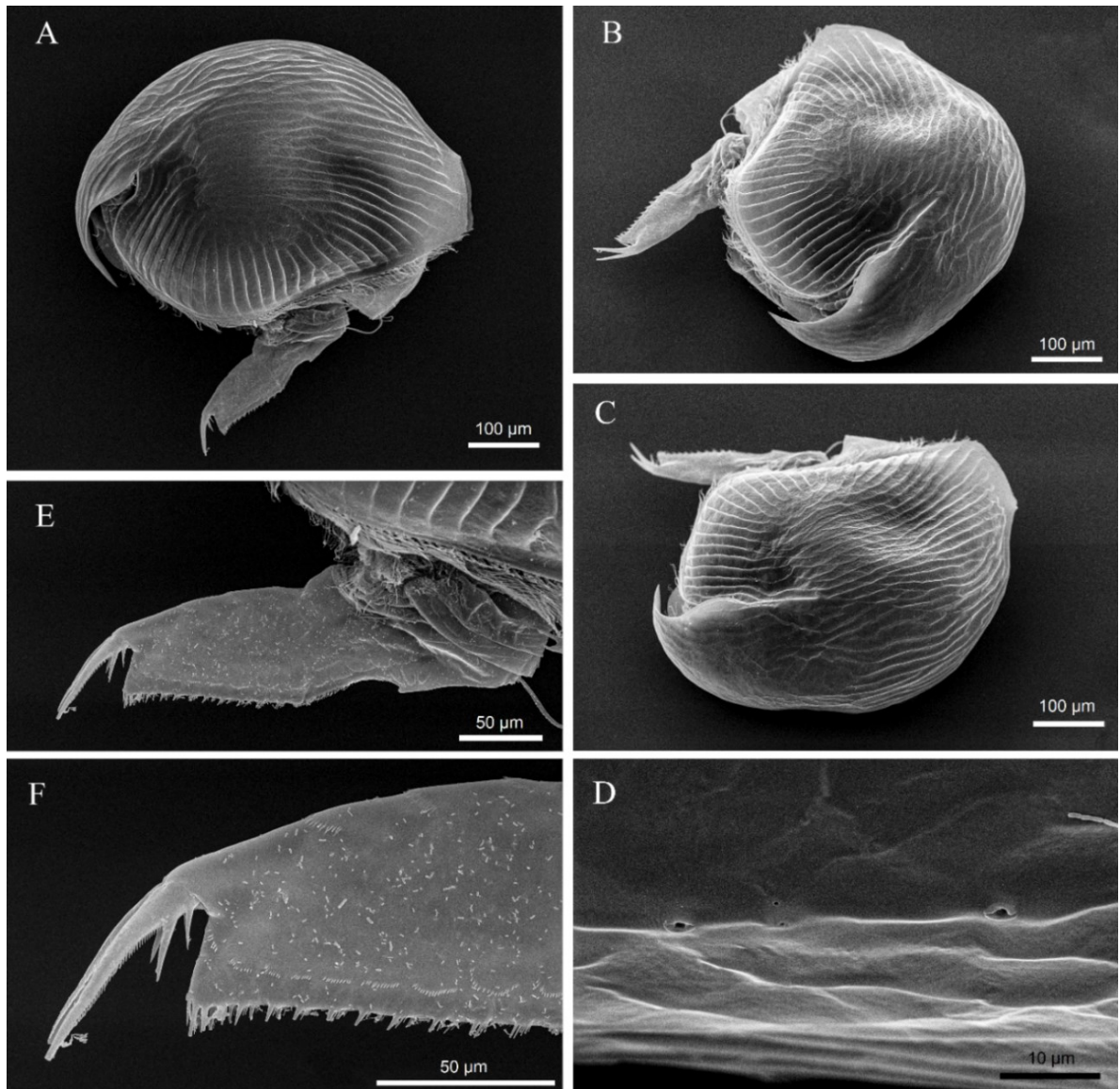


Рисунок 4.9. *Pleuroxus denticulatus* Birge, 1897 из реки Шача, партеногенетическая самка. А, В, С – тот же экземпляр сбоку, переднебоковом и дорсальном виде; D – головные поры; E – постабдомен; F – дистальная часть постабдомена. Фотографии сделаны А.Ю. Синевым.

Таким образом, географический ареал этого вида в бассейне Волги в настоящее время ограничен его северной частью, и его встречаемость остается крайне редкой. Устьевая область р. Шача, очевидно, может служить локальным бассейном для дальнейшего распространения этого вида в другие реки и озера Волжского бассейна, включая его крупные водохранилища. Следует отметить, что инвазивный азиатский моллюск *Corbicula fluminea* (Müller, 1774) также был обнаружен в районе исследования (Pryanichnikova et al., 2019; Voroshilova et al.,

2021), это может свидетельствовать об инвазии целого комплекса теплолюбивой флоры и фауны в устье р. Шача. Тепловое загрязнение от электростанции могло создать буферную зону с экологическими условиями, благоприятными для теплолюбивых видов. Трансформированные водные экосистемы такого рода являются уникальной средой обитания для неместной флоры и фауны.

4.3.3. *Thermocyclops taihokuensis* Harada, 1931

Представители рода *Thermocyclops* Kiefer, 1927 встречаются по всему миру; известен 51 вид и подви́д (Mirabdullayev et al., 2003). На территории европейской части России встречаются четыре вида: *Thermocyclops oithonoides* (Sars, 1863), *Thermocyclops crassus* (Fischer, 1853), *Thermocyclops dybowskii* (Lande, 1890), и *Thermocyclops vermifer* Lindberg, 1960 (Определитель..., 2010). Находки тропического вида *T. taihokuensis* (рисунок 4.10) в европейской части России крайне редки. Вид был зарегистрирован на не зарегулированном участке Волги ниже плотины Волжской ГЭС (Lazareva, 2021), Чебоксарском водохранилище, Куйбышевском водохранилище и Шатском водохранилище, а также устьевых областях рр. Свияга, Ветлуга, Бузан (Lazareva et al., 2022). Нами (Zhikharev et al., 2020a) *T. taihokuensis* был обнаружен впервые в устьевой области р. Сура, а позднее – в устьевой области р. Ветлуга. Основной ареал *T. taihokuensis* охватывает Восточную и Центральную Азию, а также тропические регионы. Он встречается на Тайване, Филиппинах, в Таиланде, Китае, Восточном Вьетнаме, Японии, Узбекистане, Казахстане, Таджикистане и на Дальнем Востоке России (Mirabdullayev, Kuzmetov, 1997; Mirabdullayev et al., 2003; Lopez et al., 2017; Karanovic et al., 2017).

Этот вид обитает в планктоне небольших водоёмов, рыбных прудов и рисовых полях (Mirabdullayev et al., 2003; Lopez et al., 2017). Находка представителя фауны тропических копепод *T. taihokuensis* в европейской части России свидетельствует о продолжающемся расширении его ареала на северо-запад. Концепция биологических инвазий очень популярна в настоящее время, и она может объяснить присутствие *T. taihokuensis* в Среднем Поволжье.

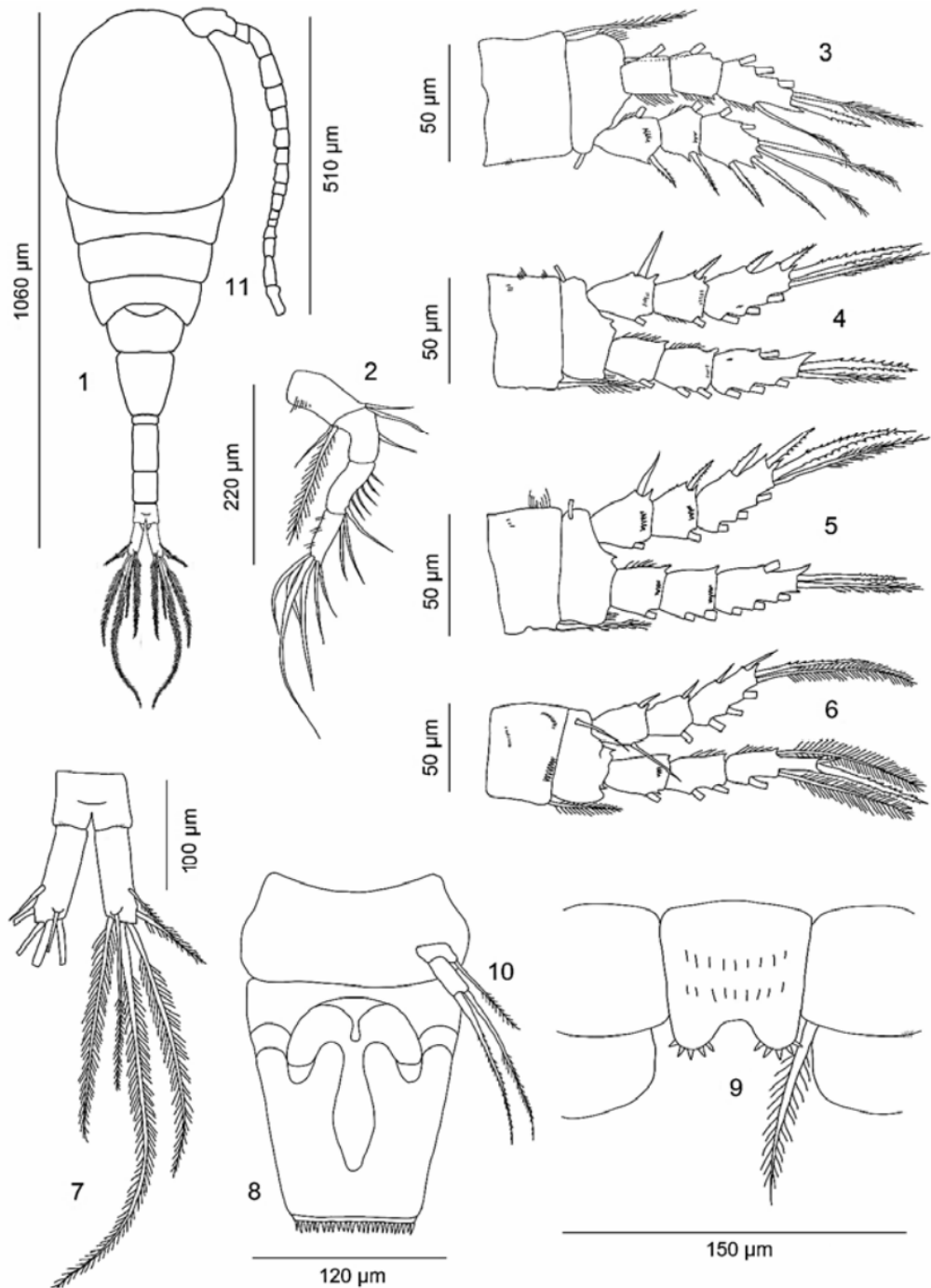


Рисунок 4.10. *Thermocyclops taihokuensis* Harada, 1931: 1 – общий вид, 2 – антенна (A2), 3 – P1, 4 – P2, 5 – P3, 6 – P4, 7 – анальный сегмент и каудальные ветки, 8 – 5-й грудной сегмент и генитальный сегмент, 9 – соединительная пластинка P4, 10 – P5, 11 – антеннула (A1). Рисунок выполнен В.С. Жихаревым.

Мы предполагаем, что распространение этого вида за пределы его естественного ареала может быть связано с судоходством в волжских водохранилищах и переносом *T. taihokuensis* с балластными водами судов. Кроме

того, известно, что водоплавающие птицы способны переносить покоящиеся яйца ракообразных на значительные расстояния (Reynolds, Cumming, 2015). Миграционные пути различных видов птиц проходят над Центральной Европой из арктических и умеренных климатических зон в субтропические и тропические регионы (De Ridder, 1981; Duggan, 2002; Frisch et al., 2007). Следует отметить, что это не первая находка редких представителей фауны копепод в бассейне р. Сура. В 2016 году в двух притоках нижнего течения этой реки был обнаружен дальневосточный вид *Nordodiaptomus siberiensis* (Podshivalina, Sheveleva, 2018).

4.3.4. *Leptodiaptomus* cf. *angustilobus* (Sars G.O., 1898)

Таксономия и систематика веслоногих ракообразных и, в частности, представителей семейства Diaptomidae Baird, 1850 из-за слабой изученности является актуальной темой для исследователей (Шевелева и др., 2020; Marrone, Naselli-Flores, 2005; Bozkurt, Akin, 2012; Bekleyen et al., 2017; Podshivalina, Sheveleva, 2020 и др.). Дополнительную проблему для идентификации новых находок рачков рода *Leptodiaptomus* семейства Diaptomidae составляет дизъюнкция ареалов известных видов, связанная с историческими предпосылками и экологией рода: большинство его представителей холодолюбивы. Из 21 вида *Leptodiaptomus* подавляющее большинство (18) указаны для Северной Америки (Elías-Gutiérrez et al., 1999). Было известно (Боруцкий и др., 1991), что в Европе (Северная Европа, Исландия) из этого рода обитает единственный вид – *Leptodiaptomus minutus* (Lilljeborg in Guerne & Richard, 1889). Два других вида *Leptodiaptomus*, зарегистрированных в Евразии, никогда не встречались в Европе. *Leptodiaptomus tyrrelli* (Porpe, 1888) указан для полуострова Камчатка (Боруцкий, 1991). *Leptodiaptomus angustilobus* (Sars G.O., 1898) встречается на севере Сибири и Дальнем Востоке (Боруцкий и др., 1991; Fefilova et al., 2013, 2021; Schartau et al., 2022). Это наиболее распространенный в восточной части Евразии вид *Leptodiaptomus*, известен из озер полуострова Ямал, Обской губы (Лещинская, 1962), устьевой области р. Енисей (Рылов, 1930; Пирожников, 1937), озер Таймыра и западных отрогов плато Путорана (Dubovskaya et al., 2010; Fefilova et al., 2021),

устьевой области р. Лена (Fefilova et al., 2021) и бассейнов рр. Индигирка (Fefilova et al., 2021), Яна (Sars, 1898), Колыма и Анадырь (Стрелецкая, 1975; Streletskaia, 2010), полуострове Камчатка (Куренков, 1973; Вецлер, 2017).

Особи *L. cf. angustilobus* (рисунок 4.11, 4.12) были обнаружены в устьевой области р. Керженец (левый приток Чебоксарского водохранилища). Длина тела самок из р. Керженец составляла от 1,17–1,35 мм, самцов от 1,02–1,18 мм. Размеры тела найденных рачков из Нижегородской обл. в целом соответствовали величинам длины тела *L. angustilobus* из его основного ареала (Боруцкий и др., 1991). Нами были обнаружены некоторые отличия в строении исследованных нами особей из Нижегородской обл. от описания Боруцкого с соавторами (1991). Эти отличия служат основанием для уточнения их систематического положения с применением морфологического исследования большего числа популяций *L. angustilobus* из Сибири и, возможно, Северной Америки, а также методов молекулярной генетики. Данный анализ является будущим исследованием, которое готовится к изданию.

Особи *L. cf. angustilobus* обнаружены при температуре воды от 19,2–21,7°C. Численность самок была выше, чем самцов, копепоидитные стадии встречались редко. Доля самок в общей численности зоопланктона была почти в три раза больше, чем самцов. Доля самок в общей численности и биомассе копепод составляла 41,7% и 63,1% соответственно. В целом, роль вида в сообществе зоопланктона устьевой области р. Керженец была высокой.

В работе О.П. Дубовской с соавторами (2010) отмечается, что в водоёмах плато Пutorана (в том числе в озерах бассейна р. Ендэ) половозрелые самки *L. angustilobus* (с яйцами и сперматофорами) были обнаружены также в летний период (начало августа), однако при более низкой температуре воды (16,1 °C у поверхности, 6,9 °C у дна). При этом доля половозрелых и старших копепоидитов в биомассе сетного зоопланктона доходила до 47 %.

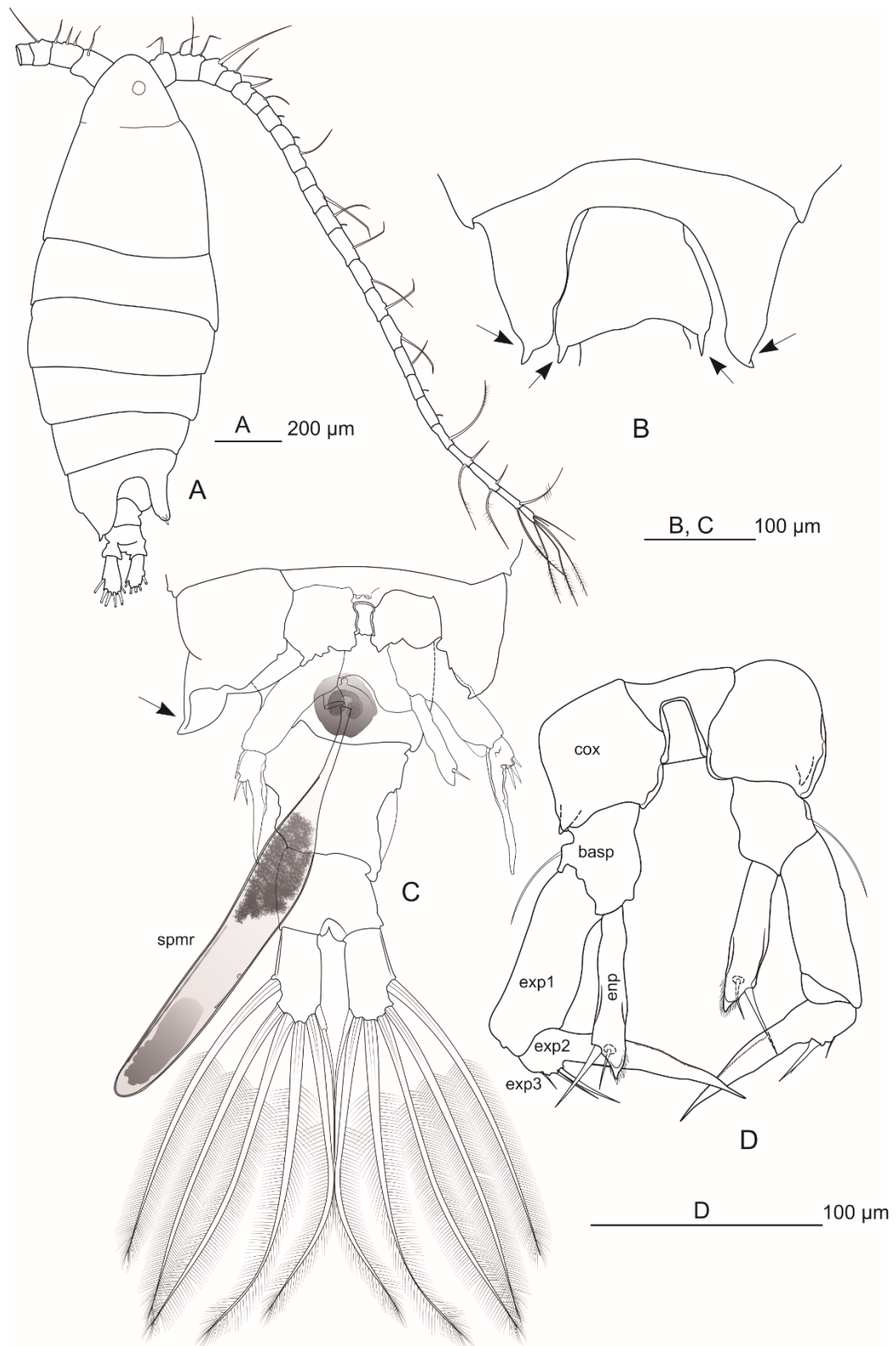


Рисунок 4.11. *Leptodiptomus* cf. *angustilobus* (Sars G.O., 1898), самка. А – общий вид; В – последний торакальный и генитальный сегменты; С – abdomen вентрально; D – пятая пара ног (P5). Масштаб А – 200 мкм, В–D – 100 мкм.

Стрелки показывают лопасти на последнем торакальном сегменте.

Рисунок выполнен Е.Б. Фефиловой.

Бассейн нижнего течения р. Керженец является малоизученным и, в особенности, не исследованы придаточные водоёмы, старицы и пойменные озера, которые могут являться местообитаниями новых для региона видов Diaptomidae.

Наша находка *L. cf. angustilobus* не является единственной, когда в бассейне Средней Волги и восточной Европе обнаружены сибирские виды. Так, в период 2006–2020 гг. в пойме р. Суры (приток Чебоксарского водохранилища), бассейне р. Вычегда (приток Северной Двины) были обнаружены представители сибирского-берингийского рода *Nordodiaptomus* (Podshivalina, Sheveleva, 2018; Fefilova, 2021).

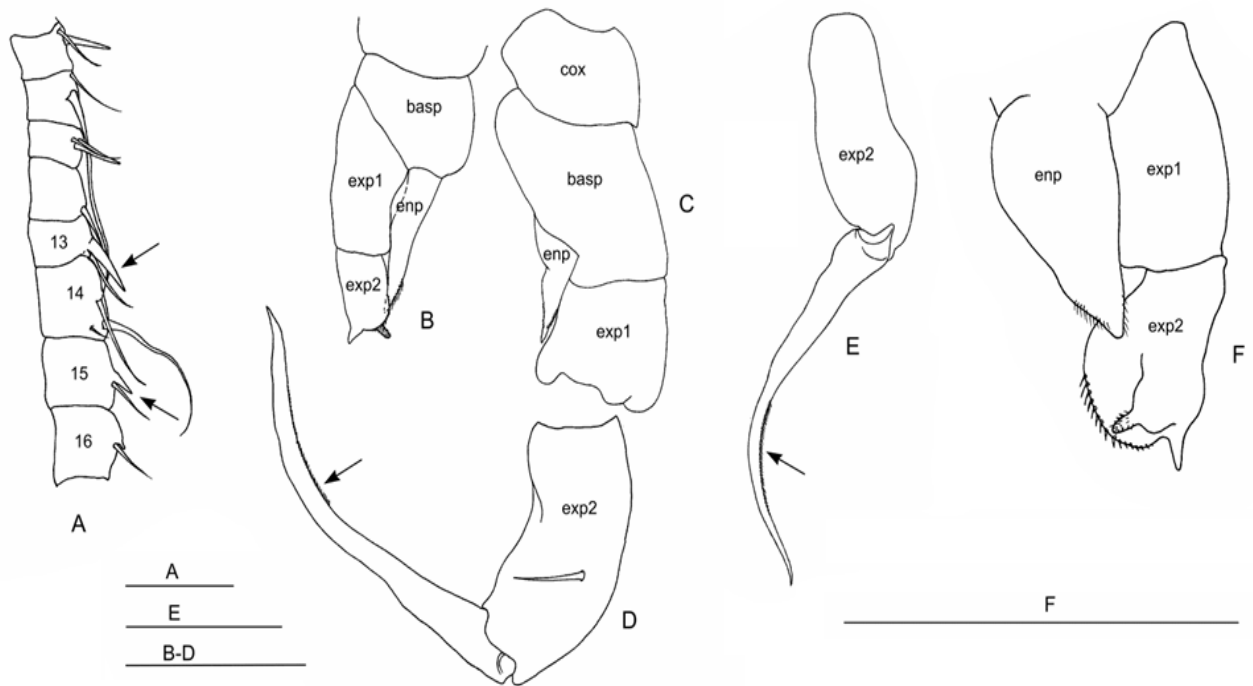


Рисунок 4.12. Самец *Leptodiaptomus cf. angustilobus* (Sars G.O., 1898), A–D – из р. Керженец, E, F – из бассейна р. Ендэ. A – средняя часть геникулирующей антеннулы (членики пронумерованы); B, F – левая P5; C – правая P5 (частично); D, E – экзоподит правой P5. Масштаб 100 мкм.

Рисунок выполнен Е.Б. Фефиловой.

В 2017–2020 гг. в устьевой области р. Керженец и ряде рек бассейна Горьковского и Чебоксарского водохранилищ был обнаружен рачок *Ovalona karelica* (Stenroos, 1897), считающаяся эндемиком Западной Палеарктики (Гаврилко и др., 2020; Sinev, Gavrilko, 2020). Подобные находки – следствие не только глобального изменения климата (Alekseev, 2021), но и, вероятно, активной деятельности человека во внутренних водных путях и, как в нашем случае, главной водной артерии Европы – р. Волги.

Устьевые области притоков равнинных водохранилищ, как системы сопряжения река-водохранилище, уникальны по своей неоднородности и смешению местообитаний, и могут являться источниками расселения редких и чужеродных видов зоопланктона (Гаврилко и др., 2020; Lazareva et al., 2022; Zhikharev et al., 2020a, 2020b, 2022), выступая акклиматизационными биотопами и естественными рефугиумами.

Заключение по главе 4

За период многолетних исследований в зоопланктоне водохранилищ Средней Волги и устьевых областях их притоков было обнаружено 234 таксона, из которых до ранга вида определено 207 таксонов, остальные таксоны являются морфами, подвидами или вариациями видов.

Большинство идентифицированных видов являются планктонными и ведут мирный образ жизни. Распределение видов по типам их питания, позволило заключить, что 69% коловраток являются вертикаторами, 43% ветвистоусых ракообразных – первичными фильтраторами и 52% веслоногих ракообразных питаются при помощи активного захвата пищи.

