

КОЛЕСНИКОВ АНТОН АЛЕКСАНДРОВИЧ

**ДИНАМИКА ВИДОВОЙ СТРУКТУРЫ ЗООПЛАНКТОЦЕНОЗОВ
ГОРЬКОВСКОГО И ЧЕБОКСАРСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩ И ИХ ПРИТОКОВ
С УЧЕТОМ ПОКАЗАТЕЛЕЙ СМЕРТНОСТИ ЗООПЛАНКТОНА
В УСЛОВИЯХ АНТРОПОГЕННОГО ВОЗДЕЙСТВИЯ**

1.5.15. Экология (биологические науки)

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Нижний Новгород

2026

Работа выполнена на кафедре экологии Института биологии и биомедицины Федерального государственного автономного образовательного учреждения высшего образования «Национальный исследовательский Нижегородский государственный университет им. Н.И. Лобачевского» (ННГУ им. Н.И. Лобачевского).

Научный руководитель:

доктор биологических наук, профессор, профессор кафедры экологии Института биологии и биомедицины ФГАОУ ВО «Национальный исследовательский Нижегородский государственный университет им. Н.И. Лобачевского»

Шурганова Галина Васильевна

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук, профессор, член-корреспондент РАН, директор ФГБУН «Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина Российской академии наук» (пос. Борок)

Крылов Александр Витальевич

кандидат биологических наук, доцент кафедры медицинской биологии с курсом микробиологии и вирусологии ФГБОУ ВО «Чувашский государственный университет имени И.Н. Ульянова» (г. Чебоксары)

Подшивалина Валентина Николаевна

Ведущая организация:

Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования «Калининградский государственный технический университет» (г. Калининград)

Защита диссертации состоится «___» _____ 2026 г. в _____ часов на заседании диссертационного совета 24.2.340.05 при Национальном исследовательском Нижегородском государственном университете им. Н.И. Лобачевского по адресу: 603022 г. Нижний Новгород, пр. Гагарина, 23, Институт биологии и биомедицины.

Email: dis212.166.12@gmail.com

Факс: (831) 462-30-85

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке и на сайте Национального исследовательского Нижегородского государственного университета им. Н.И. Лобачевского по адресу: <https://diss.unn.ru/files/2026/1686/diss-Kolesnikov-1686.pdf>, с авторефератом – в сети Интернет на сайте ВАК России по адресу: <https://vak.minobrnauki.gov.ru>.

Автореферат разослан «___» _____ 2026 г.

Ученый секретарь диссертационного совета,
кандидат биологических наук



Д.Е. Гаврилко

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность исследования. Выявление закономерностей динамики структурной организации планктонных сообществ под действием природных и антропогенных факторов разнотипных водоемов и водотоков – одна из фундаментальных задач современной экологии. Межгодовая динамика и пространственная неоднородность структурных показателей зоопланктонных сообществ водохранилищ определяются взаимодействием естественной сукцессии, гидродинамического режима и комплекса антропогенных факторов (Авакян и др., 1987; Эдельштейн, 1998; Шурганова, 2007; Лазарева, 2010 и др.).

Одной из ключевых методологических проблем при исследовании зоопланктона является дифференциация организмов на живых и мертвых. Ряд исследований показал, что в толще воды может находиться значительное количество мертвых беспозвоночных без видимых признаков разложения, которые при стандартной камеральной обработке проб учитываются как живые (Дубовская, 1987; Гладышев, 1993; Смельская, 1995; Дубовская и др., 1999; Семенова, 2010; Tang et al., 2014). Особенно велика доля мертвой фракции в водоемах, подверженных антропогенной нагрузке (Гладышев, 1993; Смельская, 1994, 1995; Tang et al., 2014).

Учет мертвых организмов, утративших свои жизненные функции и создающих иллюзию высокой численности и биомассы зоопланктона в составе сообщества, может искажать оценку его продуктивности, функционального состояния и качества воды по индикаторным организмам и индексам, основанным на структурных характеристиках зоопланктона (Андроникова, 1996). В связи с этим учет доли мертвой фракции рассматривается рядом авторов как перспективный показатель состояния водоема при экологическом мониторинге (Дубовская и др., 1999; Щука, 2002).

Анализ результатов работ как отечественных, так и зарубежных исследователей показал, что до настоящего времени не выявлены закономерности межгодовой и пространственной динамики показателей не связанной с хищничеством смертности зоопланктона планктонных сообществ, не дана количественная оценка воздействия антропогенных факторов, влияющих на видовую структуру сообществ с учетом показателей смертности зоопланктона, не выявлена избирательная уязвимость отдельных таксономических групп зоопланктона. Решение этих проблем представляется нам актуальным.

Особую актуальность изучение смертности зоопланктона приобретает для водохранилищ бассейна Средней Волги – густонаселенного региона Российской Федерации с большим количеством промышленных и сельскохозяйственных предприятий на территории водосбора (Минеева, 2004; Сигарева и др., 2004; Корнева, 2015; Rivers of Europe, 2022; Tereshina et al., 2025 и др.). Интенсивное использование Горьковского и Чебоксарского водохранилищ, испытывающих многокомпонентную антропогенную нагрузку, сопровождается изменением гидродинамического режима, возрастанием мутности воды при дноуглубительных и берегоукрепительных работах, а также поступлением сточных вод (Минеева, 2004; Шурганова, 2007; Гелашвили и др., 2012; Морева и др., 2014; Корнева, 2015; Логинов, Гелашвили, 2016; Охупкин и др., 2016; Mineeva et al., 2021; Molkov et al., 2023 и др.).

Пространственное размещение и перестройки видовой структуры сообществ зоопланктона Горьковского и, особенно, Чебоксарского водохранилища исследованы достаточно подробно (Шурганова, 2007; Кудрин, 2016; Лазарева и др., 2018; Shurganova et al., 2025 и др.). Однако пространственно-временная динамика показателей не связанной с хищничеством смертности зоопланктона в связи с различными формами антропогенного воздействия до настоящего времени оставалась практически неизученной.

Таким образом, актуальность исследования определяется необходимостью выявления закономерностей пространственно-временной динамики видовой структуры с учетом показателей смертности зоопланктона, установления ее связи с основными факторами

антропогенного воздействия и определения возможностей использования показателей смертности для оценки экологического состояния водохранилищ Средней Волги.

Цель настоящей работы: на основе анализа видовой структуры зоопланктоценозов и показателей смертности зоопланктона Горьковского и Чебоксарского водохранилищ выявить закономерности их динамики при воздействии антропогенных факторов.

Задачи:

1. Идентифицировать видовой состав зоопланктона Горьковского и Чебоксарского водохранилищ и их притоков, определить его экологическую приуроченность.
2. Выделить основные зоопланктоценозы водохранилищ и их пространственное размещение. Дать количественную оценку меры воздействия факторов, определяющих показатели видовой структуры сообществ зоопланктона в пространственно-временном аспекте.
3. Провести анализ межгодовой и пространственной динамики показателей смертности зоопланктона выделенных планктонных сообществ.
4. Выявить влияние Нижегородской ГЭС и скорости течения воды на видовую структуру сообществ и показатели смертности зоопланктона.
5. Оценить показатель смертности зоопланктона как индикатора воздействия повышенной мутности воды и загрязненных сточных вод.

Научная новизна и теоретическая значимость исследования

Внесен вклад в решение фундаментальной проблемы соотношения континуальности и дискретности в организации сообществ гидробионтов: на основе результатов проведенных исследований показано, что пространственная структура сообществ зоопланктона водохранилищ имеет дискретный характер с устойчивым воспроизведением выделенных ценозов в межгодовом аспекте. Выявлены факторы, детерминирующие эту структуру, что дополняет теоретические представления о факторной организации планктонных сообществ в регулируемых речных экосистемах.

Впервые выделен и описан приплотинный зоопланктоценоз озерной части Горьковского водохранилища, являющийся самостоятельной структурной единицей. Ведущим фактором, определяющим выделение приплотинного зоопланктоценоза, является скорость течения. Полученные результаты расширяют фундаментальные представления о механизмах формирования и функционирования зоопланктоценозов равнинных водохранилищ в условиях комплексного антропогенного воздействия.

Впервые для Горьковского и Чебоксарского водохранилищ с применением метода прижизненного окрашивания проведена комплексная количественная оценка не связанной с хищничеством смертности зоопланктона в условиях антропогенной нагрузки. Впервые установлен четкий пространственный градиент показателей смертности зоопланктона, возрастающий от озерного плеса Горьковского водохранилища к зоне речной гидравлики Чебоксарского водохранилища.

Развиты теоретические представления о селективности антропогенного стресса: установлено, что реакция разных таксономических групп зоопланктона на гидравлическое, механическое и токсическое воздействие подчиняется единой закономерности – высокой уязвимости крупных ветвистоусых ракообразных и толерантности коловраток. Это позволяет прогнозировать направленность сукцессионных изменений в сообществах при разных типах антропогенного воздействия.

Впервые показано, что показатель смертности, рассчитанный по биомассе планктонных ракообразных по сравнению с традиционными показателями количественного развития зоопланктона, является более информативным индикатором гидравлического воздействия на зоопланктон, обусловленным прохождением водных масс через агрегаты Нижегородской ГЭС и повышенной скоростью течения, а также воздействием повышенной мутности воды при дноуглубительных и берегоукрепительных работах и загрязненных сточных вод по сравнению с традиционными показателями численности и биомассы,

поскольку показывает избирательную уязвимость отдельных таксономических групп зоопланктоценоза, недостижимую традиционными методами анализа.

Результаты работы имеют значение для расширения представлений о механизмах антропогенного воздействия на планктонные сообщества для прогнозирования направленности сукцессионных перестроек в зоопланктонных сообществах, а также для развития теоретических основ биоиндикации и мониторинга водохранилищ Волжского каскада.

Практическая значимость работы. Результаты оценки показателей смертности зоопланктона водохранилищ Средней Волги могут внести вклад в решение ряда практических задач: создание научных основ экологического мониторинга водных объектов в условиях комплексного антропогенного воздействия, разработку системы раннего обнаружения стрессовых состояний гидробиоценозов, совершенствование методов оценки эффективности природоохранных мероприятий.

Недоучет мертвых особей при стандартной камеральной обработке проб приводит к существенному искажению оценок кормовой базы рыб и способности водоема к самоочищению, поскольку погибшие организмы, учитываемые как живые, создают иллюзию высокой продуктивности, не участвуя в продуцировании вторичного органического вещества и процессах биофильтрации. Применение метода прижизненного окрашивания зоопланктона позволяет устранить указанные искажения. Полученные результаты позволяют обосновать целесообразность включения показателей смертности зоопланктона в программы экологического мониторинга водохранилищ Волжского каскада.

Полученные количественные данные о смертности зоопланктона могут быть использованы в качестве контрольных значений при оценке степени экологического неблагополучия водных объектов. Разработанные подходы могут применяться при экологическом надзоре, оценке ущерба водным биологическим ресурсам и лицензировании хозяйственной деятельности.

Материалы диссертации могут быть включены в курсы лекций и учебные пособия по направлению Экология и природопользование в вузах РФ.

Соответствие паспорту специальности. Результаты проведенного исследования соответствуют шифру специальности 1.5.15. Экология (биологические науки), конкретно области исследования – экология сообществ, биоценология, состав, структура, динамика, факторы формирования и регуляция сообществ.

Положения, выносимые на защиту.

1. Приплотинный зоопланктоценоз озерной части Горьковского водохранилища является впервые выделенной и описанной самостоятельной структурной единицей, отличающейся от ранее охарактеризованного озерного зоопланктоценоза. Ведущим фактором, определяющим выделение приплотинного зоопланктоценоза, является скорость течения.

2. Показатель смертности, рассчитанный по биомассе планктонных ракообразных по сравнению с традиционными показателями количественного развития зоопланктона, является более информативным индикатором гидравлического воздействия на зоопланктон, обусловленного прохождением водных масс через агрегаты Нижегородской ГЭС и повышенной скоростью течения, вызывающим селективную гибель крупных ракообразных при относительной устойчивости коловраток.

3. Показатели смертности зоопланктона, определяемые методом прижизненного окрашивания, позволяют демонстрировать избирательную уязвимость отдельных таксономических групп зоопланктоценоза, недостижимую традиционными методами анализа численности и биомассы, и являются более адекватными биоиндикаторами воздействия повышенной мутности воды при дноуглубительных и берегоукрепительных работах, а также при воздействии загрязненных сточных вод.

Апробация результатов работы. Основные результаты и положения диссертации были доложены и обсуждены на следующих **международных конференциях и**

конференциях с международным участием: Биосистемы: организация, поведение, управление (Нижний Новгород, 2022, 2023, 2024, 2025); «Чтения памяти В.И. Жадина» (Санкт-Петербург, 2022); Актуальные проблемы изучения ракообразных: Четвертая Всероссийская научно-практическая конференция с международным участием (Севастополь, 2024); 13-й съезд Гидробиологического общества при Российской академии наук, посвященный 300-летию Российской академии наук, Десятилетию науки и технологий в России и 5-летию Архангельского отделения ГБО при РАН (Архангельск, 2024); **всероссийских конференциях:** Проблемы экологии Волжского бассейна (Нижний Новгород, 2023, 2024, 2025); Биология внутренних вод. Перспективы и проблемы современной гидробиологии: XVII Всероссийская научная конференция молодых ученых, посвященная 300-летию Российской академии наук, 170-летию со дня рождения Н.А. Морозова и 130-летию со дня рождения И.Д. Папанина (Борок, 2024).