Анализ сходства видового состава показал, что группировка устьевых областей в основные кластеры обуславливается водоёмом-приёмником, а выделенные кластеры располагаются в строгой географической последовательности.

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 каспийский веслоногий рачок E. velox, а также североамериканские виды A. americanus и K. bostoniensis. При масштабных исследованиях различных водных объектов бассейна Средней Волги большая часть находок редких и чужеродных видов приурочена именно к устьевым областям притоков водохранилищ.

ГЛАВА 5. СТРУКТУРНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ СООБЩЕСТВ ЗООПЛАНКТОНА УСТЬЕВЫХ ОБЛАСТЕЙ

Речные экосистемы – это сложные природные объекты с точки зрения функционирования и пространственного распределения связанных с ними водных организмов. Устьевые области как морских притоков (Novoselov et al., 2022), так и равнинных водоёмов являются динамическими системами, однако их переходные зоны часто рассматриваются как стабильный компонент этой системы. Переходные зоны часто характеризуются краевым эффектом, в таких случаях они могут быть соотнесены с экотонами. Экотоны – это переходные зоны между отдельными пограничными областями, которые, будучи сами однородными, могут характеризоваться высоким структурным и пространственным разнообразием различных гидробионтов (Di Castri et al., 1988; Гидроэкология..., 2015). Эта концепция была очень популярна в конце 20-го века (Lachavanne, Juge, 1977; Hansen, Castri, 1992). В начале 21 века интерес к экотонам пресноводных экосистем нашел отражение в ряде работ российских исследователей (Krylov et al., 2010; Bolotov et al., 2012; Болотов и др., 2014; Гидроэкология..., 2015). Речные экотоны представляют собой регионы значительного видового разнообразия и численной изменчивости планктона (Kozuharov et al., 2007; Mięczan et al., 2013) из-за различий вдоль градиентов среды (минерализация, содержание питательных веществ, температура и т.д.), которые приводят к высокому уровню экологической неоднородности речного ландшафта. Однако вопрос о наличии экотона в водных экосистемах различных типов остается актуальным.

Для анализа структурных показателей сообществ зоопланктона в 2021 г. были проведены масштабные исследования в восьми притоках водохранилищ Средней Волги. Исследованные устьевые области принадлежат к разным морфометрическим типам: простому, эстуарному и эстуарно-дельтовому (таблица 5.1, рисунок 5.1). Реки Мера, Ширмакша и Троща являются притоками Горьковского водохранилища; Узола, Сура и Ветлуга – притоками Чебоксарского

водохранилища; реки Большой Цивиль и Свияга являются притоками Куйбышевского водохранилища.

Таблица 5.1

Характеристика исследованных водных объектов

Водный объект	Длина, км	Площадь бассейна, км ²	Тип устьевой области/водохранилища
р. Узола	147	1 920	простая (Sm)
р. Сура	841	67 500	простая (Sm)
р. Большой Цивиль	172	4 690	простая (Sm)
р. Мера	152	2 380	эстуарная (Es)
р. Троца	22	217	эстуарная (Es)
р. Ветлуга	889	39 400	эстуарная (Es)
р. Ширмакша	28	205	эстуарно-дельтовая (ED)
р. Свияга	375	16 700	эстуарно-дельтовая (ED)
Горьковское вдхр.	440	1 590	равнинное
Чебоксарское вдхр.	341	2 190	равнинное
Куйбышевское вдхр.	500	6 450	равнинное

Мы исследовали устьевые участки рек-притоков в период гидрологической стабильности, при отсутствии попусков или повышенного расхода воды через ГЭС. В зависимости от масштаба устьевых участков, станции располагались через каждые 500 м (реки Узола, Большой Цивиль, Ширмакша), 1000 м (реки Троца, Мера, Свияга) и 2000 м (реки Сура, Ветлуга).

5.1. Видовая структура сообществ зоопланктона

В нижнем течении исследованных рек, их устьевых участках и в районе слияния с водохранилищами выявлено и определено до видового ранга 143 таксона зоопланктона. Обнаружено несколько гибридных форм: хищник *Bythotrephes brevimanus* Lilljeborg, 1901 и *B. cederströmii* Schödler, 1877, а также фильтратор *Daphnia (D.) galeata* Sars, 1863 и *D. (D.) cucullata* Sars, 1862. Кроме того, были определены 4 морфотипа *Bosmina (Eubosmina) coregoni* Baird, 1857, а именно: *B. (E.) cf. crassicornis* Lilljeborg, 1887, *B. (E.) cf. berolinensis* Imhof, 1888, *B. (E.) cf. cederströmi* Schödler, 1866 и *B. (E.) cf. gibbera* Schoedler, 1863. Большинство найденных видов были космополитами и широко распространёнными в бассейне

Средней Волги. Значительная часть идентифицированных видов относилась к коловраткам, их доля в общем видовом богатстве составила в среднем 49%, доля ветвистоусых ракообразных составила 35%, а самой малочисленной группой были веслоногие ракообразные – 16%.

Распределение зоопланктона вдоль продольного профиля устьевых областей притоков не являлось равномерным. Некоторые участки имели сходную видовую структуру и сильно отличались от соседних. В целом, неоднородность в устьевых областях была довольно высокой. По данным иерархической кластеризации, исходя из видового обилия зоопланктона, мы определили оптимальное количество кластеров с различной видовой структурой. В каждом из трех типов устьевых областей мы выделили по 4 кластера, которые рассматривали как различные сообщества зоопланктона (рисунок 5.1).

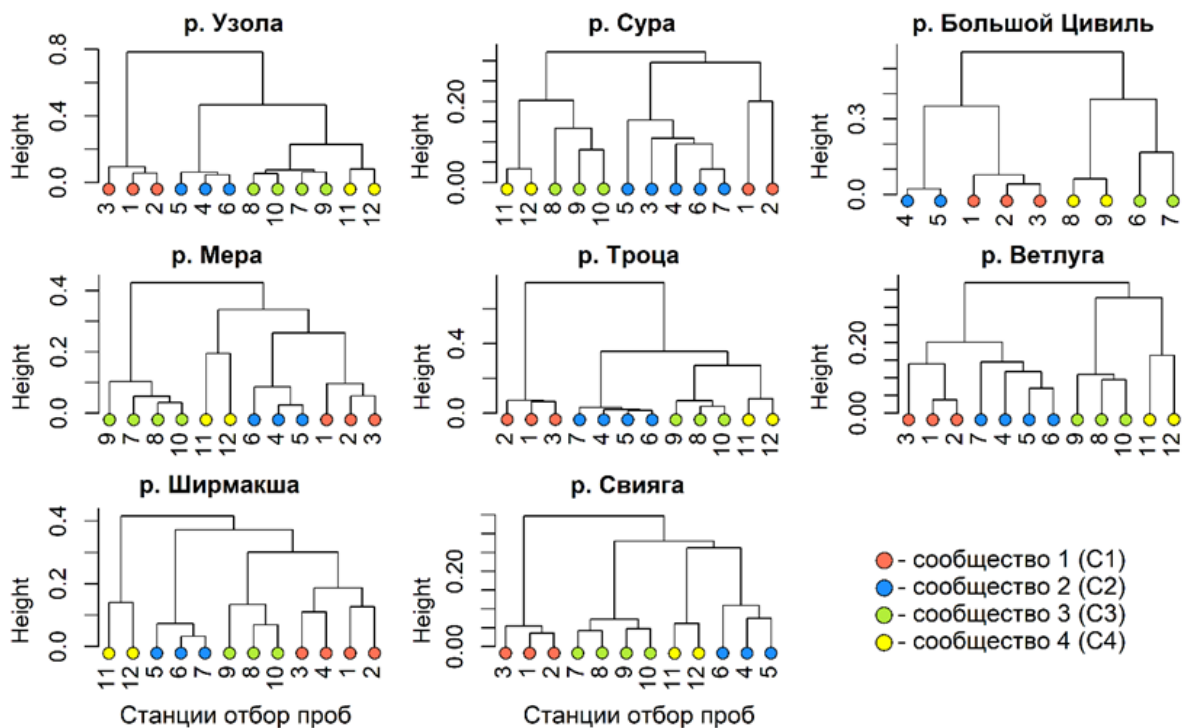


Рисунок 5.1. Дендрограммы иерархической кластеризации проб зоопланктона для исследованных устьевых областей

Несмотря на неоднородность исследованных притоков, пробы в каждом из них разделены на четыре кластера, рассматриваемые как различные сообщества зоопланктона. 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 плотности и биомассы зоопланктона (рисунок 5.2). Было установлено, что, за исключением индекса выравненности, все структурные показатели выявленных кластеров/сообществ зоопланктона были статистически значимо выше в сообществе 2 (ANOVA, $p\text{-value} \leq 0,05$).

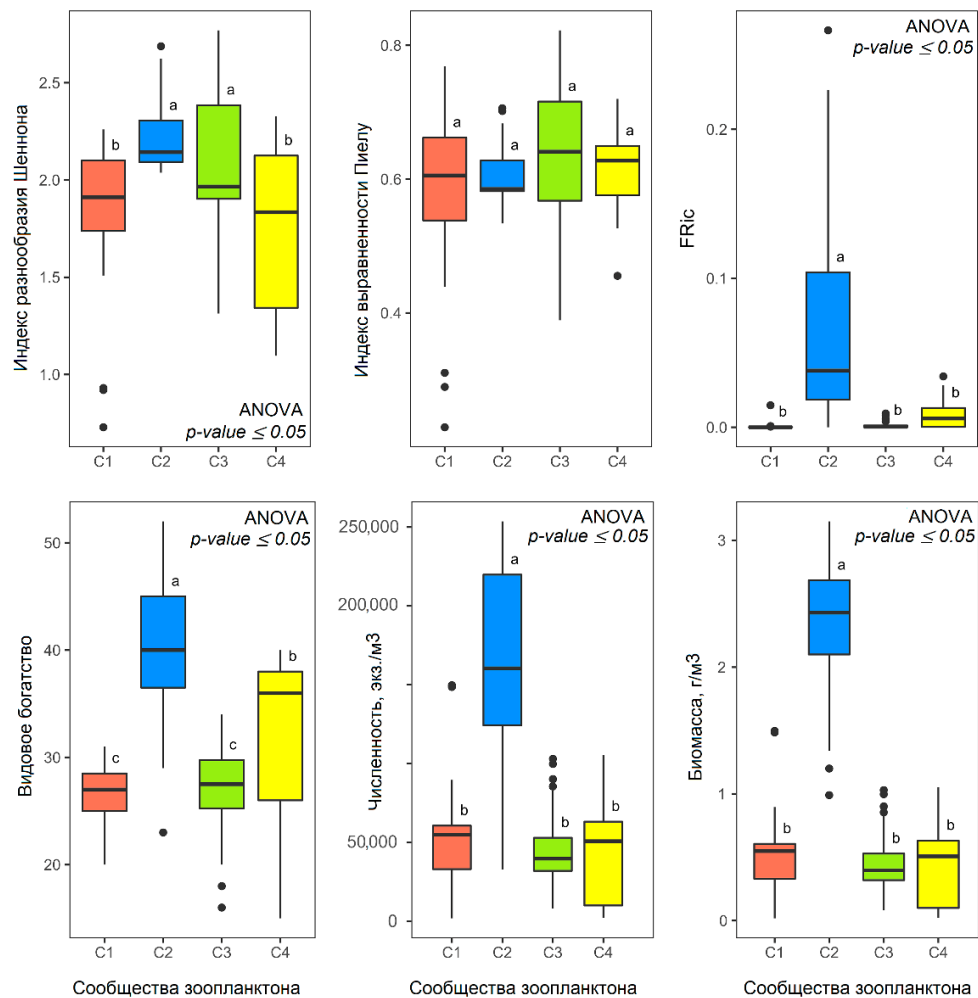


Рисунок 5.2. Диаграммы размаха структурных показателей сообществ зоопланктона в исследованных устьевых областях. C1, C2, C3 и C4 – сообщества 1, 2, 3 и 4. Для обозначения значимых различий добавлены компактные буквенные обозначения.

Согласно рисунку 5.2, сообщество 2 значительно выделяется по ряду структурных показателей. Значения электропроводности воды и структурные

параметры зоопланктонных сообществ (разнообразие, таксономическое и функциональное богатство, численность и биомасса) позволяют характеризовать сообщество 2 (C2) как экотонное. Его локализация несколько отличается в различных типах устьевых областей (рисунок 5.3).

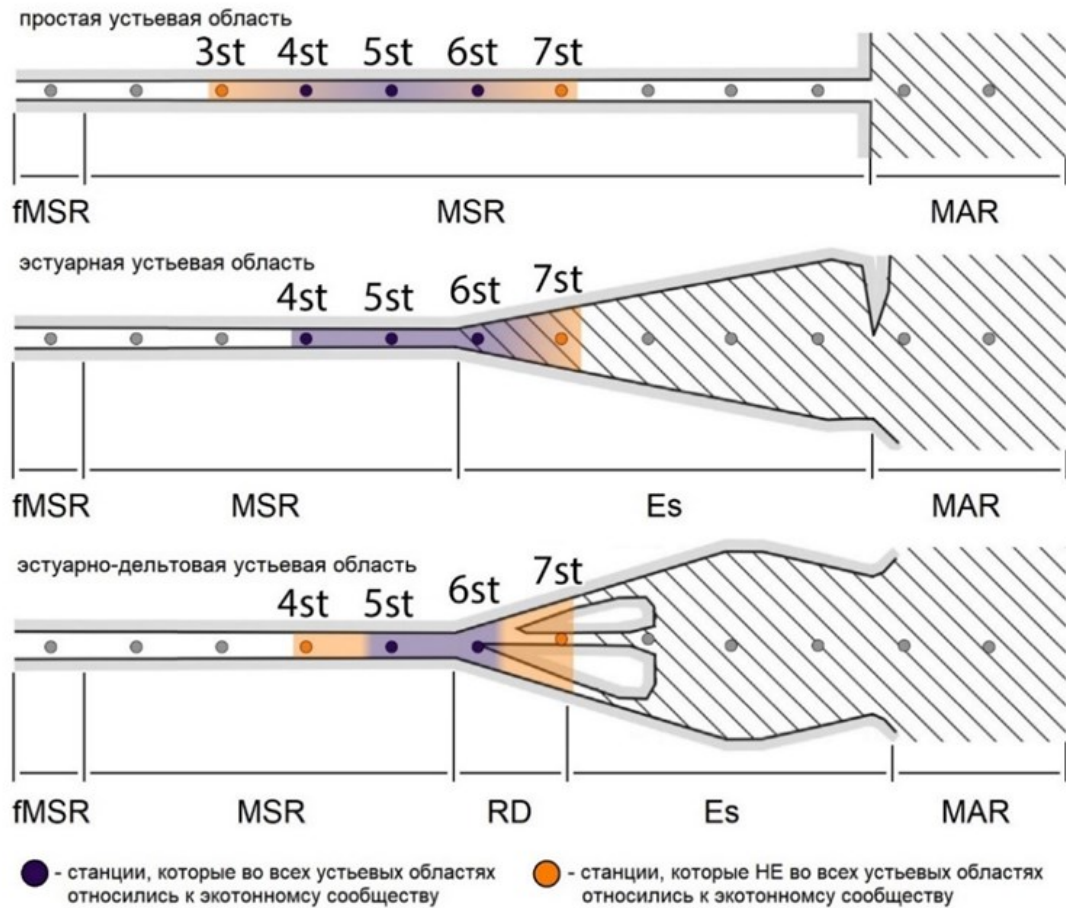


Рисунок 5.3. Расположение экотона (сообщество 2) в различных типах устьевых

областей исследованных притоков. Зонирование устьевых областей:

fMSR – фронт устьевых участка реки; MSR – устьевых участок реки; RD – дельта

реки; Es – эстуарий; MAR – устьевая область водохранилища. Зона смешения

водных масс реки и водохранилища выделена штриховой линией. Схема

составлена по данным В.Н. Михайлова и др. (2012)

Планктонные сообщества в устьевых участках притоков равнинных водохранилищ характеризуются достаточно высокой изменчивостью структурных показателей. При гидроэкологическом районировании устьевых участков 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 низинного водохранилища может быть определена как экотон. Таким образом, сообщество 2 (С2) рассматривается нами как экотонное сообщество, которое соответствует фронтальной зоне в исследованиях А.В. Крылова и коллег (Гидроэкология..., 2015). Сообщество 1 (С1) соответствует зоне свободного течения рек, сообщество 3 (С3) – переходная зона приёмника, сообщество 4 (С4) – приёмник/водохранилище. Нами впервые выявлено наличие экотона в простых и эстуарно-дельтовых устьевых областях.

Далее станции из всех рек были объединены/категоризированы в соответствии с выделенными сообществами зоопланктона и далее нами рассматриваются не отдельные реки, а объединенные сообщества зоопланктона. Анализ доминирующих видов зоопланктона в выделенных сообществах показал, что во всех них в доминантный комплекс входили науплиальные стадии веслоногих ракообразных, их доля от общей численности зоопланктона варьировала от 17,4% (сообщество зоны свободного течения реки) до 20,6% (сообщество переходной зоны приёмника) (таблица 5.2). В сообществе свободного течения реки в доминантном комплексе присутствовала коловратка *Brachionus angularis* Gosse, 1851 (таблица 5.2). Наиболее простым доминантный комплекс был в сообществе переходной зоны приёмника, который состоял только из науплиальных и копеподитных стадий веслоногих ракообразных (таблица 5.2). В сообществе приёмника/водохранилища в доминантный комплекс добавился крупный лимнический фильтратор *Daphnia galeata* G.O. Sars, 1863 (таблица 5.2).

Наиболее сложным, с точки зрения состава доминантного комплекса, было экотонное сообщество (таблица 5.2). В нем отмечено полидоминирование с доминантами из всех трех таксономических групп зоопланктона. Кроме того, в экотонном сообществе наблюдалась наибольшая роль доминантного комплекса – 52,5% от общей численности зоопланктона приходилось на 4 доминирующих таксона (таблица 5.2).

Таблица 5.2

Доминирующие таксоны категоризированные по выделенным кластерам/сообществам зоопланктона

Сообщества зоопланктона	Доминирующие таксоны	Сумма
C1 (зона свободного течения реки)	Nauplii Copepoda – 17,4% <i>Brachionus angularis</i> Gosse, 1851 – 12,8%	30,2%
C2 (экотон)	Nauplii Copepoda – 18,3% <i>Diaphanosoma orghidani</i> Negrea, 1982 – 11,3% <i>Conochilus unicornis</i> Rousselet, 1892 – 10,8% Copepodit Juv. – 12,2%	52,6%
C3 (переходная зона приёмника)	Nauplii Copepoda – 20,6% Copepodit Juv. – 15,4%	36,0%
C4 (приёмник / водохранилище)	Nauplii Copepoda – 17,6% Copepodit Juv. – 13,8% <i>Daphnia galeata</i> G.O. Sars, 1863 – 10,3%	41,7%

Мы категоризировали структурные показатели экотонного сообщества (C2) по типам устьевых областей (рисунок 5.4). Установлено, что все структурные показатели (разнообразие, выравненность, функциональное и видовое богатство, а также плотность 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.

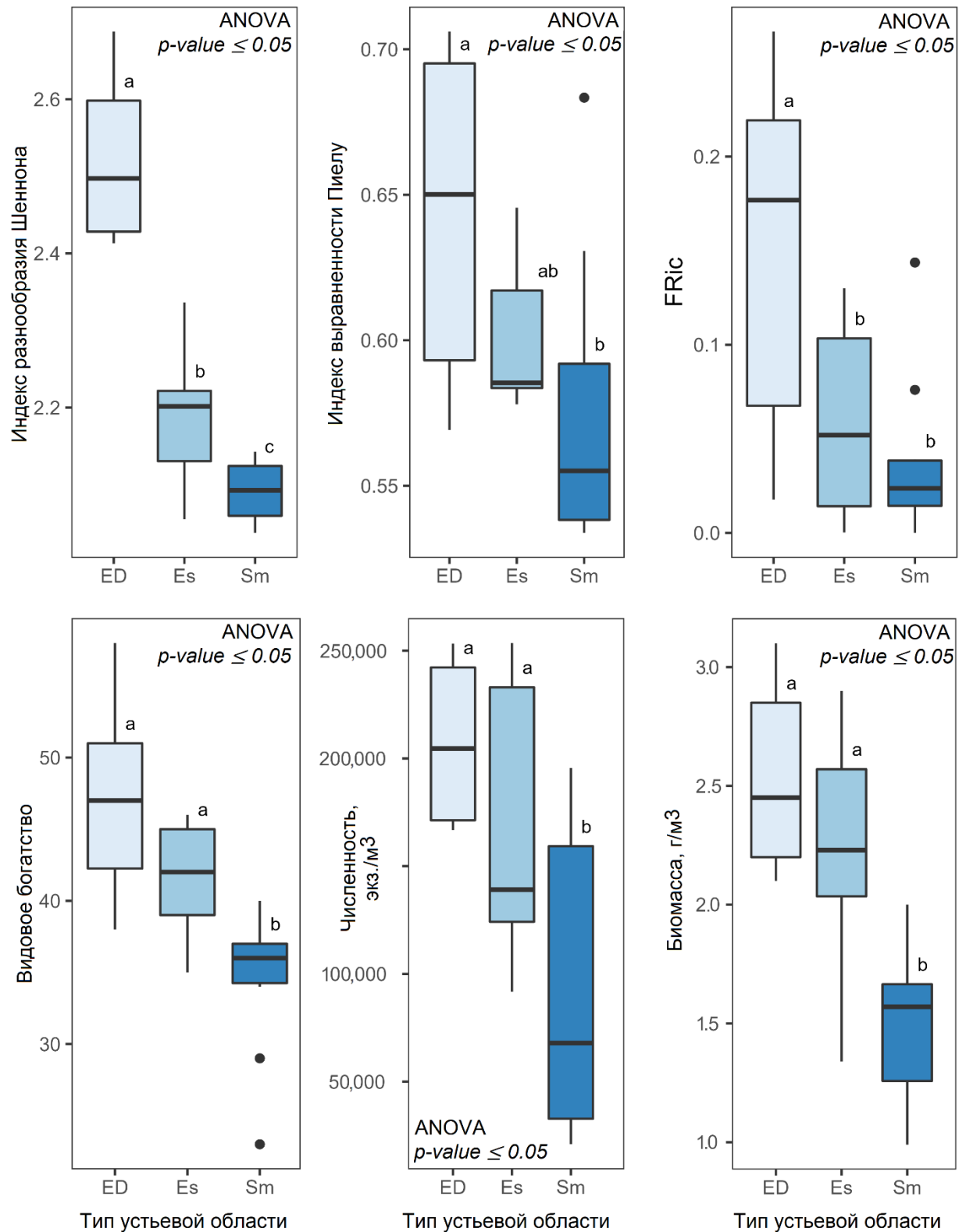


Рисунок 5.4. Диаграммы размаха структурных показателей для зоопланктонного сообщества 2 в эстуарно-дельтовых устьевых областях (ED), эстуарных устьевых областях (Es) и простых устьевых областях (Sm). Для обозначения существенных различий добавлены компактные буквенные обозначения.

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 (FRic) также увеличились аналогично вышеуказанным параметрам. Функциональное богатство измеряет объем, 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. Несколько видов выполняют различные функции, поддерживая структуру и функционирование экотонов.

В.Н. Михайлов (2012) в своем исследовании описал простую устьевую область как наиболее примитивную, как по морфологической структуре, так и по изменению биотопа, 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 ученых (Гидроэкология..., 2015; Shkolny, Aibulatov, 2016), в то время как информация по этому вопросу в международных публикациях крайне скудна (Bhattacharya, 1978; Kennish, 1986; Bianchi, Allison, 2009).

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 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 (таблица 5.3). 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 (таблица 5.3).

В эстуарных устьевых областях рН, электропроводность, концентрация общего фосфора и значения индекса трофического состояния отмечены как минимальные. Концентрация хлорофилла-а, температура воды и прозрачность были самыми низкими в эстуарно-дельтовых устьевых областях. И только концентрация растворенного кислорода была минимальной в простых устьевых областях (таблица 5.3).

Мы использовали анализ избыточности (RDA) для независимой проверки каждого фактора, чтобы выявить его связь с видовой структурой экотонного сообщества в исследованных устьевых областях (таблица 5.4). 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 2. Кроме электропроводности важными факторами были растворенный кислород (10,33%) и прозрачность воды (9,77%). Другие факторы влияли на структуру сообществ значительно меньше.

Таблица 5.3

Показатели окружающей среды (mean±SD) исследованных устьевых областей притоков водохранилищ Средней Волги в 2021 г.

Показатель	Простые устьевые области	Эстуарные устьевые области	Эстуарно-дельтовые устьевые области
Chl_a, мг/л	11,48±3,00	12,73±0,71	10,37±1,97
DO, мг/л	7,30±0,63	11,12±1,00	9,25±1,18
pH	8,80±0,12	8,22±0,17	8,56±0,02
WT, °C	24,75±0,29	25,72±0,35	24,65±0,37
EC, мкСм/см	480,40±90,01	245,50±16,32	508,00±181,85
SD, м	1,14±0,13	1,08±0,10	0,78±0,09
TP, мкг/л	0,23±0,05	0,08±0,003	0,24±0,05
TSI	55,58±4,65	52,65±0,53	59,40±2,79

Примечание: Chl_a – хлорофилл-а; DO – растворенный кислород;

pH – водородный показатель; WT – температура воды; EC – электропроводность;

SD – прозрачность; TP – общий фосфор; TSI – индекс трофического состояния

Полная модель, включающая все факторы, значительно объяснила 55,09% общей дисперсии (рисунок 5.5). Выборки 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.

Таблица 5.4

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 *
Растворенный 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 *
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

Вертикальная ось (15,3%, $p\text{-value} < 0,05$) коррелировала с факторами pH, растворенного кислорода, индекса трофического состояния и температуры воды, а расположение образцов вдоль оси связано с различиями в структуре сообществ разных устьевых областей.

Мы также добавили векторы доминирующих видов на график RDA (рисунок 5.5). Из него видно, что планктонные сообщества как эстуарных, так и эстуарно-дельтовых устьевых областей имели практически одинаковую видовую структуру с доминированием ракообразных – *D. cucullata*, *D. orghidani*, науплиусов Copepoda и копеподитных стадий. А основные доминанты простых устьевых областей экотонного сообщества были гораздо разнообразнее, поэтому видовая структура значительно различалась в разных устьевых областях (рисунок 5.5) и включала различные виды ракообразных (*M. micrura*, *C. sphaericus*, *D. brachyurum* и *B. longirostris*), а также коловраток (*C. unicornis*, *E. dilatata*, *A. sieboldi* и *F. longiseta*).

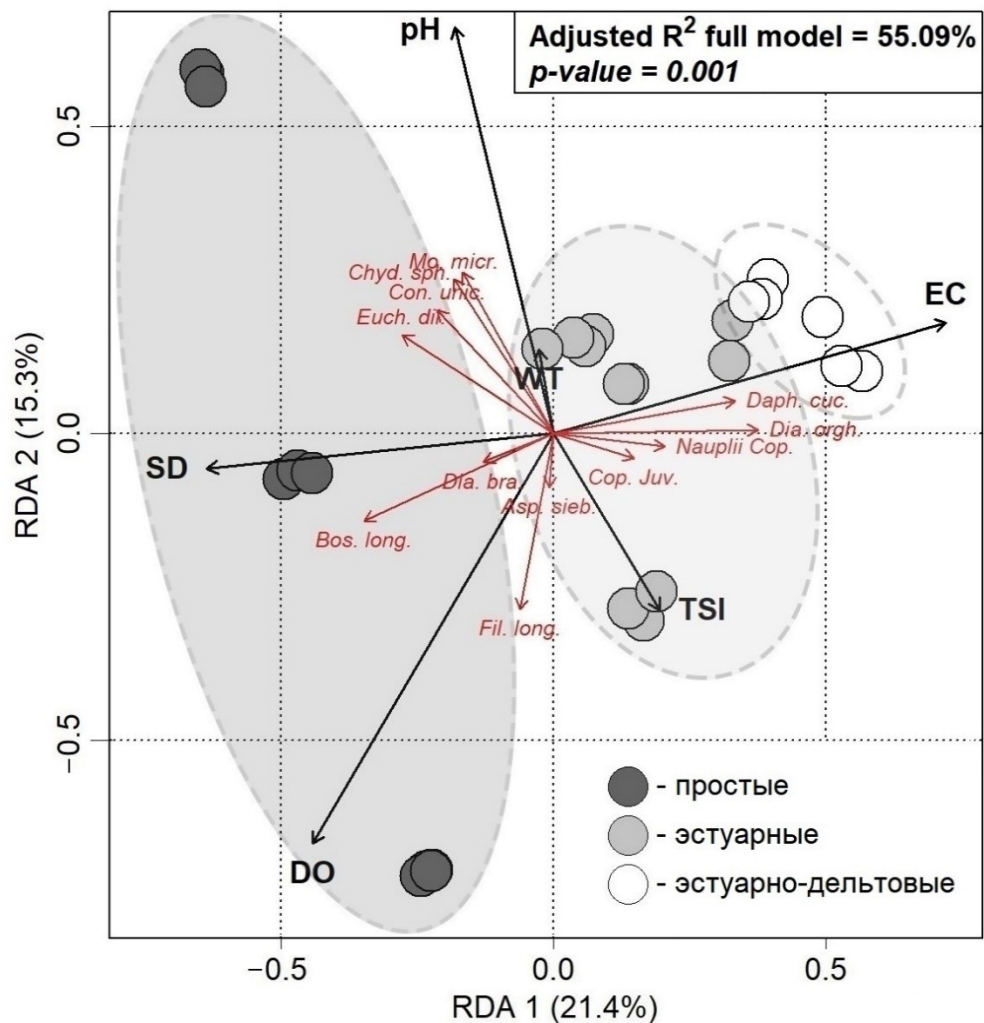


Рисунок 5.5. Ординационная диаграмма анализа избыточности (RDA) для сообщества экотонного сообщества. Доминирующие виды: *Bos. long.* – *Bosmina longirostris*; *Dia. bra.* – *Diaphanosoma brachyurum*; Nauplii Cop. – Nauplii Copepoda; *Daph. cuc.* – *Daphnia cucullata*; *Dia. orgh.* – *Diaphanosoma orghidani*; Cop. Juv. – Copepodit Juv.; *Asp. sieb.* – *Asplanchna sieboldi*; *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; Zhang et

al., 2018). Также важным фактором была степень эвтрофикации. Во многих исследованиях отмечается важная роль эвтрофикации в формировании специфической структуры планктонных сообществ (Mamun et al., 2020; Lu et al., 2020; Xia et al., 2022). В результате проведенных исследований становится ясно, что экотонные сообщества не являются исключением, и их видовая структура, особенно в высокоэвтрофных водоёмах, тесно связана со степенью эвтрофикации.

Наши исследования показали, что прозрачность воды и содержание растворенного кислорода хорошо коррелируют с видовой структурой экотонных сообществ в простых устьевых областях. Это связано, прежде всего, с их гидрологическим режимом. В устьевых областях простого типа наблюдается высокая скорость течения и высокая прозрачность воды. А. Rajwa и коллеги (2014) отметили, что в результате сильной турбулентности наблюдается хорошее обогащение воды кислородом.

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; Banerjee et al., 2022; Xiong et al., 2022). В наших исследованиях в экотонном сообществе простых эстуарных участков 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. Ряд исследователей показывают, что в этой зоне чаще всего доминируют реофильный планктон и коловратки (Ko et al., 2020).

Заключение по главе 5

Устьевые области притоков равнинных водохранилищ, в силу своих морфологических и гидрофизических особенностей, характеризуются 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 площади бассейна, выделяется экотонное сообщество, в котором отмечается заметное увеличение численности, биомассы, разнообразия, видового и функционального богатства зоопланктона. По мере усложнения морфологической структуры устьевых областей увеличиваются все структурные показатели зоопланктона. Основными факторами, определяющими видовую структуру зоопланктона экотонного сообщества, являются электропроводность и прозрачность воды, а также содержание растворенного в воде кислорода.

ГЛАВА 6. ВИДОВАЯ СТРУКТУРА СООБЩЕСТВ ЗООПЛАНКТОНА В УСЛОВИЯХ ТРОФИЧЕСКОГО ГРАДИЕНТА

Промышленный прогресс и деятельность человека на территориях водосборов способствуют загрязнению крупных рек и увеличивают нагрузку органическими и неорганическими веществами, ускоряя процессы эвтрофикации как самих рек, так и принимающих их водоёмов, влияя на биологическую организацию и вызывая изменения в биоразнообразии водных сообществ (Logeau et al., 2001; Naeem et al., 2012). Биоразнообразие напрямую связано с функционированием экосистем и круговоротом питательных веществ (Gagic et al., 2015). Эвтрофикация рек может быть обеспечена не только обогащением питательными веществами, но и множеством факторов, таких как изменение климата, водообмена, гидрологических характеристик и биологических инвазий (Padisák, Reynolds, 1998; Cloern, 2001; Costa et al., 2009; Felipe-Lucia et al., 2020). Одной из важных задач современных исследований является определение тенденций процесса эвтрофикации водных экосистем и возможной реакции на них ключевых показателей биотических сообществ, в частности, зоопланктона. Устьевые области с градиентом трофического состояния могут служить модельными экосистемами (Özen et al., 2013).

Градиент трофических условий в устье реки создается вследствие изменения гидрологических (Maselli et al., 2018; Liro, 2019) и гидрохимических характеристик – концентрации питательных веществ (общего азота и фосфора) и хлорофилла-а (McCabe, 2010; Deng et al., 2018; Jayme-Torres, Hansen, 2018) вдоль русла реки. Такие изменения условий среды, формирующиеся при создании водохранилищ, способствуют трансформации обитающих здесь зоопланктонных сообществ из реофильных в лимнофильные (Tockner et al., 2000; Guti, 2002; Bazarova et al., 2022).

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

Всего в период исследования было идентифицировано 126 видов зоопланктона, которые относились к трем таксономическим группам: Rotifera – 64 вида (50%); Cladocera – 41 вид (33%); Copepoda – 21 вид (17%). Кроме того, на всех станциях отбора проб были обнаружены науплиальные и копеподитные стадии веслоногих ракообразных.

Количество обнаруженных видов в устьевой области р. Сура и р. Ветлуга составило 80 и 112 видов соответственно. Видовое богатство коловраток в устьевой области р. Сура и р. Ветлуга также было практически одинаковым (60 и 59 видов соответственно). В устьевой области р. Суры, видовое богатство веслоногих рачков было почти в 1,5 раза больше, чем в устьевой области р. Ветлуга. Однако количество видов ветвистоусых рачков нивелировало эту разницу.

6.1. Характеристика параметров окружающей среды

Анализ показателей окружающей среды позволил установить заметные различия между реками, а также некоторые межгодовые закономерности (таблица 6.1). Значения удельной электропроводности в устьевой области р. Сура были значительно выше, чем в устьевой области р. Ветлуга. Концентрация растворенного в воде кислорода в устьевой области р. Сура изменялась в широком диапазоне от 2,20 мг/л (2020 г.) до 13,8 мг/л (2019 г.). Изменения концентрации растворенного в воде кислорода в устьевой области р. Ветлуга были менее значительными, от 6,9 мг/л (2021 г.) до 9,6 мг/л (2020 г.).

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 составило 37.4 мг/л, общего фосфора – 0.45 мкг/л было зафиксировано в 2019 г.

Таблица 6.1

Показатели окружающей среды ($\text{mean} \pm \text{SD}$) исследованных устьевых областей притоков равнинного Чебоксарского водохранилища в 2019–2021 гг.

Показатель	2019		2020		2021	
	р. Сура	р. Ветлуга	р. Сура	р. Ветлуга	р. Сура	р. Ветлуга
SD, м	1,1 $\pm$ 0,1	1,1 $\pm$ 0,1	0,8 $\pm$ 0,1	0,9 $\pm$ 0,04	1,0 $\pm$ 0,1	0,9 $\pm$ 0,03
DO, мг/л	11,9 $\pm$ 0,5	8,7 $\pm$ 0,1	3,5 $\pm$ 0,04	8,5 $\pm$ 0,3	6,2 $\pm$ 0,3	8,3 $\pm$ 0,3
pH	9,3 $\pm$ 0,1	8,8 $\pm$ 0,01	7,8 $\pm$ 0,03	7,9 $\pm$ 0,1	8,5 $\pm$ 0,03	8,4 $\pm$ 0,04
EC, мкСм/см	630,6 $\pm$ 37,0	203,4 $\pm$ 11,8	693,9 $\pm$ 3,5	234,7 $\pm$ 10,0	701,3 $\pm$ 16,2	239,7 $\pm$ 3,8
WT, °C	22,2 $\pm$ 0,2	21,1 $\pm$ 0,1	21,8 $\pm$ 0,05	21,2 $\pm$ 0,1	24,5 $\pm$ 0,1	26,3 $\pm$ 0,3
Chl_a, мг/л	26,7 $\pm$ 2,6	6,3 $\pm$ 1,0	15,0 $\pm$ 2,5	10,4 $\pm$ 1,1	17,9 $\pm$ 2,5	11,8 $\pm$ 0,9
TP, мкг/л	0,2 $\pm$ 0,04	0,04 $\pm$ 0,01	0,2 $\pm$ 0,04	0,1 $\pm$ 0,01	0,2 $\pm$ 0,03	0,1 $\pm$ 0,002
TSI	63,6 $\pm$ 1,8	40,6 $\pm$ 3,1	60,1 $\pm$ 2,0	52,7 $\pm$ 0,7	61,5 $\pm$ 2,3	52,2 $\pm$ 0,6
Трофический статус	средне-эвтрофный	мезо-трофный	средне-эвтрофный	слабо-эвтрофный	средне-эвтрофный	слабо-эвтрофный

Примечание: SD – прозрачность; DO – растворенный кислород;

pH – водородный показатель; EC – удельная электропроводность;

WT – температура воды; Chl_a – хлорофилл-а; TP – общий фосфор;

TSI – индекс трофического состояния.

Нами выявлена тенденция увеличения удельной 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 (TSI) были самыми высокими в устьевой области р. Сура (таблица 6.1). На 57% станций отбора проб трофический статус был оценен как слабозэвтрофный, еще 13% станций имели мезотрофный статус, 27% станций – среднеэвтрофный статус, 3% станций – сильноэвтрофный статус. В целом, трофический статус устьевой области р. Сура оценивается как среднеэвтрофный. Станций с олиготрофными условиями обнаружено не было. В устьевой области р. Ветлуга большинство станций (70%) были оценены как слабозэвтрофные, 23% станций как мезотрофные и 7% как олиготрофные. Станций со среднеэвтрофными и сильноэвтрофными значениями обнаружено не было. В целом, трофический статус устьевой области р. Ветлуга оценивается как слабозэвтрофный.

6.2. Структурная организация зоопланктона в трофическом градиенте

Среди зоопланктона в олиготрофных условиях преобладали коловратки: *Synchaeta pectinata* Ehrenberg, 1832; *Asplanchna priodonta* Gosse, 1850; *Keratella cochlearis* (Gosse, 1851) (таблица 6.1). В мезотрофных условиях лидирующие позиции занимали науплиусы и копеподитные стадии веслоногих ракообразных. *Brachionus angularis* Gosse, 1851 также появился в составе доминирующего комплекса, а коловратка *A. priodonta* сохранила в нем свое присутствие.

Таблица 6.2

Доминирующие виды зоопланктона в различных трофических условиях
исследованных устьевых областей

Трофический статус	Доминирующие виды
олиготрофный	<i>Synchaeta pectinata</i> – 35.3%; <i>Asplanchna priodonta</i> – 20.3%; <i>Keratella cochlearis</i> – 11.9%
мезотрофный	Nauplius Copepoda – 18.2%; Copepodite stage – 13.0%; <i>Brachionus angularis</i> – 10.9%; <i>Asplanchna priodonta</i> – 10.0%
слабоэвтрофный	Nauplius Copepoda – 16.9%; <i>Brachionus angularis</i> – 12.8%; Copepodite stage – 11.8%
среднеэвтрофный	Nauplius Copepoda – 14.7%; <i>Brachionus angularis</i> – 14.1%; Copepodite stage – 11.5%; <i>Daphnia cucullata</i> – 11.4%
сильноэвтрофный	Nauplius Copepoda – 19.3%; <i>Brachionus angularis</i> – 17.6%; <i>Daphnia cucullata</i> – 15.1%; <i>Diaphanosoma orghidani</i> – 11.4%

По мере усиления эвтрофикации доля *A. priodonta* заметно уменьшалась, в то время как доля *B. angularis* увеличивалась. В среднеэвтрофных и сильноэвтрофных условиях заметными компонентами доминирующего комплекса были кладоцеры *Daphnia (Daphnia) cucullata* Sars, 1862 и *Diaphanosoma orghidani* Negrea, 1982.

Индексы разнообразия Шеннона и выравненности Пиелу, средняя индивидуальная масса зоопланктона, численность хищников и мирных организмов положительно коррелировали с индексом трофического состояния (рисунок 6.1).

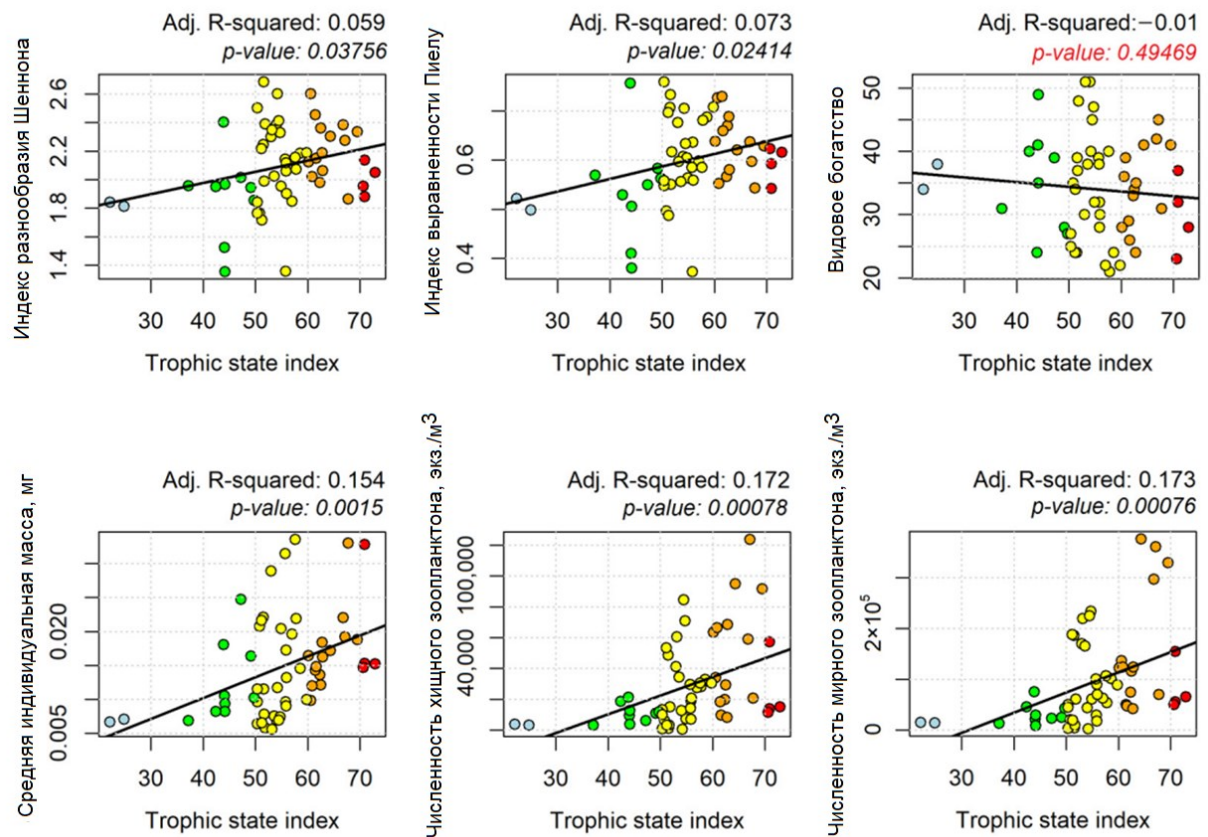


Рис. 6.1. Диаграммы рассеяния индекса разнообразия и выравненности, видового богатства, средней индивидуальной массы зоопланктона, а также численности хищных и мирных организмов зоопланктона. Сплошная линия показывает линейную регрессию, цветовое кодирование означает трофический статус (синий – олиготрофный, зеленый – мезотрофный, желтый – слабоэвтрофный, оранжевый – среднеэвтрофный, красный – высокоэвтрофный).

Подобное увеличение разнообразия и выравненности в сообществе зоопланктона было отмечено в польских водоёмах (Krztoń 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 рр. 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.

Видовое богатство зоопланктона отрицательно коррелировало с индексом трофического состояния, однако это не подтверждалось статистически (рисунок 6.1). Максимальные значения разнообразия и количественного развития зоопланктона зафиксированы при слабо- и сильноэвтрофных условиях.

Установлено, что на фоне увеличения трофности возрастало обилие фильтраторов и хищных видов зоопланктона (рисунок 6.1). Численность фильтраторов, в основном, увеличилась за счет развития рачков *D. cucullata* и *D. orghidani* при увеличении доминирования цианобактерий. Количество хищников закономерно увеличилось на фоне возрастания количества и улучшения качества пищи для них. Основу хищного планктона устьевых областей и водохранилищ составляли крупные ракообразные родов *Bythotrephes* Leydig, 1860; *Leptodora* Lilljeborg, 1861 и *Cyclops* Müller O.F., 1785. В результате, по мере усиления эвтрофикации и трансформации планктонного сообщества, средняя индивидуальная масса каждого зоопланктонного организма 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 (TSI) был использован анализ избыточности (RDA) (таблица 6.3). Материалом послужили пробы зоопланктона, собранные в период 2019–2021 гг. в устьевых областях крупных рр. Сура и Ветлуга.

Кроме стандартных показателей окружающей среды в ординационный анализ были включены биотические переменные, а именно численность ряда таксономических групп фитопланктона (рисунок 6.2). Построенная модель объясняла 33.8% ($p\text{-value} < 0,001$) общей дисперсии (рисунок 6.2). Первые две оси были статистически значимыми.

Таблица 6.3

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 *
Растворенный 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.

Установлено, что наиболее значимыми факторами, обуславливающими видовую структуру сообществ зоопланктона, являлись удельная электропроводность воды (Adjusted R² = 0,086, $p\text{-value}$ = 0,001) и степень эвтрофирования (Adjusted R² = 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 рр. Ветлуга и Сура (рисунок 6.2). Расположение образцов вдоль вертикальной оси RDA2 было связано с межгодовыми изменениями в видовой структуре зоопланктонных сообществ (рисунок 6.2).

Ординационная диаграмма с отображением доминирующих видов зоопланктона (рисунок 6.3B) 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.

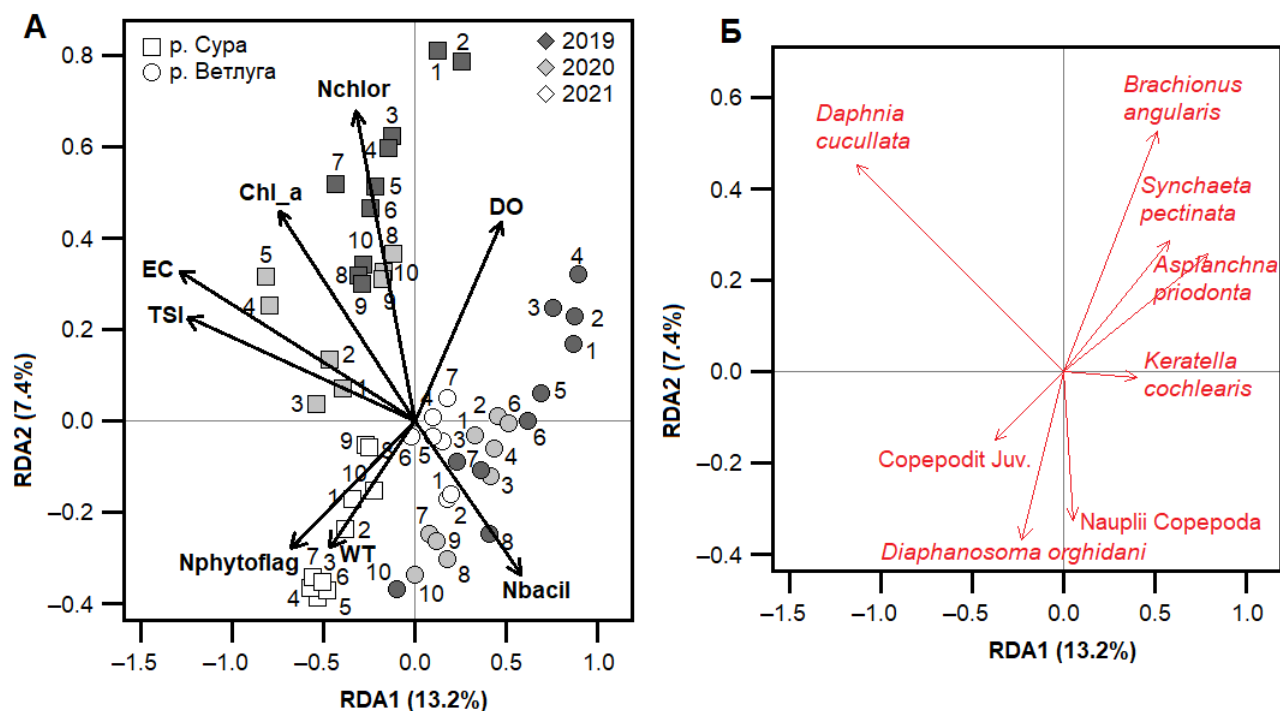


Рисунок 6.2. Ординационные диаграммы анализа избыточности (RDA) с отображением выборки и факторов (А), а также доминирующих видов зоопланктона (Б). Расшифровка факторов представлена в таблице 6.3.