Личный вклад автора в работу. Диссертационная работа основана на результатах собственных пятилетних исследований (2021-2025 гг.) зоопланктона Горьковского и Чебоксарского водохранилищ и их притоков, которые были выполнены лично автором в составе экспедиций. На протяжении 3 лет (2021-2023) автор принимал непосредственное участие в сборе и обработке материала в рамках программы стратегического академического лидерства «Приоритет-2030» Министерства науки и высшего образования Российской Федерации. На протяжении 3 лет (2023-2025 гг.) автор принимал непосредственное участие в сборе и обработке материала в рамках грантовых экспедиций Русского географического общества «Плавучий университет Волжского бассейна 2023-2025 гг.». Автором обоснована актуальность темы диссертации, поставлена цель и задачи исследования, сделаны обобщения и выводы.

Публикации. По теме диссертационной работы опубликовано 16 научных работ, в том числе 4 статьи в ведущих рецензируемых изданиях, рекомендованных ВАК, 12 материалов и тезисов докладов на международных и всероссийских конференциях.

Структура и объем работы. Диссертационная работа включает введение, 5 глав, заключение, выводы, список литературы (239 источников, в том числе 88 зарубежных), приложение. Диссертация изложена на 205 страницах, проиллюстрирована 21 таблицей и 36 рисунками. Приложение включает табличный материал (1 таблица) и полный список опубликованных работ.

Благодарности.

Автор выражает искреннюю благодарность за неоценимую поддержку, внимательное, чуткое руководство и наставления своему научному руководителю и учителю д.б.н. Г.В. Шургановой. Автор выражает глубокую признательность за мудрые советы и ценные замечания д.б.н. Д.Б. Гелашвили; за поддержку, консультации и конструктивную критику д.б.н. В.Н. Якимову. Автор также выражает признательность за всестороннюю помощь и поддержку своим коллегам: к.б.н. И.А. Кудрину, к.б.н. Д.Е. Гаврилко, к.б.н. В.С. Жихареву, к.б.н. Т.В. Золотаревой; преподавателям и сотрудникам кафедры экологии ННГУ. Автор выражает благодарность за ценные советы, поддержку, полезные замечания к.б.н. А.С. Семеновой и А.В. Моисееву; за помощь в отборе проб А.А. Ревухину, Д.В. Мушакову, Е.А. Саранцеву, Д.А. Журовой, А.В. Бугрову. Отдельные слова благодарности автор выражает за проявленный интерес к работе и помощь в отборе проб к.ф.-м.н. А.А. Молькову, д.т.н. Е.Ю. Чебану и команде теплохода «Петр Андрианов».

ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

В главе 1 приведен обзор результатов исследований многолетней динамики видовой структуры зоопланктонных сообществ водохранилищ под влиянием природных и антропогенных факторов и продолжающихся активных динамических процессов в экосистемах водохранилищ. Обобщены представления о многолетней динамике и пространственной неоднородности видовой структуры зоопланктонных сообществ водохранилищ, определяющихся взаимодействием естественной сукцессии, специфического уровня и гидродинамического режима и комплекса антропогенных факторов – от эвтрофирования и поступления загрязняющих веществ до биологических инвазий, регулирования уровня режима, сработок воды при эксплуатации гидроузлов, судоходства, дноуглубительных и других гидротехнических работ. Сделано заключение, что для крупных равнинных водохранилищ, таких как Горьковское и Чебоксарское, эта совокупность процессов формирует выраженную продольную и межгодовую неоднородность условий, определяющих динамику видовой структуры сообществ зоопланктона.

Приведен анализ литературных источников, показывающих, что доля мертвых особей зоопланктона в составе сообществ представляет собой информативный интегральный показатель, чувствительность которого к комплексу биотических, абиотических природных и антропогенных стрессовых факторов подтверждена для водоемов разного типа и трофического статуса.

ГЛАВА 2. ЛИМНОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ВОДОХРАНИЛИЩ

В главе 2 приведены общие сведения о районе проведения работ и исследованных водных объектах бассейна Средней Волги: Горьковском и Чебоксарском водохранилищах, а также устьевых областях их притоков (рр. Санахта, Трота, Юг, Белая, Ока, Керженец, Сундовик, Сура). Проведенное сопоставление морфометрических, гидрологических характеристик двух водохранилищ, а также антропогенного воздействия, позволяет рассматривать эти водоемы как взаимодополняющие объекты для оценки воздействия основных факторов, определяющих показатели видовой структуры зоопланктоценозов и смертности зоопланктона.

ГЛАВА 3. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Материалом для настоящей работы послужили пробы зоопланктона, отобранные в 2021-2025 гг. на акваториях двух равнинных водохранилищ Средней Волги – Горьковского и Чебоксарского и в устьевых участках их притоков: рр. Санахта, Трота, Юг, Белая, Ока, Керженец, Сундовик, Сура (рисунок 1). За период исследования была собрана и обработана 621 количественная проба зоопланктона. Отбор проб на акваториях водохранилищ и их притоков проводился в период летней межени (конец июля-начало августа) 2023-2025 гг. Исследование влияния антропогенных факторов на видовую структуру и смертность зоопланктона осуществлялось с 2021 по 2025 гг.

Тотальные ловы зоопланктона по всей толще воды от дна до поверхности выполняли планктонной сетью Джели с мельничным газом с размером ячеей 70 мкм и вертикальной моделью планктобатометра Ван-Дорна. Фиксацию проб выполняли 40 %-ным формалином.

Для оценки показателей смертности зоопланктона использовался метод прижизненного окрашивания проб анилиновым голубым, позволяющий надежно дифференцировать живые и мертвые организмы (Dubovskaya et al., 2003; Bickel et al., 2008; Семенова, 2010). Для окрашивания зоопланктона использовали 7,5 %-ный раствор водорастворимого анилинового голубого ($C_{37}H_{27}N_3Na_2O_9S_3$), приготовленный из 7,5 г красителя и 92,5 мл дистиллированной воды. Раствор хранили в темном прохладном месте. Сконцентрированный зоопланктон помещали в плексигласовый стаканчик с сетчатым дном

из газа №70 и выдерживали в растворе красителя в течение 15 минут (Seepersad, Strippen, 1978; Дубовская, 2008; Семенова, 2010; Методы..., 2024).

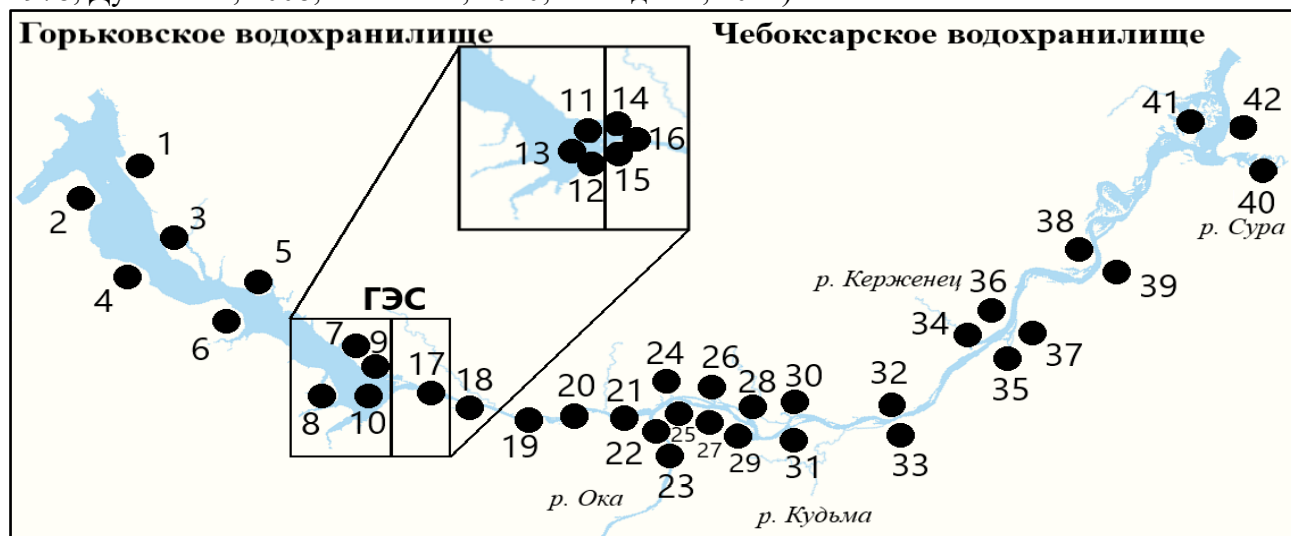


Рисунок 1. Схема расположения станций отбора проб зоопланктона на акваториях Горьковского и Чебоксарского в-щ и их притоков: 1,2 – г. Юрьевец; 3,4 – п. Сокольское; 5,6 – г. Пучеж; 7,8 – г. Чкаловск; 9,10 – приплотинный плес Горьковского в-ща; 11,12,13 – верхний бьеф Нижегородской ГЭС; 14,15,16 – нижний бьеф Нижегородской ГЭС; 17 – г. Городец; 18 – выше г. Балахна; 19 – ниже г. Балахна; 20 – п. Большое Козино; 21 – Сормово, г. Нижний Новгород; 22 – р. Ока (Канавинский мост); 23 – р. Ока (Моликовский мост); 24,25 – г. Нижний Новгород; 26,27 – Артемовские луга; 28,29 – выше г. Кстово; 30,31 – ниже г. Кстово; 32,33 – п. Работки; 34 – устье р. Керженец; 35 – устье р. Сундовик; 36,37 – г. Лысково; 38,39 – г. Кременки; 40 – устье р. Сура; 41,42 – п. Васильсурск.

Камеральную обработку проб проводили по общепринятым в практике гидробиологических исследований счетно-весовому методу (Методы ..., 2024) на базе Научно-исследовательской лаборатории водных экосистем кафедры экологии ИББМ ННГУ им. Н.И. Лобачевского, а также в лаборатории отдела гидробиологии Нижегородского филиала ГНЦ РФ ФГБНУ «ВНИРО». Видовой состав зоопланктона идентифицировали по определителям и специализированным таксономическим руководствам (Коровчинский, 2004; Kotov, Štifter, 2006; Определитель..., 2010; Hudec, 2010; Kotov, Bekker, 2016; Коровчинский и др., 2021). В работе применяли стереомикроскоп Zeiss Stemi 2000C (Carl Zeiss Microscopy, Germany) и световой микроскоп Olympus CX43 (Olympus Corporation, Japan).

Одновременно со сбором зоопланктона на станциях фиксировали ряд параметров среды: прозрачность воды оценивали диском Секки; температуру, электропроводность и pH – гидрохимическим зондом YSI Pro1030 (YSI Inc., USA); концентрацию растворенного кислорода – зондом YSI ProDO (YSI Inc., USA); содержание хлорофилла-а, фикоцианина и мутность – зондом YSI ProDSS (YSI Inc., USA); скорость течения – гидрометрической микровертушкой ГМЦМ-1 и эхолотом «GarminEtrex 20».

Пространственную структуру сообществ анализировали с применением методов многомерной статистики и ординации. Для определения значимых различий видовой структуры зоопланктона и оценки влияния факторов среды использовали анализ избыточности (RDA, redundancy analysis), относящийся к методам канонической ординации (Rao, 1964; Legendre, Legendre, 1998; Шитиков, Розенберг, 2013). Метод позволяет выявить основные направления пространственной дифференциации сообществ и определить долю изменчивости видовой структуры, объясняемую комплексом факторов среды. Результаты представляли в виде ординационных диаграмм, на которых отображалось распределение проб, видов и экологических факторов. Статистические расчеты выполняли в среде R (R Core..., 2020), а также с применением программы Excel.

ГЛАВА 4. ПРОСТРАНСТВЕННО-ВРЕМЕННАЯ ДИНАМИКА И ВИДОВАЯ СТРУКТУРА ЗООПЛАНКТОЦЕНОЗОВ ИССЛЕДУЕМЫХ ВОДОХРАНИЛИЩ

4.1. Видовой состав зоопланктона исследованных водохранилищ и оценка его экологической приуроченности

В составе зоопланктона исследованных акваторий Горьковского и Чебоксарского водохранилищ и их притоков идентифицировано 188 видов зоопланктонных организмов. Из них 99 видов (52,7 %) принадлежали к коловраткам (Rotifera), 63 вида (33,5 %) – к ветвистоусым ракообразным (Cladocera), 26 видов (13,8 %) – к веслоногим ракообразным (Copepoda). Большая часть обнаруженных видов является космополитами (Segers, 2007; Boxshall, Defaye, 2010; Kotov et al., 2013).

Наблюдения позволили идентифицировать в зоопланктоне изученных водных объектов 7 чужеродных видов, среди которых наибольшей встречаемостью (по 70 %) характеризовались два вида – понто-каспийский веслоногий рачок *Eurytemora velox* и североамериканский веслоногий рачок *Acanthocyclops americanus*; реже отмечались еще два вселенца – тропический вид *Keratella tropica*, активно расселяющийся в умеренные широты (50 %) и североамериканская коловратка *Kellicottia bostoniensis* (40 %). Доля чужеродной фауны в общем видовом богатстве зоопланктона исследованных водных объектов в большинстве случаев не превышала 4,4 %. Максимальное число чужеродных видов отмечено в р. Сура.