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 путем процеживания пищевых частиц на фильтрах III и IV грудных конечностей (Monakov, 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 в массе развиваются диатомовые водоросли, которые являются объектом питания для коловраток. Подобная классическая картина пищевых отношений прослеживается и в наших исследованиях.

Также 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 (рисунок 6.4а), 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. (рисунок 6.4б). Это можно объяснить изменение температуры воды и массовым развитием цианобактерий в 2021 г. (таблица 6.1).

В целом трофические условия устьевых областей рр. Ветлуга и Сура достаточно сильно различались. Было установлено, что в устьевой области р. Сура значение TSI были статистически значимо (ANOVA, $p\text{-value} < 0,001$) выше, чем в устьевой области р. Ветлуга (рисунок 6.4с).

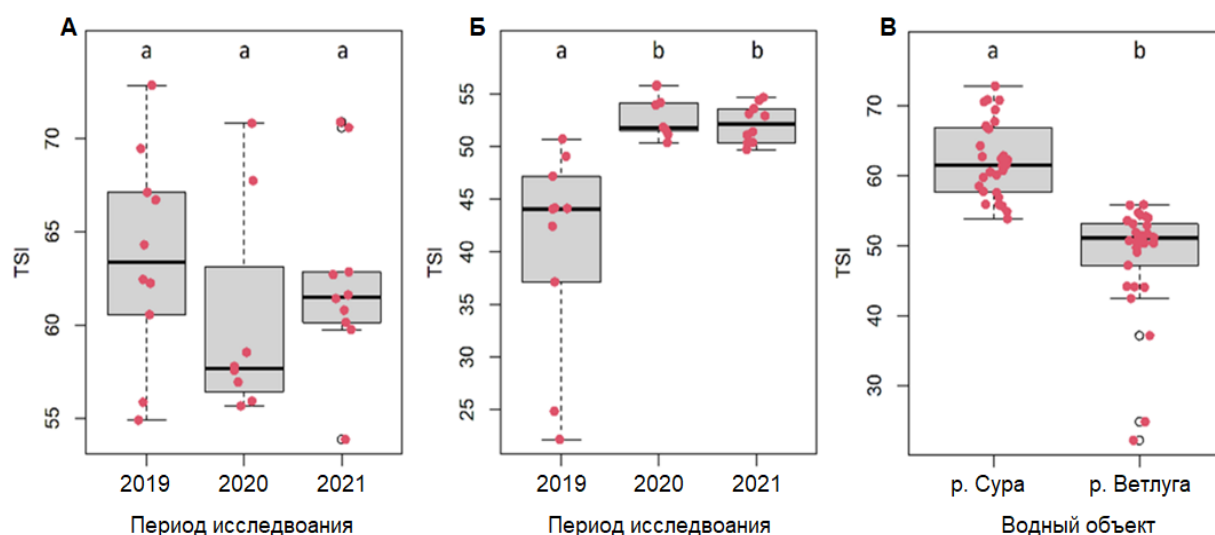


Рисунок 6.4. Диаграммы размаха значений индекса трофического состояния (TSI) в разные периоды исследования в устьевой области р. Сура (А), устьевой области р. Ветлуга (Б) и в целом за весь период исследования (В)

Что касается перехода от речных условий к зоне подпора в устьевых областях рр. 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).

Заключение по главе 6

Установлено, что трофический статус устьевых областей является значимым экологическим фактором для структурной организации зоопланктона крупных притоков равнинного Чебоксарского водохранилища. Основную долю видового богатства устьевых областей составляли Rotifera (50% видового состава), что характерно для речных экосистем. Большинство обнаруженных видов были космополитами и характерны для водоёмов и водотоков европейской части России.

Установлено, что видовое разнообразие зоопланктона, средняя индивидуальная масса зоопланктера, а также численность хищных и мирных организмов возрастали с увеличением степени эвтрофикации.

Результаты канонического корреляционного анализа взаимосвязей зоопланктонных сообществ подтверждают, что степень эвтрофикации является значимым абиотическим фактором для структурной организации зоопланктонных сообществ. Наряду с трофностью, количественное развитие отдельных групп фитопланктона и электропроводность являются факторами, определяющими видовую структуру зоопланктоценозов.

На фоне снижения разнообразия фитопланктона с увеличением эвтрофикации наблюдается увеличение разнообразия зоопланктона, что выражается в полидоминантности в зоопланктонном сообществе. Ведущую роль играют несколько видов, в первую очередь фильтраторы, которые способны питаться цианобактериями.

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

Процессы переселения видов в условиях меняющегося климата и в результате деятельности человека становятся все более заметным явлением и поэтому находят отражение в большом количестве научных исследований (Lazareva, 2020, 2021; Alekseev, 2021; Kotov et al., 2022; Lazareva et al., 2022 и др.), в том числе и в наших работах (Shurganova et al., 2019, 2021; Zhikharev et al., 2020a, 2020b, 2022, 2023; Zolotareva et al., 2022). Более частые находки чужеродных видов в реках и устьевых областях привлекают дополнительное внимание к этой проблеме. Анализ распространения чужеродных видов может быть частью более крупных закономерностей структурной организации планктонных сообществ в устьевых областях притоков равнинных водохранилищ. Последствия проникновения новых видов в необычные места обитания не всегда предсказуемы и понятны, а чужеродные виды являются одним из основных факторов, вызывающих изменения в структуре и функционировании гидробиоценозов (Bollens et al., 2002). При этом известно, что натурализация водных организмов в эвтрофных водоёмах происходит успешнее, чем в олиго- и мезотрофных (Дгебуадзе и др. 2006).

Материалом для данного раздела послужили пробы, собранные в 2021 г. в восьми устьевых областях притоков водохранилищ Средней Волги, а именно: Горьковского, Чебоксарского и Куйбышевского.

Анализ распространения чужеродных видов зоопланктона показал, что наибольшее их число было обнаружено в экотонном сообществе (ЭС), наименьшее в сообществе переходной зоны приёмника (СПЗП) (таблица 7.1). В сообществе свободного течения реки (ССТР), экотонном сообществе (ЭС) и сообществе переходной зоны приёмника (СПЗП) среди всех чужеродных видов максимальной численностью обладал тропический веслоногий рачок *T. taihokuensis* (таблица 7.1). Кроме того, высокая численность зафиксирована у трансконтинентального

веслоного рачка *A. americanus* (таблица 7.1). Представители понто-каспийской фауны не были обнаружены в сообществе свободного течения реки (ССТР), максимальной численностью среди них обладал крупный веслоногий рачок *H. caspia* (таблица 7.1). Основные находки представителей этой группы чужеродных видов приурочены к экотонному сообществу (ЭС) и сообществу приёмника/водохранилища (СП/В).

Таблица 7.1

Средняя ($\text{mean} \pm \text{SD}$) численность (тыс. экз./м³) чужеродных видов зоопланктона исследованных устьевых областей, категоризированных по сообществам зоопланктона.

Вид	ССТР	ЭС	СПЗП	СП/В
<i>Kellicottia bostoniensis</i>	0,01±0,007	0,01±0,001	—	—
<i>Keratella tropica</i>	0,05	0,01±0,002	—	—
<i>Ilyocryptus spinifer</i>	0,01	0,01	—	—
<i>Acanthocyclops americanus</i>	1,0±1,0	2,2±0,5	1,4±0,07	0,2±0,09
<i>Thermocyclops vermifer</i>	0,01±0,002	1,1±0,3	0,01	0,02
<i>Thermocyclops taihokuensis</i>	2,9±0,8	8,6±2,2	4,8±0,4	0,02±0,01
<i>Eurytemora caspica</i>	—	—	—	0,03±0,02
<i>Eurytemora velox</i>	—	0,04±0,01	0,05	—
<i>Heteroscope caspia</i>	—	0,01	—	0,07±0,03

Примечание: ССТР – сообщество свободного течения реки; ЭС – экотонное сообщество; СПЗП – сообщество переходной зоны приёмника; СП/В – сообщество приёмника/водохранилища.

Как уже неоднократно отмечалось выше (глава 5), экотон является высокопродуктивной зоной, где увеличивается количественное и качественное развитие зоопланктона. Это также подтверждают J. Ejsmont-Karabin (2003) и S. Kark (2013) в своих исследованиях. Анализ диаграмм размаха доли чужеродных видов зоопланктона показал, статистически значимое (ANOVA, $p\text{-value} \leq 0,05$) увеличение их доли в экотонном сообществе (рисунок 7.1А). Максимальная (ANOVA, $p\text{-value} \leq 0,05$) доля чужеродных видов зоопланктона была

зарегистрирована в наиболее морфологически сложных устьевых областях (эстуарно-дельтовых) и снижалась по мере упрощения морфологического строения устьевой области (рисунок 7.1Б). В целом количественное развитие чужеродных видов было относительно не высоким. 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 7.1В).

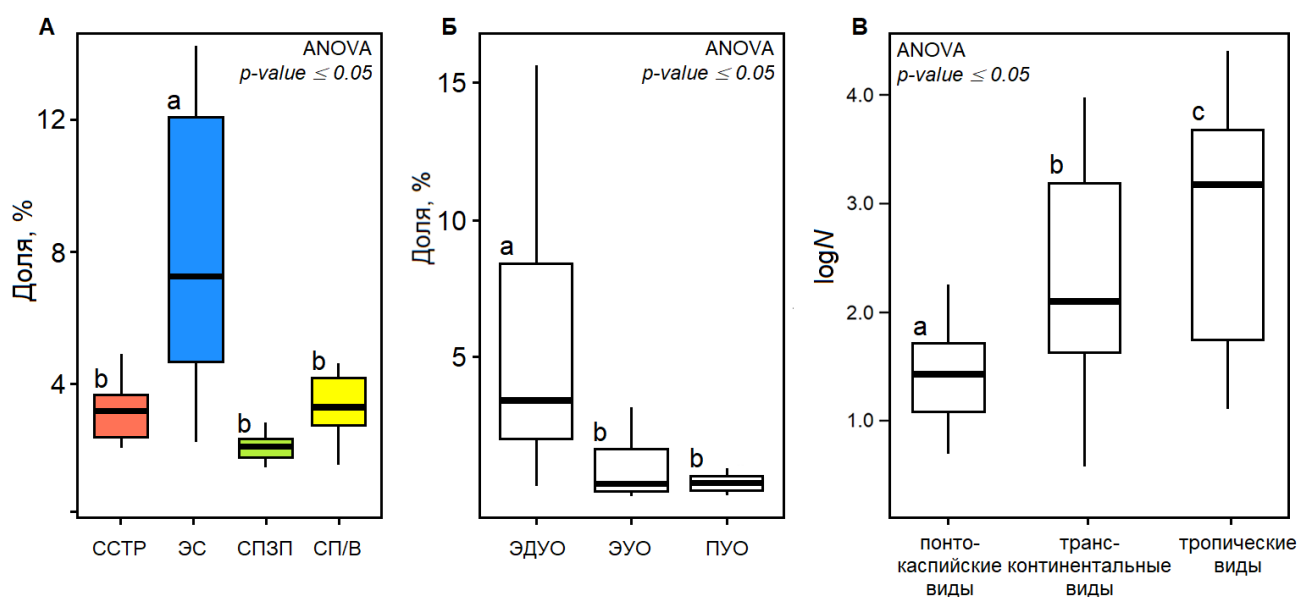


Рисунок 7.1. Диаграммы размаха доли чужеродных видов в различных сообществах зоопланктона (А), типах устьевых областей (Б) и численности групп чужеродных видов (В). ССТР – сообщество свободного течения реки; ЭС – экотонное сообщество; СПЗП – сообщество переходной зоны приёмника; СП/В – сообщество приёмника/водохранилища. ПУО – простые устьевые области; ЭУО – эстуарные устьевые области; ЭДУО – эстуарно-дельтовые устьевые области. Для обозначения значимых различий добавлены компактные буквенные обозначения.

Наши исследования ограничивались речной частью Куйбышевского водохранилища и устьем р. Кама. Выше Чебоксарского гидроузла ранее такие виды как *E. capsica* и *H. caspia* не были обнаружены ни нами, ни другими исследователями. Первые находки этих видов (глава 4) на акватории

Чебоксарского водохранилища, по всей видимости, являются следствием продолжения их расселения вверх по волжским водохранилищам. Однако, численность *E. capsica* и *H. caspia* в бассейне Чебоксарского водохранилища, крайне низка (таблица 7.1).

Из всех обнаруженных чужеродных видов зоопланктона только два 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 7.2А,Б) и длина тела (рисунок 7.2В,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.

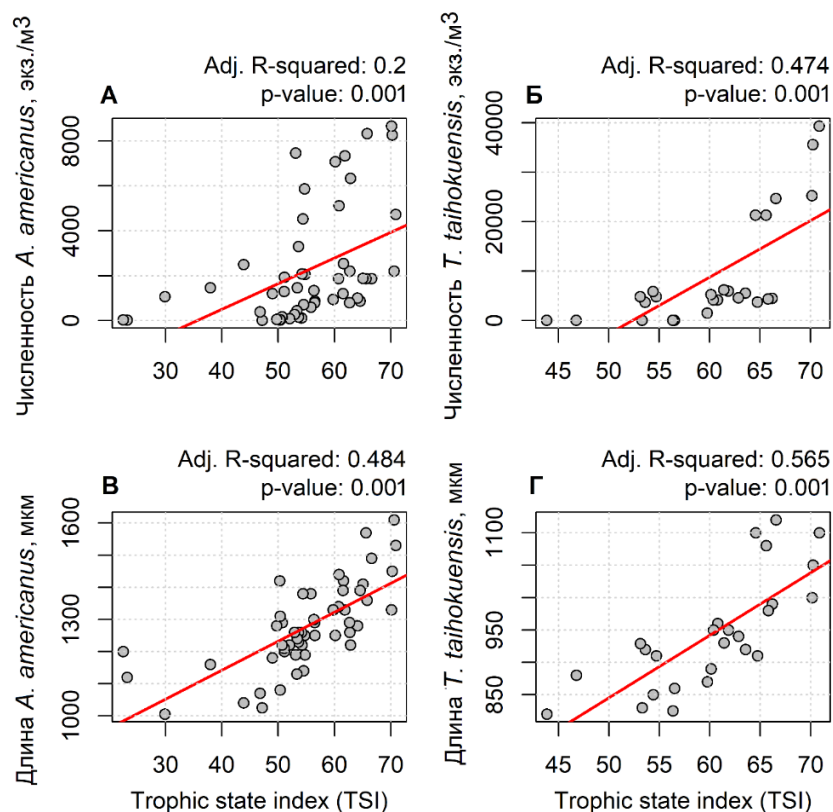


Рисунок 7.2. Зависимости численности (А и Б) и длины тела (В и Г) чужеродных видов *Acanthocyclops americanus* (Marsh, 1893) и *Thermocyclops taihokuensis* Harada, 1931 от индекса трофического состояния (TSI)

A. americanus и *T. taihokuensis* являются хищниками. Нами ранее (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 влечет за собой увеличение численности и хищных видов (Adjusted R^2 : 0,17, p -value: 0,00078) зоопланктона, в частности веслоногих ракообразных. Таким образом, отклик количественного развития некоторых чужеродных видов, по всей видимости, не уникален для этой группы видов, а является частью более масштабных закономерностей в трофических сетях зоопланктона устьевых областей.

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 7.3А,В). При этом, максимальные значения длины тела североамериканского рачка *A. americanus* были зафиксированы в устьевых областях эстуарного типа (рисунок 7.3Б), а тропического рачка *T. taihokuensis* в устьевых областях эстурно-дельтового типа (рисунок 7.3Г). Во многих сводках (Alekseev et al., 2002, 2020; García et al., 2011; Miracle et al., 2013; Sarma et al., 2019) по экологии *A. americanus* акцентируется внимание, на том, что это именно пелагический вид. В устьевых областях эстуарного типа при наличии больших разливов и доминирования лимнических фильтраторов, по всей видимости, складываются благоприятные условия не только для массового развития, но и роста пелагических хищников, таких как *A. americanus*. Сведений о тропическом рачке *T. taihokuensis* и его экологии на территории Европейской России достаточно мало. Необходимы дальнейшие исследования.

Важно отметить, что из литературных источников известно: *A. americanus* – пелагический хищный вид, который предпочитает эвтрофные и гиперэвтрофные водоёмы, вытесняет аборигенную фауну и начинает доминировать в сообществах зоопланктона (Alekseev et al., 2002, 2020; García et al., 2011; Miracle et al., 2013; Sarma et al., 2019; Lazareva, 2022). Подобных сведений для *T. taihokuensis* ранее в литературных источниках не встречалось.

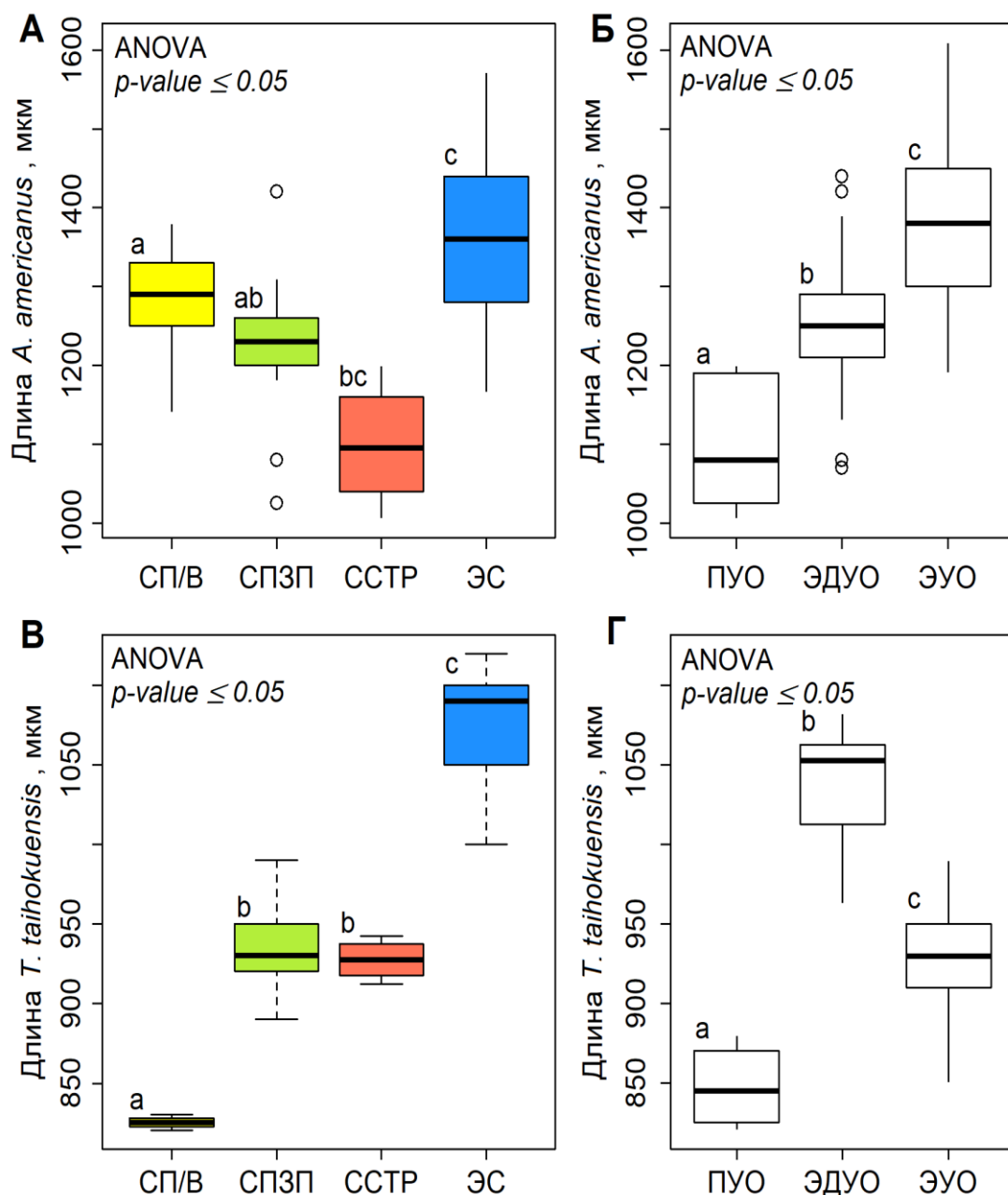


Рисунок 7.3. Диаграммы размаха длины тела чужеродных рачков *Acanthocyclops americanus* (Marsh, 1893) и *Thermocyclops taihokuensis* Harada, 1931 в различных сообществах зоопланктона (А и В) и типах устьевых областей (Б и Г) ССТР – сообщество свободного течения реки; ЭС – экотонное сообщество; СПЗП – сообщество переходной зоны приёмника; СП/В – сообщество приёмника/водохранилища. ПУО – простые устьевые области; ЭУО – эстуарные устьевые области; ЭДУО – эстуарно-дельтовые устьевые области. Для обозначения значимых различий добавлены компактные буквенные обозначения.

При этом 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 рачка *A. americanus* в новых местообитаниях, при этом особенности биологии рачка *T. taihokuensis* могут являться определяющими факторами его высокой конкурентоспособности и активным внедрением в доминантные комплексы сообществ зоопланктона.

Увеличение длины тела ракообразных, и в том числе представителей семейства Cyclopidae Rafinesque, 1815, при эвтрофировании ранее уже отмечалось рядом исследователей (Hrbáček et al., 1961; Brooks, Dodson, 1965; Pace, 1984; Pinto-Coelho et al., 2005). 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 окружающей среды. В исследованиях R.M. Pinto-Coelho (2005) было показано, что первоначальным откликом зоопланктона на эвтрофирование было увеличение биомассы планктонных ветвистоусых ракообразных. Именно ветвистоусые ракообразные являются кормовой базой хищных представителей семейства Cyclopidae Rafinesque, 1815. Ранее (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 и может рассматриваться как классическое проявление каскадного эффекта в пищевых цепях пресноводных планктонных сообществ. Наши результаты подчеркивают необходимость изучения процессов эвтрофикации континентальных водоёмов и роли в ней чужеродных видов зоопланктона.

Заключение по главе 7

Большая часть обнаруженных чужеродных видов имела низкую численность, лишь веслоногие рачки *A. americanus* и *T. taihokuensis* в ряде случаев входили в доминантные комплексы. Роль чужеродных видов является наиболее высокой в устьевых областях с более сложной морфологической структурой, а также экотонном сообществе. Наибольшее количественное развитие имеют теплолюбивые тропические чужеродные виды. Численность и длина тела *A. americanus* и *T. taihokuensis* увеличивается 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.

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 экотонов 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.

Проведенная оценка корреляции ряда структурных показателей и степени эвтрофикации, показала, что видовое разнообразие зоопланктона, средняя индивидуальная масса зоопланктера, 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 проведенной 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 растворенного 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 зоопланктера, 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 ЛИТЕРАТУРЫ

- Алисов Б. П. Климат СССР / Б. П. Алисов. – М. : Наука, 1956. – 128 с.
- Андриянова Н. В. Экологическое состояние р. Оки на участке от г. Муром до г. Нижнего Новгорода / Н. В. Андриянова, М. В. Кропачева, Л. В. Кучерова, Н. В. Телясова // Тезисы докладов Международного научно-промышленного форума «Великие реки-2001». – Нижний Новгород : ННГАСУ, 2001. – С. 126–127.
- Балушкина, Е. В. Зависимость между длиной и массой тела планктонных ракообразных / Е. В. Балушкина, Г. Г. Винберг // Экспериментальные и полевые исследования биологических основ продуктивности озер. – Л., 1979. – С. 58–79.
- Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах / Под ред. А. Ф. Алимов, Н. Г. Богущая. – М. : КМК, 2004. – 436 с.
- Богатов, В. В. Комбинированная концепция функционирования речных экосистем / В. В. Богатов // Вестник ДВО РАН. – 1995. – № 3. – С. 51–61.
- Богатов, В. В. Экология речных сообществ российского Дальнего Востока / В. В. Богатов. – Владивосток : Дальнаука, 1994. – 128 с.
- Болотов, С.Э. Сравнительный анализ экологической структуры и параметров хаотической организации зоопланктона устьевой области притока равнинного водохранилища / С. Э. Болотов, А. В. Крылов, В. М. Еськин, В. В. Козлова, О. В. Мухортова // Известия Самарского научного центра РАН. – 2014. – Т. 16. – № 1. – С. 223–226.
- Боруцкий, Е. В. Определитель Calanoida пресных вод СССР / Е. В. Боруцкий, Л. А. Степанова. – Л. : Наука, 1991. – 504 с.
- Буторин, Н. В. Гидробиологические процессы и динамика водных масс в водохранилищах Волжского каскада / Н. В. Буторин. – Л. : Наука, 1969. – 322 с.
- Вехов, Д.А. Современное состояние и использование водных биоресурсов Цимлянского водохранилища (2009–2013 гг.) / Д. А. Вехов, А. Н. Науменко,

- В. П. Горелов и др. // Рыбохозяйственные исследования на водных объектах Европейской части России. – СПб. : Гос. ин-т реч. рыб. хоз-ва (ГосНИОРХ), 2014. – С. 116–145.
- Вецлер, Н. М. Многолетняя динамика и современное состояние зоопланктонного сообщества озера Дальнего / Н. М. Вецлер // Исследования водных биологических ресурсов Камчатки и северо-западной части Тихого океана. – 2017. – № 46. – С. 42–50.
- Виноградова, Ю. К. Черная книга флоры Средней России (Чужеродные виды растений в экосистемах Средней России) / Ю. К. Виноградова, С. Р. Майоров, Л. В. Хорун. – М. : ГЕОС, 2009. – 494 с.
- Волга и её жизнь. – Л. : Наука, 1978. – 348 с
- Вуглинский, В. С. Водные ресурсы и водный баланс крупных водохранилищ СССР / В. С. Вуглинский. – Л. : Гидрометеиздат, 1991. – 223 с.
- 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. – № 2. – С. 146–156.
- Гаврилко, Д.Е. Структурно-функциональная организация сообществ зоопланктона зарослей высших водных растений (на примере водотоков Нижегородской области): дис. ... кан. биол. наук: 03.02.08 / Гаврилко Дмитрий Евгеньевич. – Нижний Новгород, 2019. – 279 с.
- Гелашвили, Д. Б. Современное состояние и прогноз функционирования гидробиоценозов Чебоксарского водохранилища при изменении его уровня / Д. Б. Гелашвили, А. Г. Охапкин, Г. В. Шурганова, Д. А. Пухнаревич, А. А. Кравченко, Л. А. Солнцев, М. Е. Безруков // Водоочистка. Водоподготовка. Водоснабжение. – 2012. – № 2(50). – С. 60–73.
- Гелашвили, Д. Б. Экологическое состояние водных объектов Нижнего Новгорода: Монография / Д. Б. Гелашвили, А. Г. Охапкин, А. И. Доронина, В. И.

- Колкутин, Е. Ф. Иванов. – Нижний Новгород : Нижегородский государственный университет им. Н.И. Лобачевского, 2005. – 414 с.
- Гидроэкология устьевых областей притоков равнинного водохранилища. – Ярославль : Филигрань, 2015. – 466 с.
- Горшкова, А. Т. Природные факторы формирования стока на территории Предволжья Республики Татарстан / А. Т. Горшкова, О. Н. Урбанова, Н. В. Бортникова, О. В. Павлова, А. И. Каримова // Российский журнал прикладной экологии. – 2015. – № 4(4). – С. 16–24.
- Дгебуадзе, Ю. Ю. Роль хищничества и конкуренции в инвазионных процессах на примере зоопланктонных сообществ / Ю. Ю. Дгебуадзе, И. Ю. Финева, С. В. Будаев // Биология внутренних вод. – 2006. – № 1. – С. 67–73.
- Десятков, Д. Ю. Некоторые морфометрические параметры р. Большой Цивиль Чувашской Республики / Д. Ю. Десятков, М. В. Суин, И. В. Данилова // Материалы Всероссийская научно-практическая конференция «Природа Европейской России: исследования молодых ученых». – Чебоксары : Риком-Дизайн, 2007. – С. 145–148.
- Дзюбан, А. Н. О районировании Куйбышевского водохранилища / А. Н. Дзюбан // Бюллетень Института биологии водохранилищ. – 1960. – №8-9. – С. 53–56.
- Доклад «Об охране окружающей среды Чувашской Республики в 2007 году» / М-во природных ресурсов и экологии Чувашской Республики. – Чебоксары : Новое время, 2008. – 132 с.
- Ермолаева, Н. И. Первое обнаружение *Keratella tropica* (Apstein, 1907) (Rotifera: Brachionidae) в Западной Сибири / Н. И. Ермолаева, В. В. Кириллов // Российский журнал биологических инвазий. – 2017. – № 4. – С. 47–53.
- Ершова, М. Г. Моделирование гидрологической структуры и прогноза минерализации воды в Чебоксарском водохранилище / М. Г. Ершова, А. В. Законнова, А. С. Литвинов, Е. Н. Литвинов // Водные ресурсы. – 1995. – №4. – С. 426–434.
- Жданова, С. М. Распространение и пути расселения американской коловратки *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet, 1908) (Rotifera: Brachionidae) в водоёмах

- Европейской России / С. М. Жданова, В. И. Лазарева, Н. Г. Баянов, Е. В. Лобуничева, Н. В. Родионова, Г. В. Шурганова, Д. В. Кулакова, М. Ю. Ильин // Российский журнал биологических инвазий. – 2016. – № 3. – С. 8–22.
- Живогова, Е. Н. Влияние атомной электростанции на зоопланктон охлаждающих водоёмов (на примере Нововоронежской АЭС): дисс. ... канд. биол. наук: 03.00.16 / Животова Елена Николаевна. – Воронеж : Воронежский гос. университет, 2007. – 208 с.
- Жихарев, В. С. *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet, 1908) (Rotifera: Brachionidae) и *Eurycercus macracanthus* Frey, 1973 (Crustacea: Cladocera) – новые для фауны Московской области виды зоопланктона / В. С. Жихарев, О. Н. Ерина, М. А. Терешина, Д. И. Соколов, Т. В. Золотарева, Д. Е. Гаврилко, Г. В. Шурганова // Амурский зоологический журнал. – 2020. – Т. 12. – № 2. – С. 211–223.
- Законнов, В. В. Пространственно-временная трансформация грунтового комплекса водохранилищ Волги. Сообщение 4. Роль берегозащиты в формировании донных отложений Горьковского водохранилища / В. В. Законнов, А. В. Костров, А. В. Законнова // Водное хозяйство России : проблемы, технологии, управление. – 2017. – № 4. – С. 60–74.
- Законнов, В. В. Формирование берегов и донных осадков Чебоксарского водохранилища / В. В. Законнов, Л. Б. Иконников, А. В. Законнова // Водные ресурсы. – 1999. – №4. – С. 418–426.
- Зуйкова, Е. И. Зоопланктон устьевых участков основных притоков Телецкого озера / Е. И. Зуйкова // Биология внутренних вод. – 2007. – № 1. – С. 73–79.
- Иванова, М. Б. Сезонная и межгодовая динамика планктонных коловраток и ракообразных / М. Б. Иванова, И.В. Телеш // Закономерности гидробиологического режима водоёмов разного типа. – М. : Науч. мир, 2004. – С. 71–83.
- Кама (река в Европейской части СССР). Большая советская энциклопедия. 3-е издание. Т. 11. – М. : Советская энциклопедия, 1969. – 608 с.

- Кашеваров, Г. С. Дрифт беспозвоночных в равнинных реках Предкамья (на примере рек Меша, Казанка и Нокса) / Г. С. Кашеваров, В. А. Яковлев. – Казань : Изд-во Академии наук Республики Татарстан, 2015. – 133 с.
- Колобов, Н. В. Климат Среднего Поволжья / Н. В. Колобов. – Казань, 1968. – 252 с.
- Колобов, Н. В. О влиянии Куйбышевского и Волгоградского водохранилищ на метеорологические условия в прибрежной зоне / Н. В. Колобов, М. А. Верещагин // Материалы научно-технического совещания по изучению Куйбышевского водохранилища. – Куйбышев, 1963. – С. 92–96.
- Корнева, Л. Г. Фитопланктон водохранилищ бассейна Волги / Л. Г. Корнева. – Кострома: Костромской печатный дом, 2015. – 284 с.
- Коровчинский, Н. М. Ветвистоусые ракообразные (Crustacea: Cladocera) Северной Евразии. Т. II. / Н. М. Коровчинский, А. А. Котов, А. Ю. Синев, А. Н. Неретина, П. Г. Гарибян. – М. : Товарищество научных изданий КМК, 2021. – 544 с.
- Коровчинский, Н. М. Ветвистоусые ракообразные отряда Stenopoda мировой фауны (морфология, систематика, экология, зоогеография) / Н. М. Коровчинский. – М. : Товарищество научных изданий КМК, 2004. – 210 с.
- Котов, А. А. Cladocera (Crustacea, Branchiopoda) бассейна реки Зеи (Амурская область, Российская Федерация). 1. Новые таксоны для фауны России / А. А. Котов, А. Ю. Синёв, Н. М. Коровчинский, Н. Н. Смирнов, Е. И. Беккер, Н. Г. Шевелева // Зоологический журнал. – 2011. – Т. 90. – С. 131–142.
- Котов, А. А. Фаунистические комплексы Cladocera (Crustacea, Branchiopoda) Восточной Сибири и Дальнего Востока России / А. А. Котов // Зоологический журнал. – 2016. – Т. 95. – № 7. – С. 748–768.
- Крайнев, Е. Ю. Американская коловратка *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet, 1908) (Rotifera: Brachionidae) в Камском водохранилище (река Кама, Россия) / Е. Ю. Крайнев, Е. М. Целищева, В. И. Лазарева // Биология внутренних вод. – 2018. – № 1. – С. 55–59.
- Кривдина, Т. В. Многолетняя динамика гидрохимического режима Чебоксарского водохранилища за период с 1980 по 2014 г. / Т. В. Кривдина, В. В. Логинов // Сборник научных трудов ФГБНУ ГосНИОРХ. – СПб. : Процвет, 2015. – 342 с.

- Куйбышевское водохранилище. – Л. : Наука, 1983. – 214 с.
- Куренков, И. И. Жизненный цикл *Neutrodiaptomus angustilobus* (Sars) в оз. Дальнем (Камчатка) / И. И. Куренков // Известия ТИНРО. – 1973. – Т. 78. – С. 157–169.
- Лазарева, В. И. Зоопланктон Цимлянского водохранилища и канала Волга-Дон / В. И. Лазарева, Р. З. Сабитова // Зоологический журнал. – 2020. – Т. 100. – № 6. – С. 603–617.
- Лазарева, В. И. Распределение летнего зоопланктона в каскаде водохранилищ Волги и Камы / В. И. Лазарева, Р. З. Сабитова, С. В. Быкова, С. М. Жданова, Е. А. Соколова // Труды Института биологии внутренних вод РАН. – 2018. – Вып. 83. – С. 62–84.
- Лазарева, В. И. Расселение чужеродных понто-каспийских видов зоопланктона в водохранилищах Волги и Камы / В. И. Лазарева // Российский журнал биологических инвазий. – 2019. – № 3. – С. 29–52.
- Лещинская, А. С. Зоопланктон и бентос Обской губы как кормовая база для рыб / А. С. Лещинская // Труды Салехардского стационара Уральского филиала АН СССР. – 1962. – Вып. 2. – 76 с.
- Литвинов, А. С. Водный баланс, водообмен и режим уровня Чебоксарского водохранилища в первые годы заполнения / А. С. Литвинов, А. В. Законнова // Водные ресурсы. – 1986. – №3. – С. 69–75.
- Любин, П. А. Состав и структура зоопланктона как индикатора экологического состояния водной среды низовий р. Камы / П. А. Любин, И. И. Зиганшин // Самарский научный вестник. – 2020. – Т. 9. № 1(30). – С. 66– 75.
- Мазепова, Г. Ф. Зоопланктон Селенгинского мелководья и открытых участков Южного Байкала / Г. Ф. Мазепова, Э. Л. Афанасьева // Лимнология придельтовых пространств Байкала. – Л. : Наука, 1971. – С. 223–259.
- Минеева, Н. М. Первичная продукция планктона в водохранилищах Волги / Н. М. Минеева. – Ярославль : Принтхаус, 2009. – 279 с.
- Минеева, Н. М. Пигменты фитопланктона как показатели экологического состояния Чебоксарского водохранилища / Н. М. Минеева, Н. Н. Абрамова // Водные ресурсы. – 2009. – Т. 36. – № 5. – С. 588–596.

- Минеева, Н. М. Растительные пигменты в воде волжских водохранилищ / Н. М. Минеева. – М. : Наука, 2004. – 156 с.
- Минеева, Н. М. Эколого-физиологические аспекты формирования первичной продукции планктона водохранилищ Волги: автореф. дисс. ... доктор. биол. наук : 03.00.16 / Минеева Наталья Михайловна. – Нижний Новгород, 2003. – 42 с.
- Михайлов, В. Н. Новые определения, районирование и типизация устьевых областей рек и их частей – эстуариев / В. Н. Михайлов, С.Л. Горин // Водные ресурсы. – 2012. – Т. 39. – № 3. – С. 243–257.
- Михайлов, В. Н. Основы гидрологии устьев рек: учебное пособие / В. Н. Михайлов, М. В. Михайлова, Д. В. Магрицкий. – М. : Издательство Триумф, 2018. – 314 с.
- Мониторинг экологического состояния малых рек Чувашской Республики (Цивиль, Кубня, Люля, Киря) // Экологический вестник Чувашской Республики. – 2007. – № 58. – 159 с.
- Монченко, В. И. О видовой самостоятельности *Acanthocyclops americanus* (Marsh) и его находки в СССР / В. И. Монченко // Зоологический журнал. – 1961. – Т. 40. – С. 13–19.
- Мордухай-Болтовской, Ф. Д. Изменения в составе и распределении фауны Волги в результате антропогенных воздействий / Ф. Д. Мордухай-Болтовской, Н.А. Дзюбан // Биологические продукционные процессы в бассейне Волги. – Л. : Наука, 1976. – С. 67–81.
- Морева, О. А. Ихтиофауна Борской поймы / О. А. Морева, А. А. Клевакин // Вестник Мордовского университета. – 2009. – №1. – С. 136–138.
- Мухортова, О. В. Особенности количественного развития сообществ зоопланктона малого притока Рыбинского водохранилища / О. В. Мухортова, С. Э. Болотов, А. В. Крылов // Известия Самарского научного центра РАН. – 2015. – Т. 17. – С. 759–763.

- Никаноров, А. М. Реки России. Часть III. Реки Республики Татарстан (гидрохимия и гидроэкология) / А. М. Никаноров, С. Д. Захаров, В. А. Брызгалов, Г. Н. Жданова. – Казань : Изд-во ИПК «Бриг», 2010. – 224 с.
- Определитель зоопланктона и зообентоса пресных вод Европейской России, 2010. Зоопланктон. Т. 1. – М. : Товарищество научных изданий КМК. – 495 с.
- Папченков, В. Г. Водная растительность Костромского расширения Горьковского водохранилища / В. Г. Папченков, Л. И. Лисицина, И. В. Довбня, В. И. Артеменко // Ботанический журнал. – 1994. – Т. 79. – № 11. – С. 35–45.
- Перова, С. Н. Появление и распределение вселенцев в макрозообентосе водохранилищ верхней Волги / С. Н. Перова, Е. Г. Пряничникова, Н. Н. Жгарева // Российский журнал биологических инвазий. – 2018. – № 4. – С. 41–52.
- Пирожников, П. Л. Зоопланктон реки Енисей и Енисейской губы и его роль в питании рыб / П. Л. Пирожников // Труды Всесоюзного Арктического института. – 1937. – Т. 98. – С. 1–61.
- Подшивалина, В. Н. Зоопланктон р. Большой Цивиль (Среднее Поволжье) в условиях изменения гидрологического режима и увеличения антропогенной нагрузки / В. Н. Подшивалина // Поволжский экологический журнал. – 2011. – №1. – С. 49–58.
- Подшивалина, В. Н. Распределение зоопланктона по продольному профилю малой реки в условиях высокой антропогенной нагрузки (на примере р. Цивиль, Среднее Поволжье) / В. Н. Подшивалина // Известия Самарского научного центра РАН. – 2013. – Т.15. – №3-1. – С. 503–507.
- Попов, А. И. Зоопланктон волжских водохранилищ в контексте проблемы биологических инвазий / А. И. Попов // Известия Самарского научного центра РАН. – 2013. – Т. 15. – № 3. – С. 194–202.
- Попов, А. И. Современная структура зоопланктона Саратовского водохранилища и экология биоинвазийных видов: дисс. ... канд. биол. наук. 03.00.16 / Попов Алексей Игоревич. – Тольятти, 2006. – 101 с.
- Растительность Европейской части СССР. – Л.: Наука, 1980. – 429 с.

- Ресурсы поверхностных вод СССР. Том 10. Верхне-Волжский район. Книга 2. – Л. : Гидрометеиздат, 1973. – 249 с.
- Ресурсы поверхностных вод СССР. Том 10. Верхне-Волжский район. Описание отдельных рек и озер. – Л. : Гидрометеиздат, 1972. – 246 с.
- Ресурсы поверхностных вод СССР: гидрологическая изученность. Т.10. – Л. : Гидрометеиздат, 1966. – 528 с.
- Руководство по химическому анализу морских и пресных вод при экологическом мониторинге рыбохозяйственных водоёмов и перспективных для промысла районов Мирового океана. – М. : Изд-во ВНИРО, 2003. – 202 с.
- Рылов, В. М. Пресноводные Calanoida СССР / В. Н. Рылов // Определители организмов пресных вод СССР. Пресноводная фауна. – Ленинград : ВАСХНИЛ, 1930. – 288 с.
- Семенов, Д. В. Красноухая черепаха, *Trachemys scripta elegans*, как инвазивная угроза (Reptilia; Testudines) / Д. В. Семенов // Российский журнал биологических инвазий. – 2009. – № 1. – С. 36–44.
- Сигарева, Л. Е. Особенности распределения растительных пигментов в донных отложениях Чебоксарского водохранилища / Л. Е. Сигарева, Н. А. Тимофеева, В. В. Законнов // Гидробиологический журнал. – 2004. – Т. 40. – № 5. – С. 27–36.
- Сиротина, М. В. Материалы к формированию списка зоопланктеров малых рек заповедника «Кологривский лес» / М. В. Сиротина // Научные труды государственного природного заповедника «Кологривский лес». – 2017. – Вып. 1. – С. 87–96.
- Смирнов, Н. Н. Chydoridae фауны мира / Н. Н. Смирнов. – Ленинград : Наука, 1971. – 531 с.
- Смирнов, Н. Н. Macrothricidae и Moinidae фауны мира. Фауна СССР / Н. Н. Смирнов. – Л. : Наука, 1976. – 237 с.
- Сорокина, В. Н. Климатология. География климатов: учебное пособие / В. Н. Сорокина, Д. Ю. Гущина. – М. : Географический факультет МГУ, 2006. – 103 с.

- Стрелецкая, Э. А. К вопросу о систематическом положении некоторых пресноводных ракообразных (Cladocera, Copepoda) бассейна р. Колымы / Э. А. Стрелецкая // Гидробиологические исследования внутренних водоёмов Северо-Востока СССР. – Владивосток. – 1975. – С. 60–138.
- Тимохина, А. Ф. Зоопланктон как компонент экосистемы Куйбышевского водохранилища / А. Ф. Тимохина – Тольятти : Ин-т экологии волжского бассейна РАН, 2000. – 193 с.
- Харитонычев, А. Т. Природа Нижегородского Поволжья / А. Т. Харитонычев. – Горький: Волго-Вятское книжное издательство, 1978. – 175 с.
- Цельмович, О. Л. Содержание железа и главных компонентов солевого состава в воде волжских водохранилищ в период открытой воды 2015 г. / О. Л. Цельмович, Н. Г. Отюкова // Труды Института биологии внутренних вод РАН. – 2018. – Вып. 81(84). – С. 7–15.
- Чуйков, Ю. С. Материалы к кадастру планктонных беспозвоночных бассейна Волги и Северного Каспия. Коловратки (Rotifera) / Ю. С. Чуйков. – Тольятти : ИЭВБ РАН, 2000. – 196 с.
- Шевелева, Н. Г. Первая находка североамериканского диаптомуса *Nordodiaptomus alaskaensis* (Wilson 1951) (Crustacea, Diaptomidae) на территории России / Н. Г. Шевелева, И. В. Енущенко, В. Н. Подшивалина // Зоологический журнал. – 2020. – Т. 99. – № 2. – С. 223–228.
- Шурганова, Г. В. Динамика видовой структуры зоопланктоценозов в процессе их формирования и развития (на примере водохранилищ Средней Волги: Горьковского и Чебоксарского) : дис... доктор. биол. наук. 03.00.16 / Шурганова, Галина Васильевна. – Нижний Новгород, 2007. – 397 с.
- Шурганова, Г. В. Методы выделения и идентификации сообществ гидробионтов / Г. В. Шурганова, В. В. Черепенников // Экологический мониторинг. Методы биологического и физико–химического мониторинга. Часть VII. – Уч. пос. Нижний Новгород : Нижегород. гос. ун-т, 2011. – С.121–155.
- Эдельштейн, К. К. Водохранилища России: экологические проблемы и пути их решения / К. К. Эдельштейн. – М. : Геос, 1998. – 277 с.

- Экзерцев, В. А. Изучение растительных ресурсов водохранилищ волжского каскада / В. А. Экзерцев, Л. И. Лисицына // Биологические ресурсы водохранилищ. – М. : Наука, 1984. – С. 89–99.
- Alekseev, V. Redescription of *Acanthocyclops vernalis* (Fischer, 1853) and *Acanthocyclops robustus* (Sars, 1863) from neotypes, with special reference to their distinction from *Acanthocyclops americanus* (Marsh, 1892) and its invasion of Eurasia / V. Alekseev, M. R. Miracle, M. Sahuquillo, E. Vicente // Limnetica. – 2020. – Vol. 40. – P. 57–78.
- Alekseev, V. Some noteworthy free-living copepods from surface freshwater in Belgium / V. Alekseev, E. Fefilova, H. J. Dumont // Belgian Journal of Zoology. – 2002. – Vol. 132. – P. 133–139.
- Alekseev, V. R. Confusing invader: *Acanthocyclops americanus* (Copepoda: Cyclopoida) and its biological, anthropogenic and climate-dependent mechanisms of rapid distribution in Eurasia / V. R. Alekseev // Water. – 2021. – Vol. 13.
- Alonso, M. Crustacea, Branchiopoda. Fauna Iberica 7. Crustacea Branchiopoda. – Madrid : Museo Nacional de Ciencias Naturales. – 1996. – 486 p.
- Amoros, C. Crustacées Cladoécères. Introduction pratique à la systématique des organismes des eaux continentales françaises / C. Amoros // Bulletin Mensuel de la Société Linnéenne de Lyon. – 1984. – Vol. 53. – P. 72–143.
- Banerjee, A. Zooplankton community of Bakreswar reservoir: Assessment and visualization of distribution pattern using self-organizing maps / A. Banerjee, N. Rakshit, M. Chakrabarty, S. Sinha, S. Ghosh, S. Ray // Ecological Informatics. – 2022. – Vol. 72. – 101837.
- Bazarova, B. B. Biodiversity of the Ingoda River ecosystem / B. B. Bazarova, N. A. Tashlykova, E. Y. Afonina, A. P. Kuklin, P. V. Matafonov, G. T. Tsybekmitova // IOP Conference Series Earth and Environmental Science. – 2022. – Vol. 962. – 012006.
- Bekleyen, A. First Record of the Genus *Phyllodiaptomus* Kiefer (Copepoda, Calanoida, Diaptomidae) from Turkey / A. Bekleyen, B. Gokot, M. Varol // Turkish Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. – 2017. – № 17. – P. 445–447.

- Beshkova M. Seasonal and annual changes of the phytoplankton composition in the Pchelina reservoir / M. Beshkova, I. Botev // *Hydrobiology*. – 1994. – Vol. 39. – P. 27–33.
- Bhattacharya, J. Deltas and estuaries. *Sedimentology* / J. Bhattacharya. – Berlin: Springer, 1978. – P. 145–152.
- Bianchi, T. S. Large-river delta-front estuaries as natural “recorders” of global environmental change / T. S. Bianchi, M. A. Allison // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. – 2009. – Vol. 106. – P. 8085–8092.
- Birge, E. A. Notes on Cladocera / E. A. Birge // *Transactions of the Wisconsin Academy of Sciences, Arts, and Letters*. – 1879. – Vol. 4. – P. 77–109.
- Błędzki, L. A. Freshwater Crustacean Zooplankton of Europe. Cladocera & Copepoda (Calanoida, Cyclopoida) / L. A. Błędzki // *Key to species identification, with notes on ecology, distribution, methods and introduction to data analysis*. – Switzerland : Springer Int. Publishing, 2016. – 918 p.
- Bollens, S. M. Zooplankton invasions: a brief review, plus two case studies from the northeast Pacific Ocean / S. M. Bollens, J. R. Cordell, S. Avent, R. Hooff // *Hydrobiologia*. – 2002. – Vol. 480. – P. 87–110.
- Bolotov, S. E. Bacterio- and zooplankton in the outfall of a tributary of a flatland water reservoir during a period of abnormal climatic conditions / S. E. Bolotov, A. V. Romanenko, A. I. Tszvetkov, N. G. Otyukova, E. A. Sokolova, A. V. Krylov // *Inland Water Biology*. – 2014. Vol. 7. – P. 37–47.
- Bolotov, S. E. Zooplankton in the zones of confluence of unregulated rivers / S. E. Bolotov, A. I. Tsvetkov, A. V. Krylov // *Inland Water Biology*. – 2012 – Vol. 5. – P. 184–191.
- Borcard, D. Numerical ecology with R / D. Borcard, F. Gillet, P. Legendre. – New York : Springer, 2011. – 306 p.
- Boxshall, G. World checklist of freshwater Copepoda species / G. Boxshall, D. Defaye // *World Wide Web electronic publication*. – 2010. – Available online at <http://fada.biodiversity.be/group/show/19>.