Основу видового состава сообществ составляли представители, широко распространенные в водоемах бассейна Средней Волги. В водохранилищах и крупных реках преобладали облигатно-планктонные виды, связанные с открытой пелагической зоной и способные существовать в условиях относительно стабильной водной толщи. В малых реках с развитой макрофитной растительностью возрастала роль фитофильных видов, приуроченных к зарослям водной растительности и участкам с меньшей скоростью течения.

4.2. Основные зоопланктоценозы исследуемых водохранилищ и их пространственное размещение. Количественная оценка воздействия факторов, определяющих показатели видовой структуры зоопланктона в пространственно-временном аспекте

Вопрос пространственного размещения сообществ гидробионтов водохранилищ, в частности зоопланктона, остается актуальным. Выделение планктонных сообществ водохранилищ и занимаемых ими акваторий имеет важное значение, поскольку объединение в один массив проб, принадлежащих разным сообществам, может существенно искажать представления об их видовой структуре и динамике развития (Шурганова, 2007; Шурганова, Черепенников, 2011; Shurganova et al., 2025 и др.). В условиях каскадного расположения водохранилищ с чередованием озерных и речных участков и наличием антропогенного воздействия актуальной задачей становится выявление устойчивых пространственных группировок зоопланктона (зоопланктоценозов) и количественная оценка вклада факторов окружающей среды в их дифференциацию.

Для объективного районирования акватории, выделения статистически обоснованных зоопланктоценозов и оценки вклада абиотических факторов в их обособление на основе численности видов зоопланктона применяли анализ избыточности (RDA) (Глава 3). Анализ проводили отдельно для каждого года наблюдений (2023-2025), что позволило оценить как устойчивость пространственной структуры, так и межгодовую динамику определяющих ее факторов (планктонные сообщества Горьковского и Чебоксарского в-щ выделялись по видовой структуре живых и мертвых особей).

Ординационный анализ показал значительное сходство пространственной структуры зоопланктона в течение трехлетнего периода наблюдений. Полные модели RDA объясняли от 30,8 % изменчивости видовой структуры в 2023 г. до 55,6 % в 2025 г. Во все годы исследований наблюдалось выделение четырех кластеров (рисунок 2). Наибольший статистически значимый вклад в дифференциацию сообществ вносили электропроводность,

мутность и скорость течения, меньший вклад вносили растворенный в воде кислород и фикоцианин.

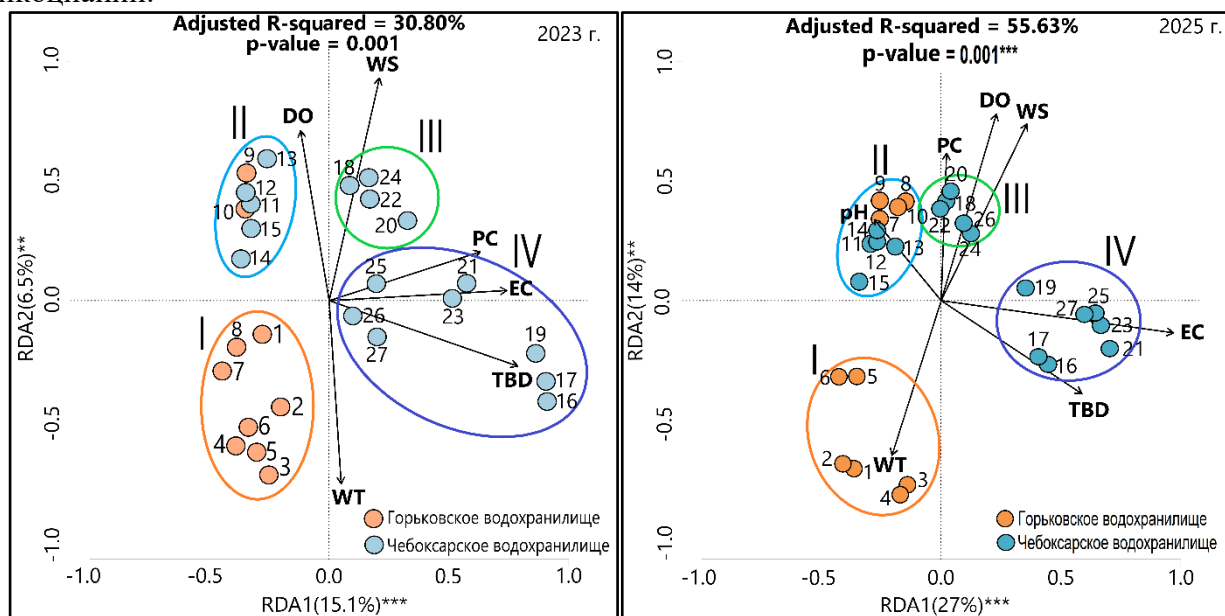


Рисунок 2. Ординационная диаграмма станций отбора проб зоопланктона Горьковского и Чебоксарского в-щ и их связь с факторами среды (WS – скорость течения; DO – содержание растворенного кислорода в воде; TBD – мутность; PC – содержание фикоцианина; EC – электропроводность; WT – температура воды; pH – водородный показатель) в 2023 и 2025 гг. Кластер I (оранжевый): станции 1-6. Кластер II (голубой): станции 7-15. Кластер III (зеленый): станции 18, 20, 22, 24, 26. Кластер IV (синий): станции 16, 17, 19, 21, 23, 25, 27.

Кластер II включает станции, расположенные по обе стороны от плотины Нижегородской ГЭС: приплотинный участок Горьковского водохранилища (станции 7-10) и зону речной гидравлики Чебоксарского водохранилища (станции 11-15). Поскольку акватория, которую занимает этот кластер, разделена физической преградой – плотиной Нижегородской ГЭС, экологическая интерпретация требует разделения этого кластера на 2 планктонных сообщества: приплотинный зоопланктоценоз Горьковского водохранилища и зоопланктоценоз зоны речной гидравлики Чебоксарского водохранилища, характеризующиеся сходной видовой структурой, но разными экологическими условиями функционирования.

В результате предыдущих исследований (Шурганова, Черепенников, 2006; Шурганова, 2007 и др.) показано существование лимнофильного озерного зоопланктоценоза Горьковского водохранилища. Более подробные исследования скоростей течения в пределах акватории этого ценоза (2023-2025 гг.) позволили нам установить существование лимнофильного приплотинного ценоза с отличающейся от озерного ценоза видовой структурой. На построенной ординационной диаграмме (рисунок 3) отчетливо выделились две пространственные группировки станций, соответствующие озерному и приплотинному участкам. Наибольший статистически значимый вклад в пространственную вариацию видовой структуры зоопланктона Горьковского водохранилища вносила скорость течения (21,5 %).

Таким образом, приплотинный зоопланктоценоз озерной части Горьковского водохранилища является впервые выделенной и описанной самостоятельной структурной единицей, отличающейся от ранее охарактеризованного озерного зоопланктоценоза. Ведущим фактором, определяющим выделение приплотинного зоопланктоценоза, является скорость течения.

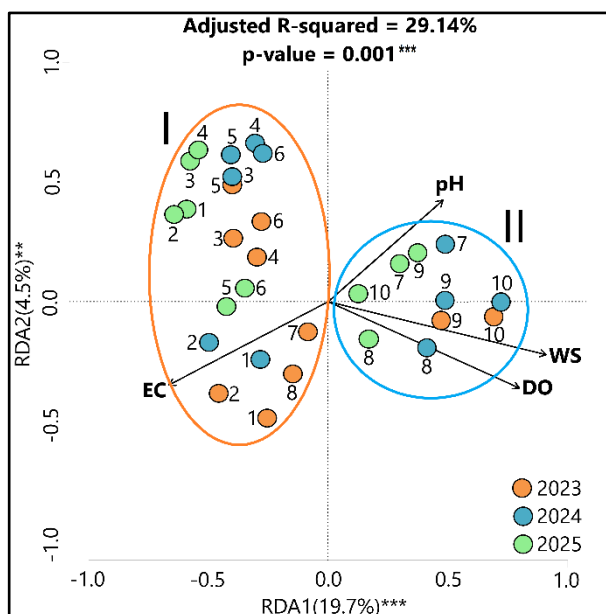


Рисунок 3. Ординационная диаграмма станций отбора проб зоопланктона Горьковского в-ща и их связь с факторами среды в 2023-2025 гг. Кластер I (оранжевый) – озерный участок Горьковского в-ща. Кластер II (голубой) – приплотинный участок Горьковского в-ща.

Итоговая схема районирования исследованной акватории с выделением пяти кластеров (зоопланктоценозов) представлена на рисунке 4.

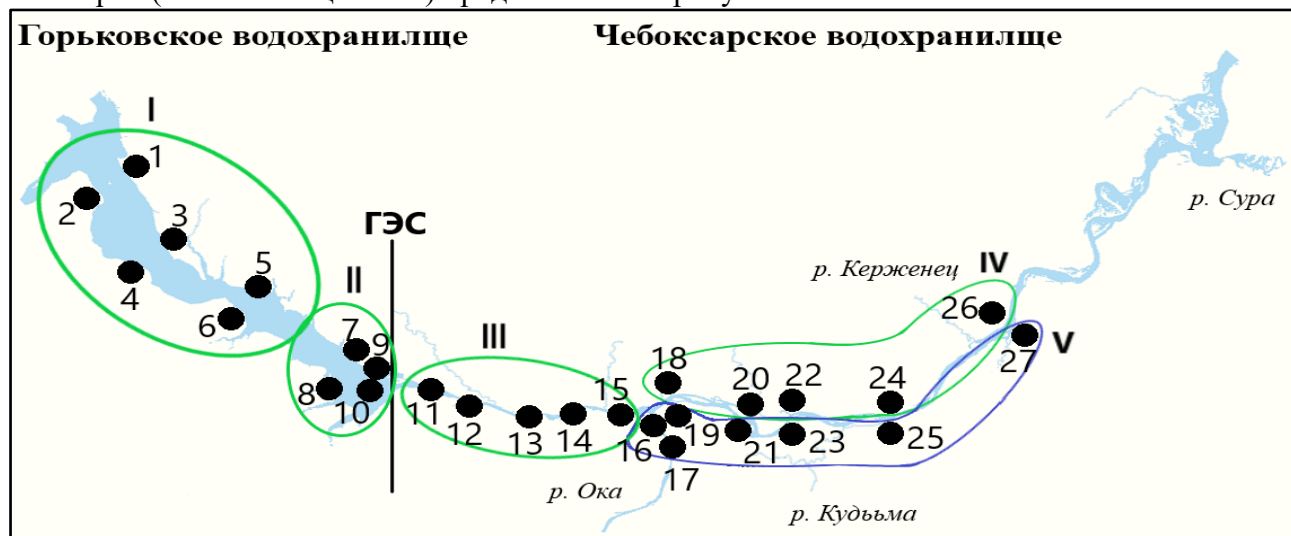


Рисунок 4. Основные планктонные сообщества Горьковского и Чебоксарского в-щ (выделенные по видовой структуре живых и мертвых особей) и занимаемые ими акватории в 2023-2025 гг.: озерный зоопланктоценоз Горьковского в-ща (кластер I), приплотинный зоопланктоценоз Горьковского в-ща (кластер II), зоопланктоценоз зоны речной гидравлики Чебоксарского в-ща (кластер III), левобережный речной зоопланктоценоз Чебоксарского в-ща (кластер IV) и правобережный речной зоопланктоценоз Чебоксарского в-ща (кластер V).

В четырех из пяти выделенных ценозов доминировали лимнофильные виды зоопланктона (*Daphnia galeata*, *D. cucullata*, *Chydorus sphaericus*, *Bosmina longirostris*, *Conochilus unicornis*, *Synchaeta pectinata* и др.), тогда как правобережный речной зоопланктоценоз Чебоксарского водохранилища характеризовался преобладанием коловраток *Brachionus angularis* и *B. calyciflorus*.

ГЛАВА 5. ПРОСТРАНСТВЕННО-ВРЕМЕННАЯ ДИНАМИКА ПОКАЗАТЕЛЕЙ СМЕРТНОСТИ ЗООПЛАНКТОНА ПОД ВОЗДЕЙСТВИЕМ ПРИРОДНЫХ И АНТРОПОГЕННЫХ ФАКТОРОВ

5.1. Оценка показателей смертности зоопланктона

основных планктонных сообществ исследуемых водохранилищ

Оценка показателей смертности зоопланктона (по численности живых и мертвых особей) проведена в рамках пяти акваторий водохранилищ, занимаемых выделенными зоопланктонными сообществами в 2023-2025 гг. (Глава 4). Это позволило сопоставить межгодовую и пространственную динамику смертности с видовой структурой и комплексом доминирующих видов, а также оценить влияние мертвой фракции на количественные характеристики и пространственную организацию зоопланктоценозов.