- Bozkurt, A. First record of *Eudiaptomus gracilis* (G.O. Sars, 1863) (Copepoda: Diaptomida) in the inland waters of Turkey / A. Bozkurt, S. Akin // Turkish Journal of Zoology. – 2012. – Vol. 36. – № 4. – P. 503–511.
- Bromley, H. J. A checklist of the Cladocera of Israel and Eastern Sinai / H. J. Bromley // Hydrobiologia. – 1993. – V. 257. – P. 21–28.
- Brooks, J. L. Predation, body size and composition of plankton / J. L. Brooks, S. I. Dodson // Science. – 1965. – Vol. 150. – P. 28–35.
- Cáceres, C. Blowing in the wind: a field test of overland dispersal and colonization by aquatic invertebrates / C. Cáceres, D. Soluk // Oecologia. – 2002. – Vol. 131. – P. 402–408.
- Carlton, J. T. Ecological roulette: the global transport of nonindigenous marine organisms / J. T. Carlton, J. B. Geller // Science. – 1993. – Vol. 261. – P. 78–82.
- Chengalath, R. The distribution of chydorid Cladocera in Canada / R. Chengalath // Hydrobiologia. – 1987. – Vol. 145. – P. 151–157.
- Chiambeng, G. Y. The genus *Pleuroxus* Baird, 1843 (Crustacea: Anomopoda: Chydoridae) in Cameroon, Central-West Africa / G. Y. Chiambeng, H. J. Dumont // International Journal of Limnology. – 2004. – Vol. 40. – P. 211–229.
- Clements, F. E. Research Methods in Ecology / F. E. Clements. – Lincoln : University Publ. Co., 1905. – 362 p.
- Cloern, J. E. Our evolving conceptual model of the coastal eutrophication problem / J.E. Cloern // Marine Ecology Progress Series. – 2001. – Vol. 210. – P. 223–253.
- Connelly, N. A. Economic impacts of zebra mussels on drinking water treatment and electric power generation facilities // N. A. Connelly, C. R. O'Neill, B. A. Knuth, T. L. Brown // Environmental Management. – 2007. – Vol. 40. – P. 105–112.
- Costa, L. S. Phytoplankton functional groups in a tropical estuary: Hydrological control and nutrient limitation / L. S. Costa, V. L. M. Huszar, A. R. Ovalle // Estuaries and Coasts. – 2009. – Vol. 32. – P. 508–521.
- Cuhel, R. L. Ecosystem transformations of the Laurentian Great Lake Michigan by nonindigenous biological invaders // R. L. Cuhel, C. Aguilar // Annual Review of Marine Science. – 2013. – Vol. 5. – P. 289–320.

- De Ridder, M. Some considerations on the geographical distribution of rotifers / M. De Ridder // *Hydrobiologia*. – 1981. – Vol. 85. – P. 209–225.
- Deksne, R. The influence of ecohydrological factors on the cenosis of the Daugava River zooplankton / R. Deksne, A. Škute // *Acta Zoologica Lituanica*. – 2011. – Vol. 21. – P. 133–144.
- Deng, A. Spatial and seasonal patterns of nutrients and heavy metals in twenty-seven rivers draining into the South China Sea / A. Deng, C. Ye, W. Liu // *Water*. – 2018. – Vol. 10. – 50.
- Dexter, E. Zooplankton invasions in the early 21st century: a global survey of recent studies and recommendations for future research / E. Dexter, S. M. Bolles // *Hydrobiologia*. – 2020. – Vol. 847. – P. 309–319.
- Di Castri, F. A new look at ecotones: Emerging international projects on landscape boundaries / F. Di Castri, A. J. Hansen, M. M. Holland // *Biology International*. – 1988. – Vol. 17. – P. 1–163.
- Dubovskaya, O. P. Zooplankton of Lakes in the Spurs of the Putorana Plateau and Adjacent Territories (North of Krasnoyarsk Krai) / O. P. Dubovskaya, A. A. Kotov, N. M. Korovchinsky, N. N. Smirnov, A. Yu. Sinev // *Contemporary Problems of Ecology*. – 2010. – Vol. 3. – P. 401–434.
- Duggan, I. C. Distribution of rotifer assemblages in North Island, New Zealand, lakes: relationships to environmental and historical factors / I. C. Duggan, J. D. Green, R. J. Shiel // *Freshwater Biology*. – 2002. – Vol. 47. – P. 195–206.
- Dussart, B. H. *Acanthocyclops americanus* en France (Crustacé, Copépode) / B. H. Dussart // *Bulletin du Muséum national d'histoire naturelle*. – 1971. – Vol. 42. – P. 725–729.
- Dussart, B. H. Contribution à l'étude des copépodes d'Espagne / B. H. Dussart // *Publ. Inst. Biol. Appl.* – 1967. – Vol. 42. – P. 87–105.
- Ejsmont-Karabin, J. Is sandy beach of the lake an ecotone? Psammon rotifera in a mesotrophic Lake Kuc (Masurian Lakeland, Northern Poland) / J. Ejsmont-Karabin // *Polish Journal of Ecology*. – 2003. – Vol. 2. – P. 219–224.

- Ejsmont-Karabin, J. Patterns of spatial distribution of phosphorus regeneration by zooplankton in a river-lake transitory zone / J. Ejsmont-Karabin, J. Królikowska, T. Węgleńska // *Hydrobiologia*. – 1993. – Vol. 251. – P. 275–284.
- Elías-Gutiérrez, M. A new species of *Leptodiaptomus* (Copepoda, Diaptomidae) from Northwestern Mexico with comments on the distribution of the genus / M. Elías-Gutiérrez, E. Suárez-Morales, B. Romano-Márquez // *Journal of Plankton Research*. – 1999. – Vol. 21. – P. 603–614.
- Elton, C. S. The Ecology of Invasions by Animals and Plants / C. S. Elton. – New York : Springer, 1958. – 181 p.
- Fefilova, E. Data on taxa composition of freshwater zooplankton and meiobenthos across Arctic regions of Russia / E. Fefilova, O. Dubovskaya, O. Kononova, L. Frolova, E. Abramova, G. Nigamatzyanova // *Data in Brief*. – 2021. – Vol. 36. – 107112.
- Fefilova, E. A comparative survey of the freshwater copepods of two different regions of the Central Palaearctic : European and Siberian / E. A. Fefilova, O. Dubovskaya, O. Kononova, L. Khokhlova // *Journal of Natural History*. – 2013. – Vol. 47. – № 5-12. – P. 805–819.
- Felipe-Lucia, M. R. Land-use intensity alters networks between biodiversity, ecosystem functions, and services / M. R. Felipe-Lucia, S. Soliveres, C. Penone, M. Fischer, C. Ammer, S. Boch, R. S. Boeddinghaus, M. Bonkowski, F. Buscot, A. M. Fiore-Donno et al. // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. – 2020. – Vol. 117. – P. 28140–28149.
- Figuerola, J. Dispersal of aquatic organisms by waterbirds: a review of past research and priorities for future studies / J. Figuerola, A. J. Green // *Freshwater biology*. – 2002. – V. 47. – № 3. – P. 483–494.
- Fikovska, E. Influence of some environmental factors on the distribution of zooplankton complexes in Mandra Reservoir, in Southeastern Bulgaria / E. Fikovska, D. Kozuharov, M. Stanachkova // *BioRisk*. – 2022. – Vol. 17. – P. 343–355.
- Florescu, L. I. Assessing the Effects of Phytoplankton Structure on Zooplankton Communities in Different Types of Urban Lakes / L. I. Florescu, M. M.

- Moldoveanu, R. D. Catană, I. Păceșilă, A. Dumitrache, A. A. Gavrilidis, C. I. Ioja // Diversity. – 2022. – Vol. 14. – 231.
- Frisch, D. High dispersal capacity of a broad spectrum of aquatic invertebrates via waterbirds / D. Frisch, A. J. Green, J. Figuerola // Aquatic Sciences. – 2007. – Vol. 69. – P. 568–574.
- Fryer, G. The Freshwater Crustacea of Yorkshire / G. Fryer // A Faunistic and Ecological Survey. – York : Leeds Philosophical and Literary Society, 1993. – 312 p.
- Gagic, V. Functional identity and diversity of animals predict ecosystem functioning better than species-based indices / V. Gagic, I. Bartomeus, T. Jonsson, A. Taylor, C. Winqvist, C. Fischer, E. M. Slade, I. Steffan-Dewenter, M. Emmerson, S. G. Potts, T. Tschardtke, W. Weisser, R. Bommarco // Proceedings of the Royal Society B : Biological Sciences. – 2015. – Vol. 282. – 20142620.
- García, C. E. Demographic characteristics of the copepod *Acanthocyclops americanus* (Sars, 1863) (Copepoda: Cyclopoida) fed mixed algal (*Scenedesmus acutus*) rotifer (*Brachionus havanaensis*) diet / C. E. García, S. Nandini, S. S. Sarma // Hydrobiologia. – 2011. – Vol. 666. – P. 59–69.
- Gogoi, B. Faunal diversity of Cladocera (Crustacea: Branchiopoda) with notes on biogeographically important species in the floodplain wetlands of the Subansiri River basin, India / B. Gogoi, F. D. R. Sousa, D. N. Das // International Journal of Limnology. – 2018. – Vol. 54. – 36.
- Gollasch, S. Overview on introduced aquatic species in European navigational and adjacent waters / S. Gollasch // Helgoland Marine Research. – 2006. – Vol. 60. – P. 84–89.
- Guiset, A. General distribution of planktonic rotifers in Spanish reservoirs / A. Guiset // Ergebnisse der Limnologie. – 1977. – Vol. 8. – P. 222–225.
- Guti, G. Significance of side-tributaries and floodplains for the Danubian fish populations / G. Guti // Arch. Hydrobiol. Suppl. – 2002. – Vol. 13. – P. 151–163.
- Hansen, A. J. Landscape Boundaries / A. J. Hansen, F. Castri. – New York : Springer, 1992. – 452 p.

- Havel, J. E. Biological invasions across spatial scales: Intercontinental, regional, and local dispersal of cladoceran zooplankton / J. E. Havel, K. A. Medley // *Biological Invasions*. – 2006. – V. 8. – № 3. – P. 459–473.
- Hebert, P. D. N. Genetic perspectives on invasions: the case of the Cladocera / P. D. N. Hebert, M. E. A. Cristescu // *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. – 2002. – V. 59. – № 7. – P. 1229–1234.
- Holland, M. Ecotones / M. Holland, P. Risser, R. Naiman. – New York : Springer, 1991. – 142 p.
- Hrbáček, J. Demonstration of the effect of fish stock on species composition of zooplankton and the intensity of metabolism of the whole plankton assemblage / J. Hrbáček, M. Dvorakova, V. Korinek, L. Prochazova // *Verhandlungen des Internationalen Verein Limnologie*. – 1961. – Vol. 14. – P. 192–195.
- Huang, X. Microbial diversity in lake-river ecotone of Poyang Lake, China / X. Huang, B. Hu, P. Wang, X. Chen, B. Xu // *Environmental Earth Sciences*. – 2016. – Vol. 75. – 965.
- Hudec, I. Anomopoda, Ctenopoda, Haplopoda, Onychopoda (Crustacea: Branchiopoda) / I. Hudec // *Fauna Slovenska 3*. – Bratislava: Vydavateľstvo SAV, Veda, 2010. – 496 p.
- Hudec, I. *Pleuroxus denticulatus* (Crustacea: Anomopoda: Chydoridae): a new invader in the Danube Basin / I. Hudec, M. Illyova // *Hydrobiologia*. – 1998. – Vol. 368. – P. 65–73.
- Illies, J. Problèmes et méthodes de la classification et de la zonation écologique des eaux courantes, considérées surtout du point de vue faunistique / J. Illies, L. Botosaneanu // *Mitt Int Verein Th. Angew Limnol*. – 1963. – Vol. 12. – 57 p.
- Illyová, M. *Disparalona hamata* (Birge, 1879) (Crustacea, Anomopoda) – the second record from Europe / M. Illyová, I. Hudec // *Biologia, Bratislava*. – 2004. – V. 59. – № 2. – P. 287–288.
- Janauer, G. A. Macrophytes, hydrology, and aquatic ecotones: a GIS-supported ecological survey / G. A. Janauer // *Aquatic Botany*. – 1997. – Vol. 58. – P. 379–391.

- Jayme-Torres, G. Nutrient loads in the river mouth of the Río Verde basin in Jalisco, Mexico: How to prevent eutrophication in the future reservoir? / G. Jayme-Torres, A. M. Hansen // *Environmental Science and Pollution Research*. – 2018. – Vol. 25. – P. 20497–20509.
- Jing, H. W. Analysis on urban lakes' eutrophication status in Beijing / H. W. Jing, L. Hua, C. H. Sun, J. Guo // *Journal of Lake Sciences*. – 2008. – Vol. 20. – P. 357–363.
- Karanovic, T. Two new *Thermocyclops species* (Copepoda, Cyclopoida) from Thailand, with notes on the genus phylogeny inferred from 18S and ITS sequences / T. Karanovic, L. Sanoamuang // *Zoologischer Anzeiger*. – 2017. – Vol. 269. – P. 26–47.
- Kark, S. Chapter 9. Ecotones and Ecological Gradients / S. Kark // *Ecological Systems: Selected Entries from the Encyclopedia of Sustainability Science and Technology*. – New York : Springer, 2013. – P. 147–160.
- Kennish, M. J. *Ecology of Estuaries* / M. J. Kennish. Boca Raton : CRC Press, 1986. – 272 p.
- Kent, M. Landscape and plant community boundaries in biogeography / M. Kent, W. J. Gill, R. E. Weaver, R. P. Armitage // *Progress in Physical Geography*. – 1997. – Vol. 21. – P. 315–353.
- Keys to Palaearctic Fauna. Thorp and Covich's Freshwater. Invertebrates / D. C. Rogers, J. H. Thorp. – Oxford : Academic Press, 2019. – 920 p.
- Ko, E. Comparison of Zooplankton Community Patterns in Relation to Sediment Disturbances by Dredging in the Guemho River, Korea / E. Ko, D. Kim, E. Jung, Y. Heo, G. Joo, H. Kim // *Water*. – 2020. – Vol. 12. – 3434.
- Kotov, A. Cladocera: Family Eurycercidae (Branchiopoda: Cladocera: Anomopoda). Identification Guides to the Plankton and Benthos of Inland Waters / A. Kotov, E. Bekker. – Weikersheim: Backhuys Publishers Margraf Publishers GmbH, 2016. – 97 p.
- Kotov, A. Non-indigenous Cladocera (Crustacea: Branchiopoda): from a few notorious cases to a potential global faunal mixing in aquatic ecosystems / A. Kotov, D. P. Karabanov, K. Van Damme // *Water*. – 2022. – Vol. 14. – 2806.

- Kotov, A. World checklist of freshwater Cladocera / A. Kotov, L. Forró, N. M. Korovchinsky, A. Petrusek // World Wide Web electronic publication. – 2013. – Available online at <http://fada.biodiversity.be/group/show/17>.
- Kotov, A. A. Analysis of the *Ilyocryptus spinifer* species group (Anomopoda, Branchiopoda), with description of a new species / A. A. Kotov, H. J. Dumont // Hydrobiologia. – 2000. – Vol. 428. – P. 85–113.
- Kotov, A. A. Cladocera (Crustacea: Branchiopoda) of the south-east of the Korean Peninsula, with twenty new records for Korea / A. A. Kotov, H. Jeong, W. Lee // Zootaxa. – 2012. – V. 3368. – P. 50–90.
- Kotov, A. A. Cladocera: family Ilyocryptidae (Branchiopoda: Cladocera: Anomopoda) / A. A. Kotov, P. Štifter // Guides to the identification of the microinvertebrates of the Continental Waters of the world. V. 22. – Leiden : Kenobi Productions, Ghent & Backhuys Publishers, 2006. – 172 p.
- Kotov, A. A. *Ilyocryptus spinifer* Herrick 1882 (Anomopoda, Branchiopoda): a redescription based on North American material and designation of a neotype from Minnesota / A. A. Kotov, J. L. Williams // Hydrobiologia. – 2000. – Vol. 428. – P. 67–84.
- Kotov, A. A. Recent progress in studies of the Cladocera (Crustacea: Branchiopoda) of South Korea, with seven new records for the Korean Peninsula / A. A. Kotov, A. Y. Sinev, P. G. Garibian, A. N. Neretina, H. G. Jeong, W. Lee, G. Sik-Min // Journal of Species Research. – 2017. – Vol. 6. – P. 227–246.
- Kovachev S. Water quality and formation of macrozoobenthos in the system Rositsa River – Aleksander Stamboliiski Reservoir and assessment of the ecotone effects / S. Kovachev, Y. Uzunov // Hydrobiology. – 1987. – Vol. 31. – P. 28–35.
- Kozuharov, D. Long-term changes of zooplankton and dynamics of eutrophication in the polluted system of Strouma River - Pchelina Reservoir (South-West Bulgaria) / D. Kozuharov, V. Evtimova, D. Zaharieva // Acta Zoologica Bulgarica. – 2007. – Vol. 59. – P. 192–202.
- Kozuharov, D. The Zooplankton Composition in two Reservoirs in the North-West Bulgaria in Relation to Dreissena SPP. Occurrence / D. Kozuharov, T. Trichkova,

- P. Borisova, M. Stanachkova // Biotechnology & Biotechnological Equipment. – 2009. – Vol. 23. – P. 271–275.
- Kruzhylina, S. V. Changes in the structure and dominance of the zooplankton community of the Kremenchuk Reservoir under the effect of climate changes / S. V. Kruzhylina, I. Y. Buzevych, N. Y. Rudyk-Leuska, M. I. Didenko // Biosystems Diversity. – 2021. – Vol. 29. – P. 217–224.
- Krylov, A. V. Communities of hydrobionts and the physical-chemical characteristics of the estuary area of inflow of a flat water basin / A. V. Krylov, A. I. Tsvetkov, M. I. Malin, A. V. Romanenko, S. A. Poddubnii, N. G. Otjukova // Inland Water Biology. – 2010 – Vol. 3. – P. 59–69.
- Krztoń, W. The effect of cyanobacterial blooms on bio- and functional diversity of zooplankton communities / W. Krztoń, J. Kosiba, A. Pociecha, E. Wilk-Woźniak // Biodiversity and Conservation. – 2019. – Vol. 28. – P. 1815–1835.
- Lachavanne, J. B. Biodiversity in Land-Inland Water Ecotones / J. B. Lachavanne, R. Juge. – New York : Taylor & Francis, 1977. – 308 p.
- Lazareva, V. I. Distribution of *Eurytemora caspica* Sukhikh & Alekseev, 2013 (Copepoda, Calanoida) in the water reservoirs of the Volga and Don River basins / V. I. Lazareva // Crustaceana. – 2020. – Vol. 93. – P. 261–273.
- Lazareva, V. I. First Record of *Thermocyclops taihokuensis* (Crustacea, Copepoda) in the Oka River Basin / V. I. Lazareva // Inland Water Biology. – 2021. – Vol. 14. – P. 109–112.
- Lazareva, V. I. The Spread of East Asian Copepod *Thermocyclops taihokuensis* (Crustacea, Copepoda) in the Volga River Basin / V. I. Lazareva, S. M. Zhdanova, R. Z. Sabitova // Inland Water Biology. – 2022. – Vol. 15. – P. 139–148.
- Lazareva, V. I. Trophic Interactions in Zooplankton of the Tsimlyansk Reservoir (Russia) / V. I. Lazareva // Inland Water Biology. – 2022. – Vol. 15. – P. 280–292.
- Leentvaar P. Quelques rotateurs rares observes en Hollande / P. Leentvaar // Hydrobiologia. – 1961. – Vol. 18. – P. 245–251.
- Leentvaar, P. Note on some Brachionidae (Rotifers) from the Netherlands / P. Leentvaar // Hydrbiologia. – 1980. – Vol. 73. – P. 259–262.

- Legendre, P. Numerical ecology / P. Legendre, L. Legendre. – Oxford: Elsevier, 2012. – 990 p.
- Liro, M. Dam reservoir backwater as a field-scale laboratory of human-induced changes in river biogeomorphology: A review focused on gravel-bed rivers / M. Liro // Science of The Total Environment. – 2019. – Vol. 651. – P. 2899–2912.
- Lopez, M. L. D. Annotated checklist and insular distribution of freshwater microcrustaceans (Copepoda: Calanoida & Cyclopoida; Cladocera: Anomopoda & Ctenopoda) in the Philippines / M. L. D. Lopez, J. A. F. Pascual, E. S. P. Dela Paz, E. Z. C. Rizo, D. T. Tordesillas, S. K. Guinto, B. Han, H. J. Dumont, A. S. Mamaril, R. D. S. Papa // Raffles Bulletin of Zoology. – 2017. – Vol. 65. – P. 623–654.
- Loreau, M. Ecology: Biodiversity and ecosystem functioning: Current knowledge and future challenges / M. Loreau, S. Naeem, P. Inchausti, J. Bengtsson, J. P. Grime, A. Hector, D. U. Hooper, M. A. Huston, D. Raffaelli, B. Schmid, D. Tilman, D. A. Wardle // Science. – 2001. – Vol. 294. – P. 804–808.
- Louette, G. Analysis of the inland cladocerans of Flanders (Belgium)-Inferring changes over the past 70 years / G. Louette, T. De Bie, J. Vandekerckhove, S. Declerck, L. De Meester // Belgian Journal of Zoology. – 2007. – V. 137. – № 1. – P. 117–123.
- Lu, X. Diatom Taxonomic Composition as a Biological Indicator of the Ecological Health and Status of a River Basin under Agricultural Influence / X. Lu, Y. Liu, Y. Fan // Water. – 2020. – Vol. 17. – 2067.
- Mamun, M. Trophic Responses of the Asian Reservoir to Long-Term Seasonal and Interannual Dynamic Monsoon / M. Mamun, J. Y. Kim, K. An // Water. – 2020. – Vol. 12. – 2066.
- Margaritora, F. Cladoceri (Crustacea: Cladocera) / F. Margaritora // Guide per il Riconoscimento delle specie Animali delle acque interne Italiane. 22. Consiglio Nazionale Delle Ricerche. – Verona, 1983. – 169 p.
- Margaritora, F. G. Cladocera. Fauna d'Italia 23 / F. G. Margaritora – Bologna : Edizioni Calderini, 1985 – 399 p.
- Marrone, F. First record of a representative of the subfamily Paradiaptominae (Copepoda Calanoida Diaptomidae) in Italy: *Metadiaptomus chevreuxi* (Guerne & Richard,

- 1894) / F. Marrone, L. Naselli-Flores // *Journal of Limnology*. – 2005. – Vol. 64. – № 1. – P. 89–92.
- Maselli, V. River morphodynamic evolution under dam-induced backwater: An example from the Po River (Italy) / V. Maselli, C. Pellegrini, F. Del Bianco, A. Mercorella, M. Nones, L. Crose, M. Guerrero, J. A. Nittrouer // *Journal of Sedimentary Research*. – 2018. – Vol. 88. – P. 1190–1204.
- Mason, N. W. H. Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity / N. W. H. Mason, D. Mouillot, W. G. Lee, J. Bastow-Wilson // *Oikos*. – 2005. – Vol. 111. – P. 112–118.
- McCabe, D. J. Rivers and Streams: Life in Flowing Water / D. J. McCabe // *Nature Education Knowledge*. – 2010. – Vol. 1.
- Mieczan, T. Effect of water chemistry on the planktonic communities and relationships among food web components across a freshwater ecotone / T. Mieczan, M. Adamczuk, D. Nawrot // *Archives of Biological Sciences*. – 2013. – Vol. 4. – P. 1491–1504.
- Minchin, D. Aquaculture and transport in a changing environment: overlap and links in the spread of alien biota / D. Minchin // *Marine Pollution Bulletin*. – 2007. – Vol. 55. – P. 302–313.
- Mineeva, N. Chapter 2. The Volga River / N. Mineeva, V. Lazareva, A. Livinov et al. // *Rivers of Europe*. Second edition. – Netherlands : Elsevier, 2021. – P. 27–79.
- Mirabdullayev, I. M. Copepoda: Cyclopoida genera *Mesocyclops* and *Thermocyclops*. Genus *Thermocyclops* Kiefer, 1927 / I. A. Mirabdullayev, J. W. Reid, H. Ueda // *Guides to the Identification of the Microinvertebrates of the Continental Waters of the World* 20. – Leiden : Backhuys Publishers, 2003. – P. 214–302.
- Mirabdullayev, I. M. The Genus *Thernocyclops* (Crustacea: Copepoda) in Uzbekistan (Central Asia) / I. M. Mirabdullayev, A. R. Kuzmetov // *International Review of Hydrobiology*. – 1997. – Vol. 82. – P. 201–212.
- Miracle, M. R. Molecular-genetic-based contribution to the taxonomy of the *Acanthocyclops robustus* group / M. R. Miracle, V. Alekseev, V. Monchenko, V.