Установлен четкий пространственный градиент показателей смертности зоопланктона, возрастающий от озерного плеса Горьковского водохранилища к зоне речной гидравлики Чебоксарского водохранилища. Минимальные показатели смертности, соответствующие функционированию лимнофильного сообщества в условиях слабого антропогенного пресса, зафиксированы для зоопланктоценоза озерной части Горьковского водохранилища. Максимальные показатели смертности зоопланктона, обусловленные комплексным воздействием гидродинамического режима и повышенной мутности, отмечены для зоны речной гидравлики Чебоксарского водохранилища (рисунок 5). Основным антропогенным фактором в зоне речной гидравлики является Нижегородская ГЭС. Устойчивое возрастание показателей смертности на станциях, удаленных от плотины, указывает на кумулятивный эффект травмирования – наряду с гибелью зоопланктона при прохождении через гидротурбины часть организмов гибнет в результате влияния повышенных скоростей течения и повышенной мутности воды.

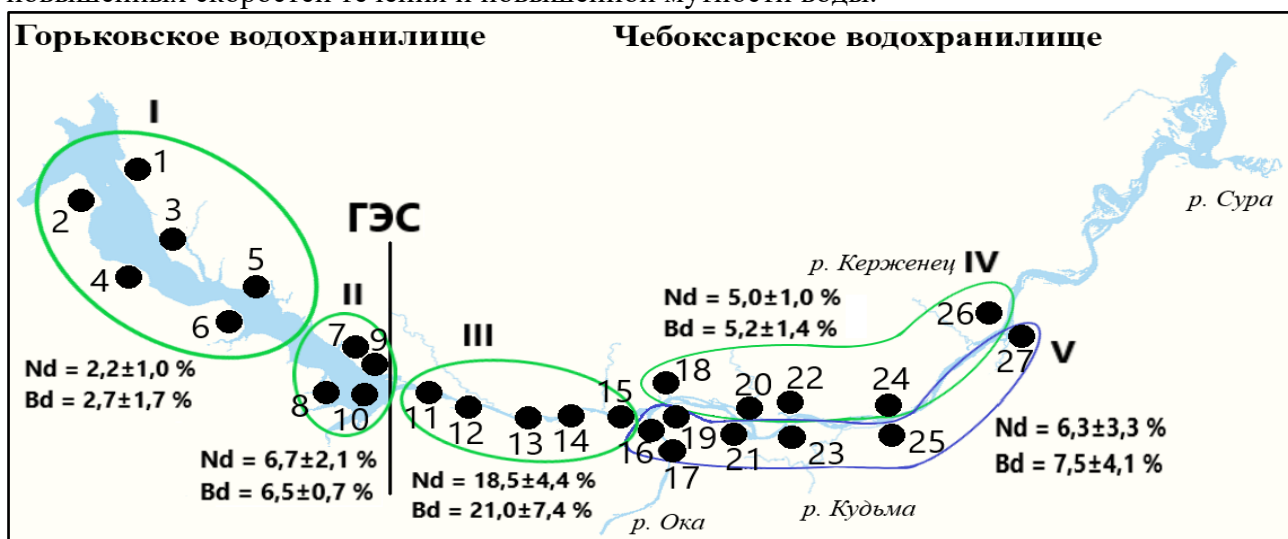


Рисунок 5. Показатели смертности зоопланктона основных планктонных сообществ Горьковского и Чебоксарского в-щ в 2023-2025 гг. I – озерный зоопланктоценоз Горьковского в-ща; II – приплотинный зоопланктоценоз Горьковского в-ща; III – зоопланктоценоз зоны речной гидравлики Чебоксарского в-ща; IV – левобережный речной зоопланктоценоз Чебоксарского в-ща; V – правобережный речной зоопланктоценоз Чебоксарского в-ща.

В устьевых участках притоков, не испытывающих прямого техногенного воздействия, показатели смертности соответствовали фоновому уровню (Семенова, 2010, 2013); исключением являлась р. Ока, где они возрастали до 8,2 % под влиянием повышенной минерализации, значительного содержания взвешенных веществ и поступлению промышленных и бытовых стоков.

Отдельного внимания заслуживает анализ смертности чужеродных видов, поскольку их экологические особенности могут определять иную реакцию на антропогенный стресс по

сравнению с аборигенной фауной. Среди зарегистрированных в исследованных водных объектах чужеродных видов зоопланктона в числе погибших были отмечены *Kellicottia bostoniensis*, *Keratella tropica* и *Acanthocyclops americanus*. Однако доля травмированных особей среди них не превышала 0,3 %.

Учет общей численности зоопланктона предполагает одновременное включение в анализ как живых, так и погибших организмов. Представляло интерес сравнение общей численности зоопланктона с показателями только живой его части. Результаты исследования показали, что в большинстве случаев соответствующие значения были близки, однако наиболее заметные их расхождения отмечены в зоне речной гидравлики Чебоксарского водохранилища и в правобережном речном зоопланктоценозе. Озерный зоопланктоценоз Горьковского водохранилища характеризовался минимальным вкладом мертвой фракции, тогда как в приплотинном и речных ценозах ее значение возрастало под влиянием течения, турбулентности, мутности и транзитного переноса водных масс.

При этом основные закономерности пространственного размещения зоопланктоценозов сохранялись при переходе от общих показателей к показателям его живой части. Ординационный анализ по общей и живой численности подтвердил устойчивость пространственной структуры зоопланктоценозов. Во все годы исследований сохранялись ведущая роль скорости течения, электропроводности и мутности воды.

Наиболее заметные изменения пространственной структуры наблюдались в 2024 г., когда была зарегистрирована максимальная доля мертвых организмов. В этот год при анализе только живых особей выявлены изменения в пространственной конфигурации ценозов (рисунок 6). Если в полной модели станции правобережного и левобережного участков Чебоксарского водохранилища формировали самостоятельные группы, то при учете только живой части зоопланктона значительная часть станций правобережного участка перешла в кластер, соответствующий левобережному ценозу. В самостоятельном правобережном кластере сохранились преимущественно станции, расположенные в непосредственной близости к устью р. Оки.