- Sentandreu, E. Vicente // Journal of Natural History. – 2013. – Vol. 47. – P. 863–888.
- Monakov, A. V. Feeding of Freshwater Invertebrates / A. V. Monakov. – Kenobi Productions : Ghent, Belgium, 2003. – 373 p.
- Mooney, H. A. Invasive species in a changing world / H. A. Mooney, R. J. Hobbs. – Washington, DC : Island Press, 2000. – 457 p.
- Mouillot, D. Functional Structure of Biological Communities Predicts Ecosystem Multifunctionality / D. Mouillot, S. Villéger, M. Scherer-Lorenzen, N. W. H. Mason // PLoS ONE. – 2011. – Vol. 6. – e17476.
- Naeem, S. The functions of biological diversity in an age of extinction / S. Naeem, J. E. Duffy, E. Zavaleta // Science. – 2012. – Vol. 336. – P. 1401–1406.
- Naiman, R. H. The Ecology and Management of Aquatic-Terrestrial Ecotones / R. H. Naiman, H. Decamps. – Carnforth : Parthenon Publishers, 1990. – 316 p.
- Neretina, A. N. Diversity of the subgenus *Disparalona* (*Mixopleuroxus*) Hudec, 2010 (Crustacea: Cladocera) in the New and Old World / A. N. Neretina, P. G. Garibian, A. Y. Sinev, A. A. Kotov // Journal of Natural History. – 2018. – V. 52. – № (3–4). – P. 155–205.
- Novoselov, A. P. Current State of Planktonic and Benthic Communities in the Mouth Part of the Northern Dvina River / A. P. Novoselov, E. N. Imant, S. N. Artemev, N. Y. Matveev, A. D. Matveeva // Russian Journal of Ecology. – 2022. Vol. 53. – P. 212–220.
- Occhipinti-Ambrogi, A. Global change and marine communities: Alien species and climate change / A. Occhipinti-Ambrogi // Marine Pollution Bulletin. – 2007. – Vol. 55. – P. 342–352.
- Odum, Yu. Fundamentals of Ecology / Yu. Odum. – Philadelphia: Saund, 1971. – 546 p.
- Özen, A. Long-term effects of warming and nutrients on microbes and other plankton in mesocosms / A. Özen, M. Sorf, C. Trochine, L. Liboriussen, M. Beklioglu, M. Søndergaard, T. L. Lauridsen, L. S. Johansson, E. Jeppesen // Freshwater Biology. – 2013. – Vol. 58. – P. 483–493.

- Pace, M. L. Zooplankton community structure, but not biomass, influence the phosphorus-chlorophyll-a relationship / M. L. Pace // Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. – 1984. – Vol. 41. – P. 1089–1096.
- Padisák, J. Selection of phytoplankton associations in Lake Balaton, Hungary, in response to eutrophication and restoration measures, with special reference to the cyanoprokaryotes / J. Padisák, C. S. Reynolds // Hydrobiologia. – 1998. – Vol. 384. – P. 41–53.
- Peixoto, R. S. Occurrence of *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet, 1908) and *Mesocyclops ogunnus* Onabamiro, 1957 in lakes of the Middle River Doce, MG, Brazil / R. S. Peixoto, L. P. Brandão, C. Valadares, P. M. M. Barbosa // Acta Limnologica Brasiliensia. – 2010. – Vol. 22. – P. 356–360.
- Petchey, O. L. Integrating methods that investigate how complementarity influences ecosystem functioning / O. L. Petchey // Oikos. 2003. Vol. 101. P. 323–330.
- Pimentel, D. Update on the environmental and economic costs associated with alien invasive species in the United States / D. Pimentel, R. Zuniga, D. Morrison // Ecological Economics. – 2005. – Vol. 52. – P. 273–288.
- Pinto-Coelho, R. M. Effects of eutrophication on size and biomass of crustacean zooplankton in a tropical reservoir / R. M. Pinto-Coelho, J. F. Bezerra-Neto, C. A. Morais // Brazilian journal of biology. – 2005. – Vol. 65. – P. 325–338.
- Podshivalina, V. N. First record of *Sinodiaptomus sarsi* (Copepoda: Calanoida) from the East European Plain / V. N. Podshivalina, N. G. Sheveleva // Zoosystematica Rossica. – 2020. – Vol. 29. – № 1. – P. 60–69.
- Podshivalina, V. N. Record of the Far Eastern species *Nordodiaptomus siberiensis* (Wilson, 1951) (Copepoda: Calanoida) in the European Part of Russia / V. N. Podshivalina, N. G. Sheveleva // Invertebrate Zoology. – 2018. – Vol. 15. – P. 292–298.
- Pomari, J. Application of multiple-use indices to assess reservoirs water quality and the use of plankton community data for biomonitoring purposes / J. Pomari, D. D. Kane, M. G. Nogueira // International Journal of Hydrology. – 2018. – Vol. 2. – P. 168–179.

- Pryanichnikova, E. G. Introduction of *Corbicula fluminea* (Müller, 1774) (Mollusca: Bivalvia: Corbiculidae) in the Volga River Basin / E. G. Pryanichnikova, I. S. Voroshilova, R. Z. Sabitova // *Inland Water Biology*. – 2019. – Vol. 12. – P. 95–97.
- R Core Team. R: A language and environment for statistical computing. – 2020. – URL: <http://www.R-project.org/>.
- Rajwa, A. Dissolved Oxygen in Rivers : Concepts and Measuring Techniques / A. Rajwa, R. J. Bialik, M. Karpiński, B. Luks. – Cham : Springer, 2014. – P. 337–350.
- Reynolds, C. The role of waterbirds in the dispersal of aquatic alien and invasive species / C. Reynolds, N. A. Miranda, G. S. Cumming // *Diversity and Distributions*. – 2015. – V. 21. – № 7. – P. 744–754.
- Reynolds, C. The role of waterbirds in the dispersal of freshwater Cladocera and bryozoa in Southern Africa / C. Reynolds, G. S. Cumming // *African Zoology*. – 2015. – Vol. 50. – P. 307–311.
- Reynolds, C. S. Ecology of Phytoplankton / C. S. Reynolds. – New York : Cambridge University Press, 2006. – 551 p.
- Rousseeuw, P. J. Silhouettes: A graphical aid to the interpretation and validation of cluster analysis / P. J. Rousseeuw // *Journal of Computational and Applied Mathematics*. – 1987. – Vol. 20. – P. 53–65.
- Ruiz, G. M. Global spread of microorganisms by ships / G. M. Ruiz, T. K. Rawlings, F. C. Dobbs, L. A. Drake, T. Mullady, A. Huq, R. R. Colwell // *Nature*. – 2000. – Vol. 408. – P. 49–50.
- Sahuquillo, M. The role of historic and climatic factors in the distribution of crustacean communities in Iberian Mediterranean ponds / M. Sahuquillo, M. R. Miracle // *Freshwater Biology*. – 2013. – Vol. 58. – P. 1251–1266.
- Sarma, S. S. S. Predation by *Acanthocyclops americanus* (Copepoda: Cyclopoida) in the hypertrophic shallow waterbody, Lake Albufera (Spain): field and laboratory observations / S. S. S. Sarma, M. R. Miracle, S. Nandini, E. Vicente // *Hydrobiologia*. – 2019. – Vol. 829. – P. 5–17.

- Sars, G. O. The Cladocera, Copepoda and Ostracoda of the Jana expedition / G. O. Sars // *Ezhegodnik zoologicheskogo Muzeja Imperatorskoi Akademii Nauk.* – 1898. – Vol. 3. – P. 324–359.
- Schartau, A. K. First circumpolar assessment of Arctic freshwater phytoplankton and zooplankton diversity: Spatial patterns and environmental factors / A. K. Schartau, H. L. Mariash, K. S. Christoffersen // *Freshwater Biology.* – 2022. – Vol. 67. – № 1. – P. 141–158.
- Segers, H. H. Annotated checklist of the rotifers (Phylum Rotifera), with notes on nomenclature, taxonomy and distribution / H. H. Segers // *Zootaxa.* – 2007. – Vol. 1564. – № 1. – 104 p.
- Shan, R. K. Influence of light on hatching resting eggs of chydorids (Cladocera) / R. K. Shan // *Internationale Revue der Gesamten Hydrobiologie.* – 1970. – Vol. 55. – P. 295–302.
- Shan, R. K. *Pleuroxus denticulatus* and *P. procurvus* (Crustacea: Chydoridae) in North America: distribution, experimental hybridization and the possibility of natural hybridization / R. K. Shan, D. G. Frey // *Canadian Journal of Zoology.* – 1983. – Vol. 61. – P. 1605–1617.
- Shkolny, D. I. Types of River Mouth Sites of the Southern Island (The Novaya Zemlya Archipelago) / D. I. Shkolny, D. N. Aibulatov // *Vestn. Mosk. Universiteta. Seriya 5 Geogr.* – 2016. – Vol. 6. – P. 50–58.
- Shurganova, G. V. Distribution of rotifer *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet, 1908) (Rotifera: Brachionidae) in water bodies and watercourses of Nizhny Novgorod oblast / G. V. Shurganova, D. E. Gavrilko, M. Iu. Il'in, I. A. Kudrin, I. S. Makeev, T. V. Zolotareva, V. S. Zhikharev, D. O. Golubeva, A. S. Gorkov // *Russian Journal of Biological Invasions.* – 2017. – Vol. 8. – № 4. – P. 394–402.
- 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.

- 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. Gavrilko, V. S. Zhikharev, T. V. Zolotareva // *Inland Water Biology*. – 2018. – Vol. 11. – P. 317–325.
- 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. Gavrilko, I. A. Kudrin, T. V. Zolotareva, B. N. Yakimov, O. N. Erina, M. A. Tereshina // *Povolzhskiy Journal of Ecology*. – 2019. – Vol. 3. – P. 384–395.
- Sinev, A. Y. Notes on the cladoceran *Pleuroxus (Picripleuroxus) quasidenticulatus* (Smirnov, 1996) (Anomopoda: Chydoridae) from South-East Asia and Far East of Russia // A. Y. Sinev, L. Sanoamuang // *Invertebrate Zoology*. – 2013. – Vol. 10. – P. 269–280.
- Sinev, A. Yu. Examples of rare benthic Cladocera: two phytophilous species of Aloninae (Cladocera, Anomopoda, Chydoridae) from European Russia / A. Yu. Sinev, D. E. Gavrilko // *Зоологический журнал*. – 2020. – Т. 99. – № 11. – С. 1242–1257.
- Stanford, J. A. An ecosystem perspective of alluvial rivers: connectivity and the hyporheic corridor / J. A. Stanford, J. V. Ward // *Journal of the North American Benthological Society*. – 1993. – Vol. 12. – P. 48–60.
- Stefanova, M. Changes in the zooplankton community of the ecotone zone between Iskar River and Iskar Reservoir and the pelagial of the reservoir / M. Stefanova, D. Kozuharov, G. Rajkova // *Conference paper First National Conference of Biotechnology*. – Sofia, 2014. – P. 304–313.
- Stolbunova, V. N. Zooplankton of macrophyte overgrowths in the mouth of the Rybinsk reservoir tributary / V. N. Stolbunova // *Inland Water Biology*. – 2011. Vol. 4. – P. 165–172.
- Streletskaya, E. A. Review of the Fauna of Rotatoria, Cladocera, and Copepoda of the Basin of the Anadyr' River / E. A. Streletskaya // *Contemporary Problems of Ecology*. – 2010. – Vol. 3. – P. 469–480.

- Sukhikh, N. M. Copepod *Eurytemora caspica* Sukhikh et Alekseev, 2013 (Crustacea, Calanoida) in Volga and Kama River reservoirs / N. M. Sukhikh, V. I. Lazareva, V. R. Alekseev // *Inland Water Biology*. – 2020. – Vol. 13. – № 2. – P. 198–205.
- Tanaka, S. Three species of the genus *Ilyocryptus* (Anomopoda, Branchiopoda) occurring in Japan / S. Tanaka // *Limnology*. – 2001. – № 2. – P. 219–222.
- Thorp, J. H. Zooplankton of turbid and hydrologically dynamic prairie rivers / J. H. Thorp, S. Mantovani // *Freshwater Biology*. – 2005. – Vol. 50. – P. 1474–1491.
- Tilman, D. Biodiversity: Population versus ecosystem stability / D. Tilman // *Ecology*. – 1996. – Vol. 77. – P. 350–363.
- Timofeeva, N. A. Variability of Trophic State of Bottom Biotopes of the Gorky Reservoir by Sedimentary Pigments / N. A. Timofeeva, L. E. Sigareva, V. V. Zakonnov // *Water Resources*. – 2021. – Vol. 48. – № 1. – P. 82–91.
- Tockner, K. Biodiversity of a Danubian Floodplain: Structural, Functional and Compositional Aspects. In *Biodiversity in Wetlands: Assessment, Function and Conservation* / K. Tockner, C. Baumgartner, F. Schiemer, J. V. Ward. – Backhuys Publishers : Leiden, The Netherlands, 2000.
- Toruan, R. L. Response of Zooplankton Size Structure to Multiple Stressors in Urban Lakes / R. L. Toruan, L. X. Coggins, A. Ghadouani // *Water*. – 2021. – Vol. 13. – P. 2305.
- Van Damme, S. Spatial and temporal patterns of water quality along the estuarine salinity gradient of the Scheldt estuary (Belgium and The Netherlands) : results of an integrated monitoring approach / S. Van Damme, E. Struyf, T. Maris, T. Ysebaert, F. Dehairs, M. Tackx, C. Heip, P. Meire // *Hydrobiologia*. – 2005. – Vol. 540. – P. 29–45.
- Vannote, R. L. The river continuum concept / R. L. Vannote, G. W. Minshall, K. W. Cummins, J. R. Sedell, C. E. Cushing // *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. – 1980. – Vol. 37. – P. 130–137.
- Voroshilova, I. S. Morphological and genetic traits of the first invasive population of the Asiatic Clam *Corbicula fluminea* (O.F. Müller, 1774) naturalized in the Volga River Basin / I. S. Voroshilova, E. G. Pryanichnikova, A. A. Prokin, R. Z. Sabitova, D. P.

- Karabanov, D. D. Pavlov, E. M. Kurina // Russian Journal of Biological Invasions. – 2021. – Vol. 12. – P. 36–43.
- Ward, J. V. Applicability of ecological theory to riverine ecosystems / J.V. Ward, C.T. Robinson, K. Tockner // Verhandlungen des Internationalen Verein Limnologie. – 2002. – Vol. 28. – P. 443–450.
- Ward, J. V. Ecotones of riverine ecosystems: Role and typology, spatio-temporal dynamics, and river regulation / J. V. Ward, J. A. Wiens // Ecohydrology and Hydrobiology. – 2001. – Vol. 1. – P. 25–36.
- Welker, M. Plankton dynamics in a river-lake system – on continuity and discontinuity / M. Welker, N. Walz // Hydrobiologia. – 1999. – Vol. 408/409. – P. 233–239.
- Wiens, J. A. Ecological flows across landscape boundaries: a conceptual overview / J. A. Wiens // Landscape Boundaries: Consequences for Biological Diversity and Ecological Flows. – New York : Springer-Verlag, 1992. – P. 217–235.
- Xia, M. Different Assembly Patterns of Planktonic and Sedimentary Bacterial Community in a Few Connected Eutrophic Lakes / M. Xia, F. Xiong, X. Li, D. Li, Z. Wang, D. Zhai, H. Liu, Y. Chen, J. Yu, Y. Wang // Water. – 2022. – Vol. 14. – P. 723.
- Xiong, M. Zooplankton Compositions in the Danjiangkou Reservoir, a Water Source for the South-to-North Water Diversion Project of China / M. Xiong, R. Li, T. Zhang, C. Liao, G. Yu, J. Yuan, J. Liu, S. Ye // Water. – 2022. – Vol. 14. – P. 3253.
- Yakimov, B. N. Methods for comparative assessment of the results of cluster analysis of hydrobiocenoses structure (by the example of zooplankton communities of the Linda River, Nizhny Novgorod region) / B. N. Yakimov, G. V. Shurganova, V. V. Cherepennikov, I. A. Kudrin, M. Iu. Il'in // Inland Water Biology. – 2016. – № 2. – P. 200–208.
- Zhang, Y. L. Optical properties and composition changes in chromophoric dissolved organic matter along trophic gradients: Implications for monitoring and assessing lake eutrophication / Y. L. Zhang, Y. Q. Zhou, K. Shi, B. Q. Qin, X. L. Yao, Y. B. Zhang // Water Research. – 2018. – Vol. 131. – P. 255–263.

- Zhikharev, V. 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. Zhikharev, E. Vodeneeva, I. Kudrin, D. Gavrilko, N. Startseva, P. Kulizin, O. Erina, M. Tereshina, A. Okhapkin, G. Shurganova // *Water*. – 2023. – Vol. 15. – 74.
- 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*. – 2020a. – Vol. 47. – P. 1347–1350.
- 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, D. E. Gavrilko, G. V. Shurganova // *Biology Bulletin*. – 2020b. – Vol. 47. – P. 930–936.
- 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.
- 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. – Vol. 834. – № 1.
- 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. Il'in // *Biology Bulletin*. – 2022. – Vol. 49. – P. 1713–1724.

ПРИЛОЖЕНИЕ

**Список научных работ, которые были опубликованы по тематике
диссертационного исследования**

Статьи

- 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. Gavrilko, **V. S. Zhikharev**, T. V. Zolotareva // Inland Water Biology. – 2018. – Vol. 11. – P. 317–325.
- 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. Gavrilko, I. A. Kudrin, T. V. Zolotareva, V. N. Yakimov, O. N. Erina, M. A. Tereshina // Povolzhskiy Journal of Ecology. – 2019. – № 3. – P. 384–395.
- 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.
- 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.
- 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.

- 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.
- 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.
- 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.
- 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.
- 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.
- 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.

Тезисы докладов на международных и всероссийских конференциях

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.

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.

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.

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.

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.

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.

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.

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.

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.

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.

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. Жадина: К 125-летию со дня

рождения». – Санкт-Петербург : Институт истории естествознания и техники им. С.И. Вавилова РАН, 2022. – С. 33–35.

Жихарев, В. С. Первая находка рачка *Leptodiaptomus 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.

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

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.

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.

Таксономический состав зоопланктона исследованных водных объектов

№ п/п	Таксон	Водные объекты
Отряд Ploima Hudson & Gosse, 1886		
Семейство Asplanchnidae Eckstein, 1883		
1	<i>Asplanchna girodi</i> de Guerne, 1888	11, 15, 18, 22, 23
2	<i>Asplanchna herrickii</i> de Guerne, 1888	2, 17
3	<i>Asplanchna priodonta</i> Gosse, 1850	2–6, 8–24
4	<i>Asplanchna sieboldii</i> (Leydig, 1854)	1, 16, 18, 23
Семейство Brachionidae Ehrenberg, 1838		
5	<i>Anuraeopsis fissa</i> Gosse, 1851	1, 3, 11, 14, 16–19, 22, 23
6	<i>Brachionus angularis</i> Gosse, 1851	1–5, 11, 13–20, 22–24
7	<i>Brachionus bennini</i> Leissling, 1924	11, 14, 15, 17,
8	<i>Brachionus bidentatus</i> Anderson, 1889	1, 3, 5, 16–19, 23, 24
9	<i>Brachionus bidentatus</i> var. <i>inermis</i> Rousselet, 1906	23
10	<i>Brachionus budapestinensis</i> Daday, 1885	3, 4, 11, 15–17, 18–19, 23
11	<i>Brachionus calyciflorus</i> Pallas, 1776	2, 3, 5, 6, 11, 13–24
12	<i>Brachionus calyciflorus</i> var. <i>amphiceros</i> (Ehrenberg, 1838)	11, 23
13	<i>Brachionus calyciflorus</i> var. <i>anuraeformis</i> (Brehm, 1909)	23
14	<i>Brachionus calyciflorus</i> var. <i>dorcas</i> Gosse, 1851	23
15	<i>Brachionus calyciflorus</i> var. <i>spinosus</i> Wierzejski, 1891	11, 23
16	<i>Brachionus diversicornis</i> (Daday, 1883)	1, 3–5, 7–14, 16–19, 21–24
17	<i>Brachionus diversicornis</i> var. <i>homoceros</i> (Wierzejski, 1891)	7, 17, 23
18	<i>Brachionus falcatus</i> Zacharias, 1898	14
19	<i>Brachionus forficula</i> Wierzejski, 1891	17–19
20	<i>Brachionus leydigii</i> Cohn, 1862	23
21	<i>Brachionus leydigii</i> var. <i>tridentatus</i> (Zernov, 1901)	15
22	<i>Brachionus nilsoni</i> Ahlstrom, 1940	14, 17, 23
23	<i>Brachionus plicatilis</i> Müller, 1786	17
24	<i>Brachionus quadridentatus</i> Hermann, 1783	3, 5, 7–11, 13–17, 19–22
25	<i>Brachionus quadridentatus</i> var. <i>brevispinus</i> Ehrenberg, 1832	23
26	<i>Brachionus quadridentatus</i> var. <i>cluniorbicularis</i> (Skorikov, 1894)	11, 23
27	<i>Brachionus quadridentatus</i> var. <i>melheni</i> Barrois & Daday, 1894	23
28	<i>Brachionus urceolaris</i> Müller, 1773	14, 17, 18,
29	<i>Brachionus variabilis</i> Hempel, 1896	14–18, 22, 23
30	<i>Brachionus budapestinensis</i> var. <i>lineatus</i> Skorikov, 1896	11
31	<i>Kellicottia bostoniensis</i> (Rousselet, 1908)	5, 7, 8, 12, 14–17, 19, 21–24
32	<i>Kellicottia longispina</i> (Kellicott, 1879)	2–6, 8–10, 12–19, 22–24
33	<i>Keratella cochlearis</i> (Gosse, 1851)	1–8, 10–24

Примечание: 1 – р. Мера, 2 – р. Юг, 3 – р. Ширмакша, 4 – р. Троца, 5 – р. Узола, 6 – р. Черная (Заволжье), 7 – р. Черная (Сормово), 8 – р. Пыра, 9 – р. Трестьянка, 10 – р. Жужла, 11 – р. Ока, 12 – р. Везлома, 13 – р. Кудьма, 14 – р. Керженец, 15 – р. Сундовик, 16 – р. Сура, 17 – р. Ветлуга, 18 – р. Большой Цивиль, 19 – р. Свяга, 20 – р. Казанка, 21 – р. Кама, 22 – Горьковское водохранилище, 23 – Чебоксарское водохранилище, 24 – Куйбышевское водохранилище.

№ п/п	Таксон	Водные объекты
34	<i>Keratella cochlearis</i> f. <i>hispida</i> (Lauterborn, 1898)	12, 15, 22, 23
35	<i>Keratella irregularis</i> f. <i>wartmanni</i> (Asper et Heuscher, 1889)	23
36	<i>Keratella mixta</i> (Oparina-Charitonova, 1924)	14
37	<i>Keratella paludosa</i> (Lucks, 1912)	17
38	<i>Keratella quadrata</i> (Müller, 1786)	1–24
39	<i>Keratella quadrata</i> f. <i>frenzeli</i> (Eckstein, 1895)	12, 14, 15, 19, 23
40	<i>Keratella reducta</i> (Huber-Pestalozzi, 1929)	15
41	<i>Keratella tecta</i> (Gosse, 1851)	1–4, 6, 8, 11, 12, 14–19, 22–24
42	<i>Keratella testudo</i> (Ehrenberg, 1832)	5, 7, 9, 10, 12, 14–19, 22, 23
43	<i>Keratella testudo</i> f. <i>gossei</i> Kutikova, 1970	11, 23
44	<i>Keratella tropica</i> (Apstein, 1907)	8, 15–17, 19, 23
45	<i>Keratella valga</i> (Ehrenberg, 1834)	15, 23
46	<i>Notholca acuminata</i> (Ehrenberg, 1832)	14
47	<i>Notholca caudata</i> Carlin, 1943	11
48	<i>Plationus patulus</i> (Müller, 1786)	4, 5, 7, 17
49	<i>Platylas quadricornis</i> (Ehrenberg, 1832)	3, 4, 8–10, 14, 17
Семейство Euchlanidae Ehrenberg, 1838		
50	<i>Beauchampiella eudactylota</i> (Gosse, 1886)	8, 14
51	<i>Euchlanis deflexa</i> (Gosse, 1851)	4, 14,
52	<i>Euchlanis dilatata</i> Ehrenberg, 1832	1, 3–11, 13–19, 22–24
53	<i>Euchlanis dilatata</i> var. <i>lucksiana</i> Hauer, 1930	2, 5, 9, 10, 13, 14, 17, 18, 22, 24
54	<i>Euchlanis incisa</i> Carlin, 1939	4, 8–10
55	<i>Euchlanis lyra</i> Hudson, 1886	14, 22
56	<i>Euchlanis meneta</i> Myers, 1930	3, 5, 6, 8, 14, 15, 19, 22, 23
57	<i>Euchlanis oropha</i> Gosse, 1887	23
Семейство Gastropodidae Harring, 1913		
58	<i>Ascomorpha ecaudis</i> Perty, 1850	24
59	<i>Gastropus hyptopus</i> (Ehrenberg, 1838)	22, 23
60	<i>Gastropus stylifer</i> (Imhof, 1891)	23, 24
Семейство Lecanidae Remane, 1933		
61	<i>Lecane bulla</i> (Gosse, 1851)	1, 3–5, 7, 8, 10, 14, 17, 19, 22
62	<i>Lecane closterocerca</i> (Schmarda, 1859)	9, 24
63	<i>Lecane curvicornis</i> (Murray, 1913)	5
64	<i>Lecane flexilis</i> (Gosse, 1886)	8, 10, 23
65	<i>Lecane hamata</i> (Stokes, 1896)	14, 16, 17
66	<i>Lecane luna</i> (Müller, 1776)	3–5, 7, 8, 10, 13–17, 19, 22, 23
67	<i>Lecane quadridentata</i> (Ehrenberg, 1830)	3, 19
68	<i>Lecane tenuiseta</i> Harring, 1914	13, 23

Примечание: 1 – р. Мера, 2 – р. Юг, 3 – р. Ширмакша, 4 – р. Троца, 5 – р. Узола, 6 – р. Черная (Заволжье), 7 – р. Черная (Сормово), 8 – р. Пыра, 9 – р. Трестьянка, 10 – р. Жужла, 11 – р. Ока, 12 – р. Везлома, 13 – р. Кудьма, 14 – р. Керженец, 15 – р. Сундовик, 16 – р. Сура, 17 – р. Ветлуга, 18 – р. Большой Цивиль, 19 – р. Свяга, 20 – р. Казанка, 21 – р. Кама, 22 – Горьковское водохранилище, 23 – Чебоксарское водохранилище, 24 – Куйбышевское водохранилище.

№ п/п	Таксон	Водные объекты
Семейство Lepadellidae Harring, 1913		
69	<i>Colurella adriatica</i> Ehrenberg, 1831	22, 23
70	<i>Colurella colurus</i> (Ehrenberg, 1830)	24
71	<i>Colurella uncinata</i> (Müller, 1773)	16
72	<i>Lepadella (Lepadella) acuminata</i> (Ehrenberg, 1834)	14, 16
73	<i>Lepadella (Lepadella) patella</i> (Müller, 1773)	14
Семейство Mytilinidae Harring, 1913		
74	<i>Lophocharis oxysternon</i> (Gosse, 1851)	15
75	<i>Lophocharis salpina</i> (Ehrenberg, 1834)	3, 14, 17
76	<i>Mytilina mucronata</i> (Müller, 1773)	1, 14
77	<i>Mytilina ventralis</i> (Ehrenberg, 1830)	1, 3–5, 7–10, 14, 16, 17
Семейство Notommatidae Hudson & Gosse, 1886		
78	<i>Cephalodella auriculata</i> (Müller, 1773)	8
79	<i>Cephalodella gibba</i> (Ehrenberg, 1830)	10, 14, 23
80	<i>Cephalodella megaloccephala</i> (Glascott, 1893)	3–6, 8, 14, 15, 17–19, 22
81	<i>Cephalodella panarista</i> Myers, 1924	15
82	<i>Cephalodella ventripes</i> (Dixon-Nuttall, 1901)	15
83	<i>Eosphora najas</i> Ehrenberg, 1830	17
84	<i>Notommata aurita</i> (Müller, 1786)	10, 14, 15
Семейство Proalidae Harring & Myers, 1924		
85	<i>Proales sigmoidea</i> (Skorikov, 1896)	7
Семейство Synchaetidae Hudson & Gosse, 1886		
86	<i>Ploesoma hudsoni</i> (Imhof, 1891)	2–5, 8, 14–18, 22–24
87	<i>Ploesoma truncatum</i> (Levander, 1894)	5–8, 15, 16, 19, 22–24
88	<i>Polyarthra dolichoptera</i> Idelson, 1925	14, 17, 18, 23
89	<i>Polyarthra euryptera</i> Wierzejski, 1891	3, 9, 12–14, 22, 23
90	<i>Polyarthra longiremis</i> Carlin, 1943	13
91	<i>Polyarthra luminosa</i> Kutikova, 1962	15, 19
92	<i>Polyarthra major</i> Burckhardt, 1900	1–7, 9–19, 21–24
93	<i>Polyarthra remata</i> Skorikov, 1896	1, 3–6, 8, 10–12, 14–20, 22–24
94	<i>Polyarthra vulgaris</i> Carlin, 1943	5–8, 11, 12, 15–19, 22–24
95	<i>Synchaeta kitina</i> Rousselet, 1902	1, 3–8, 10, 12–19, 22–24
96	<i>Synchaeta oblonga</i> Ehrenberg, 1832	4
97	<i>Synchaeta pectinata</i> Ehrenberg, 1832	1–24
Семейство Trichocercidae Harring, 1913		
98	<i>Trichocerca bidens</i> (Lucks, 1912)	22
99	<i>Trichocerca brachyura</i> (Gosse, 1851)	11–23

Примечание: 1 – р. Мера, 2 – р. Юг, 3 – р. Ширмакша, 4 – р. Троца, 5 – р. Узола, 6 – р. Черная (Заволжье), 7 – р. Черная (Сормово), 8 – р. Пыра, 9 – р. Трестьянка, 10 – р. Жужла, 11 – р. Ока, 12 – р. Везлома, 13 – р. Кудьма, 14 – р. Керженец, 15 – р. Сундовик, 16 – р. Сура, 17 – р. Ветлуга, 18 – р. Большой Цивиль, 19 – р. Свяга, 20 – р. Казанка, 21 – р. Кама, 22 – Горьковское водохранилище, 23 – Чебоксарское водохранилище, 24 – Куйбышевское водохранилище.

Продолжение приложения 2

№ п/п	Таксон	Водные объекты
100	<i>Trichocerca capucina</i> (Wierzejski & Zacharias, 1893)	1, 4, 6, 14–19, 22–24
101	<i>Trichocerca cylindrica</i> (Imhof, 1891)	1, 4, 7, 16–20, 22–24
102	<i>Trichocerca elongata</i> (Gosse, 1886)	7, 23
103	<i>Trichocerca longiseta</i> (Schränk, 1802)	4, 19
104	<i>Trichocerca pusilla</i> (Jennings, 1903)	1–7, 11, 13–19, 22–24
105	<i>Trichocerca rattus</i> (Müller, 1776)	7, 14, 17, 19, 24
106	<i>Trichocerca rattus</i> var. <i>carinata</i> Ehrenberg 1830	10
107	<i>Trichocerca rattus</i> var. <i>minor</i> Fedeew, 1925	1, 3, 24
108	<i>Trichocerca similis</i> (Wierzejski, 1893)	1, 3–5, 7, 12, 14–19, 22–24
109	<i>Trichocerca stylata</i> (Gosse, 1851)	3, 8, 11, 14, 16–19, 22, 23
110	<i>Trichocerca taurocephala</i> (Hauer, 1931)	22
111	<i>Trichocerca weberi</i> (Jennings, 1903)	3, 4, 14–17, 19, 22
112	<i>Trichotria pocillum</i> (Müller, 1776)	14
113	<i>Trichotria truncata</i> (Whitelegge, 1889)	4, 5, 7, 11, 13, 15, 17,
Отряд Bdelloidea Hudson, 1884		
Семейство Philodinidae Ehrenberg, 1838		
114	<i>Rotaria rotatoria</i> (Pallas, 1766)	3–7, 14, 15, 17, 19, 20, 22, 23
Отряд Collothecaceae Haring, 1913		
Семейство Collothecidae Haring, 1913		
115	<i>Collotheca pelagica</i> (Rousselet, 1893)	1, 3, 4, 15–19, 22, 23
Отряд Flosculariaceae Haring, 1913		
Семейство Conochilidae Haring, 1913		
116	<i>Conochilus (Conochiloides) coenobasis</i> (Skorikov, 1914)	17, 24
117	<i>Conochilus (Conochilus) hippocrepis</i> (Schränk, 1803)	17
118	<i>Conochilus (Conochilus) unicornis</i> Rousselet, 1892	1, 3, 5, 17–19, 22–24
Семейство Flosculariidae Ehrenberg, 1838		
119	<i>Sinantherina socialis</i> (Linnaeus, 1758)	5, 14
Семейство Hexarthridae Bartos, 1959		
120	<i>Hexarthra fennica</i> (Levander, 1892):	14, 17
121	<i>Hexarthra mira</i> (Hudson, 1871)	1, 4, 10, 14, 16–18, 22
Семейство Testudinellidae Haring, 1913		
122	<i>Pompholyx complanata</i> Gosse, 1851	23
123	<i>Pompholyx sulcata</i> Hudson, 1885	24
124	<i>Testudinella emarginula</i> (Stenroos, 1898)	13
125	<i>Testudinella mucronata</i> (Gosse, 1886)	10, 13
126	<i>Testudinella patina</i> (Hermann, 1783)	1, 3–11, 14–17, 19, 22, 23

Примечание: 1 – р. Мера, 2 – р. Юг, 3 – р. Ширмакша, 4 – р. Троца, 5 – р. Узола, 6 – р. Черная (Заволжье), 7 – р. Черная (Сормово), 8 – р. Пыра, 9 – р. Трестьянка, 10 – р. Жужла, 11 – р. Ока, 12 – р. Везлома, 13 – р. Кудьма, 14 – р. Керженец, 15 – р. Сундовик, 16 – р. Сура, 17 – р. Ветлуга, 18 – р. Большой Цивиль, 19 – р. Свяга, 20 – р. Казанка, 21 – р. Кама, 22 – Горьковское водохранилище, 23 – Чебоксарское водохранилище, 24 – Куйбышевское водохранилище.

№ п/п	Таксон	Водные объекты
Семейство Trochosphaeridae Harring, 1913		
127	<i>Filinia longiseta</i> (Ehrenberg, 1834)	1–5, 7, 9–20, 22–24
128	<i>Filinia terminalis</i> (Plate, 1886)	18, 19
129	<i>Filinia passa</i> (Müller, 1786)	22
Отряд Аномопода Sars, 1865		
Семейство Bosminidae Baird, 1845		
130	<i>Bosmina (Bosmina) longirostris</i> (O.F. Müller, 1776)	1–24
131	<i>Bosmina (Eubosmina) cf. berolinensis</i> Imhof, 1888	12, 18, 23
132	<i>Bosmina (Eubosmina) cf. cederströmi</i> Schödler, 1866	1, 4, 12, 17, 22, 23
133	<i>Bosmina (Eubosmina) cf. crassicornis</i> Lilljeborg, 1887	3, 4, 6, 9, 12, 15–19, 22, 23
134	<i>Bosmina (Eubosmina) cf. gibbera</i> Schoedler, 1863	2, 4, 12, 15, 22, 23
135	<i>Bosmina (Eubosmina) cf. kessleri</i> Uljanin, 1874	23
136	<i>Bosmina (Eubosmina) cf. longicornis</i> Schödler, 1866	12, 13, 23
137	<i>Bosmina (Eubosmina) cf. longispina</i> Leydig, 1860	6–8, 12, 13, 15, 22, 23
138	<i>Bosmina (Eubosmina) coregoni</i> Baird, 1857	1–4, 6, 12, 13, 15–24
139	<i>Bosminopsis zernowi</i> Linko, 1901	1, 14, 16, 17, 20
Семейство Chydoridae Dybowski & Grochowski, 1894		
140	<i>Acroperus angustatus</i> Sars, 1862	7, 10, 14, 17
141	<i>Acroperus harpae</i> (Baird, 1834)	3–7, 10, 12–17, 19, 22, 23
142	<i>Alona guttata</i> Sars, 1862 s.l.	4–6, 14, 17–19, 22, 23
143	<i>Alona intermedia</i> Sars, 1862 s.l.	14, 15, 17, 23
144	<i>Alona quadrangularis</i> (O.F. Müller, 1785)	1, 4–15, 17, 19, 22–24
145	<i>Alonella excisa</i> (Fischer, 1854)	1
146	<i>Alonella exigua</i> (Lilljeborg, 1853)	4, 17, 22
147	<i>Alonella nana</i> (Baird, 1850)	1, 10, 12, 14–16, 20
148	<i>Alonopsis elongata</i> (Sars, 1861)	7
149	<i>Biapertura affinis</i> (Leydig, 1860)	4, 5, 7–10, 13–16, 19, 23, 24
150	<i>Camptocercus lilljeborgi</i> Schödler, 1862	3, 5, 7
151	<i>Camptocercus rectirostris</i> Schödler, 1862	7
152	<i>Chydorus ovalis</i> Kurz, 1875	7, 12
153	<i>Chydorus sphaericus</i> (O.F. Müller, 1776)	1–5, 7–10, 12–24
154	<i>Coronatella (Coronatella) rectangula</i> (Sars, 1861)	1, 3–6, 10, 11, 13–19, 21, 23, 24
155	<i>Disparalona rostrata</i> (Koch, 1841) s.l.	1, 3–8, 10, 11, 14–18, 22–24
156	<i>Flavalona costata</i> (Sars, 1862)	8, 14–17, 23
157	<i>Graptoleberis testudinaria</i> (Fischer, 1851)	4, 5, 7–10, 13–15, 17, 19, 23
158	<i>Kurzia latissima</i> (Kurz, 1875)	4
159	<i>Leydigia (Leydigia) leydigi</i> (Schödler, 1863)	15, 18, 19, 22, 23
160	<i>Leydigia (Neoleydia) acanthocercoides</i> (Fischer, 1854)	19

Примечание: 1 – р. Мера, 2 – р. Юг, 3 – р. Ширмакша, 4 – р. Троца, 5 – р. Узола, 6 – р. Черная (Заволжье), 7 – р. Черная (Сормово), 8 – р. Пыра, 9 – р. Трестьянка, 10 – р. Жужла, 11 – р. Ока, 12 – р. Везлома, 13 – р. Кудьма, 14 – р. Керженец, 15 – р. Сундовик, 16 – р. Сура, 17 – р. Ветлуга, 18 – р. Большой Цивиль, 19 – р. Свияга, 20 – р. Казанка, 21 – р. Кама, 22 – Горьковское водохранилище, 23 – Чебоксарское водохранилище, 24 – Куйбышевское водохранилище.

Продолжение приложения 2

№ п/п	Таксон	Водные объекты
161	<i>Monospilus dispar</i> Sars, 1862	1, 4–8, 10, 12–14, 16, 17, 22–24
162	<i>Oxyurella tenuicaudis</i> (Sars, 1862)	7
163	<i>Paralona pigra</i> (Sars, 1862)	14
164	<i>Phreatalona protzi</i> (Hartwig, 1900)	23
165	<i>Pleuroxus aduncus</i> (Jurine, 1820)	4, 5, 7–10, 13, 15, 17, 18, 24
166	<i>Pleuroxus denticulatus</i> Birge, 1879	7, 8
167	<i>Pleuroxus laevis</i> (Sars, 1862)	4, 10
168	<i>Pleuroxus trigonellus</i> (O.F. Müller, 1785)	7, 10
169	<i>Pleuroxus truncatus</i> (O.F. Müller, 1785)	4, 5, 13–15, 17
170	<i>Pleuroxus uncinatus</i> Baird, 1850	1, 4, 5, 10, 15
171	<i>Pseudochydorus globosus</i> (Baird, 1843)	8, 9, 16, 24
172	<i>Rhynchotalona falcata</i> (Sars, 1862)	17
Семейство Daphniidae Straus, 1820		
173	<i>Ceriodaphnia megops</i> Sars, 1862	22
174	<i>Ceriodaphnia pulchella</i> Sars, 1862 s.l.	4, 5, 14–17, 19, 21–24
175	<i>Ceriodaphnia quadrangula</i> (O.F. Müller, 1785) s.l.	1, 3, 4, 6–8, 10, 12–17, 22, 23
176	<i>Ceriodaphnia reticulata</i> (Jurine, 1820)	15, 17, 18
177	<i>Ceriodaphnia rotunda</i> Sars, 1862	3
178	<i>Daphnia (Daphnia) cristata</i> Sars, 1862	12, 14, 15, 17, 18, 21–24
179	<i>Daphnia (Daphnia) cucullata</i> Sars, 1862	1–5, 9, 11, 13–24
180	<i>Daphnia (Daphnia) galeata</i> Sars, 1863	1–3, 5–9, 11–19, 21–24
181	<i>Daphnia (Daphnia) hyalina</i> Leydig, 1860	15, 17, 23
182	<i>Daphnia (Daphnia) longispina</i> O.F. Müller, 1776 s.l.	17–19, 22, 23
183	<i>Daphnia (Daphnia) pulex</i> (Linnaeus, 1758) s.l.	14
184	<i>Daphnia galeata</i> x <i>Daphnia cucullata</i> гибридная форма	18, 19, 21, 23
185	<i>Scapholeberis mucronata</i> (O.F. Müller, 1776) s.l.	3–5, 8, 13–15, 18
186	<i>Simocephalus (Simocephalus) vetulus</i> (O.F. Müller, 1776)	4, 5, 7, 8, 10, 13–17, 22, 23
Семейство Eurycercidae Kurz, 1875		
187	<i>Eurycercus (Eurycercus) lamellatus</i> (O. F. Müller, 1776)	12, 14, 23
Семейство Ilyocryptidae Smirnov, 1992		
188	<i>Ilyocryptus acutifrons</i> Sars, 1862	14, 22, 23
189	<i>Ilyocryptus agilis</i> Kurz, 1878	1, 4, 5, 8, 13–15, 17, 19, 23
190	<i>Ilyocryptus sordidus</i> (Liévin, 1848)	6, 14
191	<i>Ilyocryptus spinifer</i> Herrick, 1882	3, 5
Семейство Macrothricidae Norman et Brady, 1867		
192	<i>Macrothrix laticornis</i> (Jurine, 1820)	1, 5, 7, 8, 11, 13, 15, 18, 23
Семейство Moinidae Goulden, 1968		
193	<i>Moina brachiata</i> (Jurine, 1820) s.l.	11

Примечание: 1 – р. Мера, 2 – р. Юг, 3 – р. Ширмакша, 4 – р. Троца, 5 – р. Узола, 6 – р. Черная (Заволжье), 7 – р. Черная (Сормово), 8 – р. Пыра, 9 – р. Трестьянка, 10 – р. Жужла, 11 – р. Ока, 12 – р. Везлома, 13 – р. Кудьма, 14 – р. Керженец, 15 – р. Сундовик, 16 – р. Сура, 17 – р. Ветлуга, 18 – р. Большой Цивиль, 19 – р. Свяга, 20 – р. Казанка, 21 – р. Кама, 22 – Горьковское водохранилище, 23 – Чебоксарское водохранилище, 24 – Куйбышевское водохранилище.

№ п/п	Таксон	Водные объекты
194	<i>Moina micrura</i> Kurz, 1875 s.l.	1, 3, 5, 11, 14, 16–20, 22–24
Отряд Ctenopoda Sars, 1865 Семейство Sididae Baird, 1850		
195	<i>Diaphanosoma brachyurum</i> (Liévin 1848) s.str.	1–4, 7, 11–19, 21–23
196	<i>Diaphanosoma orghidani</i> Negrea, 1982	1–5, 11, 12, 14–24
197	<i>Limnosida frontosa</i> Sars, 1862	1–3, 5, 12, 16–19, 21–24
198	<i>Sida crystallina</i> (O.F. Müller, 1776)	3–6, 12–19, 23
Отряд Harpoda Sars, 1865 Семейство Leptodoridae Lilljeborg, 1861		
199	<i>Leptodora kindtii</i> (Focke, 1844)	1–6, 11–24
Отряд Onychopoda Sars, 1865 Семейство Cercopagididae Mordukhai-Boltovskoi, 1968		
200	<i>Bythotrephes brevimanus</i> Lilljeborg, 1901	22–24
201	<i>Bythotrephes cederströmii</i> Schödler, 1877	22–24
202	<i>Bythotrephes brevimanus</i> x <i>Bythotrephes cederströmii</i> гибридная форма	2, 3, 5, 6, 13, 15–19, 21–24
Семейство Polyphemidae Baird, 1845		
203	<i>Polyphemus pediculus</i> (Linnaeus, 1758)	5, 7, 13–18, 22, 23
Отряд Calanoida Sars G.O., 1903 Семейство Diaptomidae Baird, 1850		
204	<i>Eudiaptomus gracilis</i> (Sars G.O., 1863)	1–6, 12, 14–18, 20, 22–24
205	<i>Eudiaptomus graciloides</i> (Lilljeborg, 1888)	5, 6, 12–17, 19, 22–24
206	<i>Leptodiaptomus angustilobus</i> (Sars G.O., 1898)	14
Семейство Pseudodiaptomidae Sars G.O., 1902		
207	<i>Calanipeda aquaedulcis</i> Krichagin, 1873	21, 24
Семейство Temoridae Giesbrecht, 1893		
208	<i>Eurytemora caspica</i> Sukhikh & Alekseev, 2013	16, 19, 21, 24
209	<i>Eurytemora gracilicauda occidentalis</i> Fefilova, 2008	14
210	<i>Eurytemora velox</i> (Lilljeborg, 1853)	2–5, 12–17, 19, 21–24
211	<i>Heterocope appendiculata</i> Sars G.O., 1863	4, 12, 15, 16, 18, 22–24
212	<i>Heterocope caspia</i> Sars G.O., 1897	19, 21, 24
Семейство Cyclopidae Rafinesque, 1815		
213	<i>Acanthocyclops americanus</i> (Marsh, 1893)	1, 3–5, 11, 16–24
214	<i>Acanthocyclops venustus</i> (Norman & Scott T., 1906)	5, 7, 8, 23
215	<i>Acanthocyclops vernalis</i> (Fischer, 1853)	16, 19

Примечание: 1 – р. Мера, 2 – р. Юг, 3 – р. Ширмакша, 4 – р. Троца, 5 – р. Узола, 6 – р. Черная (Заволжье), 7 – р. Черная (Сормово), 8 – р. Пыра, 9 – р. Трестьянка, 10 – р. Жужла, 11 – р. Ока, 12 – р. Везлома, 13 – р. Кудьма, 14 – р. Керженец, 15 – р. Сундовик, 16 – р. Сура, 17 – р. Ветлуга, 18 – р. Большой Цивиль, 19 – р. Свяга, 20 – р. Казанка, 21 – р. Кама, 22 – Горьковское водохранилище, 23 – Чебоксарское водохранилище, 24 – Куйбышевское водохранилище.

№ п/п	Таксон	Водные объекты
216	<i>Cyclops abyssorum</i> Sars G.O., 1863	12, 15, 16, 22, 23
217	<i>Cyclops kolensis</i> Lilljeborg, 1901	12, 16, 23
218	<i>Cyclops strenuus</i> Fischer, 1851	2, 4, 5, 10, 14, 16–18, 22–24
219	<i>Cyclops vicinus</i> Uljanin, 1875	1, 3, 5, 7, 11–20, 22–24
220	<i>Eucyclops macrurus</i> (Sars G.O., 1863)	17, 18
221	<i>Eucyclops serrulatus</i> (Fischer, 1851)	1, 3, 5, 9, 13–17, 19, 20, 23
222	<i>Macrocyclus albidus</i> (Jurine, 1820)	5, 12, 14, 17, 19, 23
223	<i>Macrocyclus fuscus</i> (Jurine, 1820)	16, 23
224	<i>Megacyclus viridis</i> (Jurine, 1820)	9, 17, 22, 23
225	<i>Mesocyclus leuckarti</i> (Claus, 1857)	1–9, 11–24
226	<i>Metacyclus gracilis</i> (Lilljeborg, 1853)	23
227	<i>Microcyclus varicans</i> (Sars G.O., 1863)	19
228	<i>Paracyclus affinis</i> (Sars G.O., 1863)	15, 18, 23
229	<i>Paracyclus fimbriatus</i> (Fischer, 1853)	1, 12, 16, 17, 23
230	<i>Paracyclus poppei</i> (Rehberg, 1880)	9
231	<i>Thermocyclus crassus</i> (Fischer, 1853)	1, 3–5, 12, 14–19, 21–24
232	<i>Thermocyclus oithonoides</i> (Sars G.O., 1863)	1–4, 6–8, 10–24
233	<i>Thermocyclus taihokuensis</i> Harada, 1931	16–19, 24
234	<i>Thermocyclus vermifer</i> Lindberg, 1935	1, 22

Примечание: 1 – р. Мера, 2 – р. Юг, 3 – р. Ширмакша, 4 – р. Троца, 5 – р. Узола, 6 – р. Черная (Заволжье), 7 – р. Черная (Сормово), 8 – р. Пыра, 9 – р. Трестьянка, 10 – р. Жужла, 11 – р. Ока, 12 – р. Везлома, 13 – р. Кудьма, 14 – р. Керженец, 15 – р. Сундовик, 16 – р. Сура, 17 – р. Ветлуга, 18 – р. Большой Цивиль, 19 – р. Свяга, 20 – р. Казанка, 21 – р. Кама, 22 – Горьковское водохранилище, 23 – Чебоксарское водохранилище, 24 – Куйбышевское водохранилище.



Eurytemora gracilicauda occidentalis Fefilova, 2008: 1 – внешний вид;
2 – фурка дорсально; 3 – P5 самца.