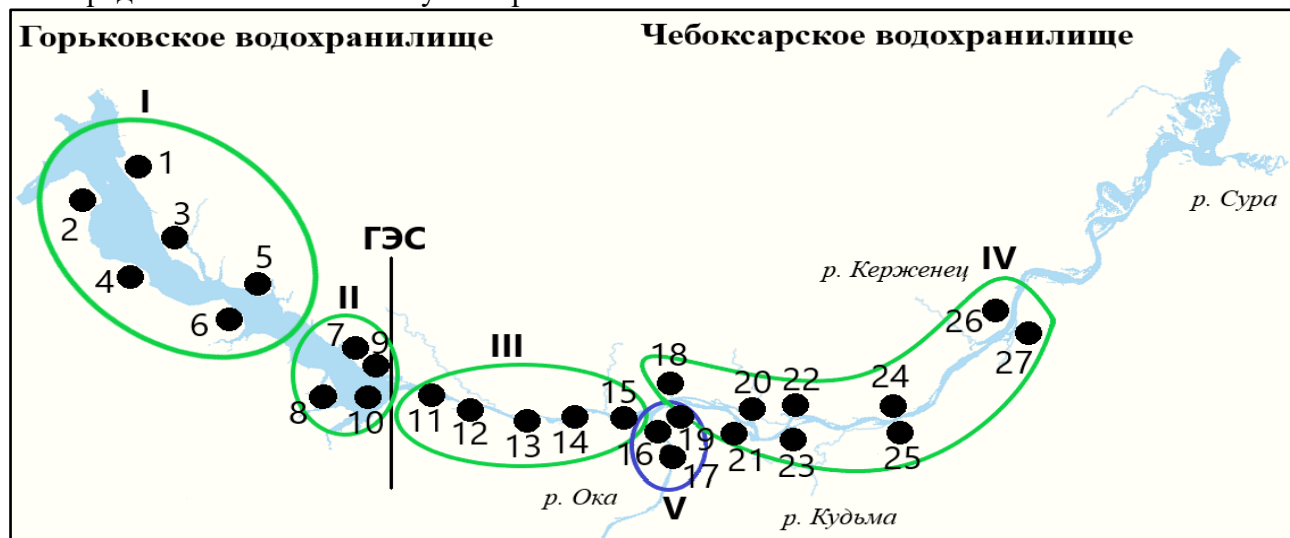


Рисунок 6. Основные планктонные сообщества Горьковского и Чебоксарского в-щ (выделенные по видовой структуре живых особей) и занимаемые ими акватории в 2024 г. I – озерный зоопланктоценоз Горьковского в-ща; II – приплотинный зоопланктоценоз Горьковского в-ща; III – зоопланктоценоз зоны речной гидравлики Чебоксарского в-ща; IV – левобережный речной зоопланктоценоз Чебоксарского в-ща; V – правобережный речной зоопланктоценоз Чебоксарского в-ща.

По уровню показателей смертности таксономические группы зоопланктона располагаются в следующем порядке: Cladocera > Copepoda > Rotifera. В зонах значительного антропогенного воздействия показатели смертности, рассчитанные по биомассе, стабильно превышали таковые по численности, что указывает на избирательную

гибель крупных форм зоопланктона и отражает более высокую уязвимость крупных ракообразных к гидродинамическому и механическому воздействию. При этом основной вклад в смертность лимнофильных сообществ вносили ветвистоусые ракообразные, прежде всего *Daphnia galeata* и *Bosmina longirostris*, а также *Leptodora kindtii*. В правобережном речном зоопланктоценозе к числу наиболее уязвимых относились коловратки *Brachionus calyciflorus*, *B. angularis*.

Таким образом, впервые для Горьковского и Чебоксарского водохранилищ с применением метода прижизненного окрашивания проведена комплексная количественная оценка не связанной с хищничеством смертности зоопланктона в условиях антропогенной нагрузки. Впервые установлен четкий пространственный градиент показателей смертности зоопланктона, возрастающий от озерного плеса Горьковского водохранилища к зоне речной гидравлики Чебоксарского водохранилища.

5.2. Влияние Нижегородской ГЭС на видовую структуру сообществ и показатели исследуемых водохранилищ

В период с 2021 по 2024 годы на акватории приплотинного участка Нижегородского гидроузла был проведен комплекс мониторинговых исследований, направленных на оценку воздействия низконапорного гидроузла на сообщества зоопланктона. Отбор проб осуществлялся на шести станциях, расположенных в верхнем и нижнем бьефах в непосредственной близости от ГЭС в течение одних суток, что позволило минимизировать влияние временного фактора и обеспечить высокую сопоставимость получаемых данных.

Впервые для Нижегородской ГЭС методом прижизненного окрашивания получены прямые количественные оценки смертности зоопланктона при транзите через гидроагрегаты. На всем протяжении периода наблюдений абсолютные величины общей численности и биомассы зоопланктона в нижнем бьефе были устойчиво ниже, чем в верхнем (рисунок 7).

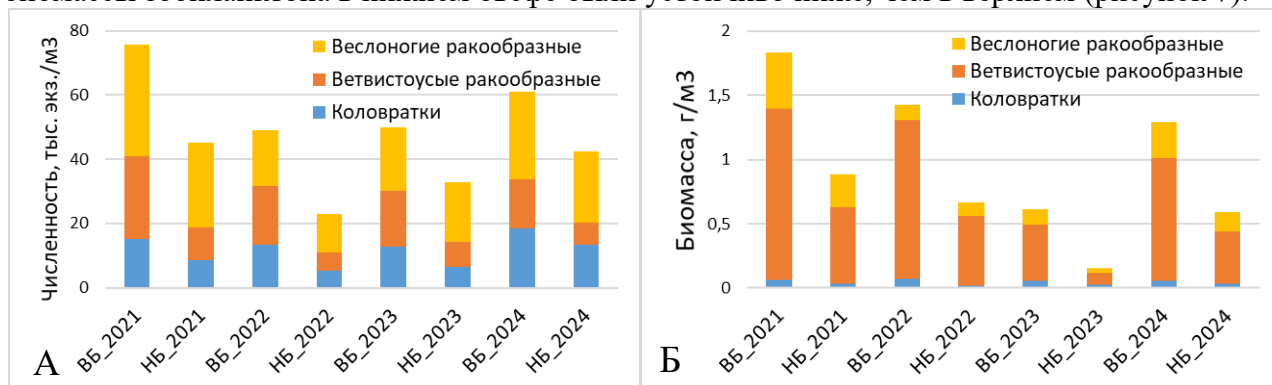


Рисунок 7. Межгодовая динамика численности (тыс. экз./м³) (А) и биомассы (г/м³) (Б) основных таксономических групп зоопланктона верхнего и нижнего бьефов Нижегородской ГЭС (2021-2024 гг.).

Доля погибших особей демонстрировала статистически значимое и неизменное превышение в нижнем бьефе во все годы исследований ($p < 0,05$) (рисунок 8). Наиболее важным являлось расхождение между оценками смертности, рассчитанными по численности и по биомассе. Если в нижнем бьефе доля мертвых особей, рассчитанная по численности, колебалась от 4,0 % до 8,6 %, то по биомассе этот показатель составлял от 33,3 % до 45,2 %, что превышало соответствующие значения верхнего бьефа в 3,2-14,6 раза.

Следовательно, полученные нами данные для Нижегородской ГЭС свидетельствуют о стабильном и статистически значимом ($p < 0,05$) воздействии гидроагрегатов на зоопланктон.

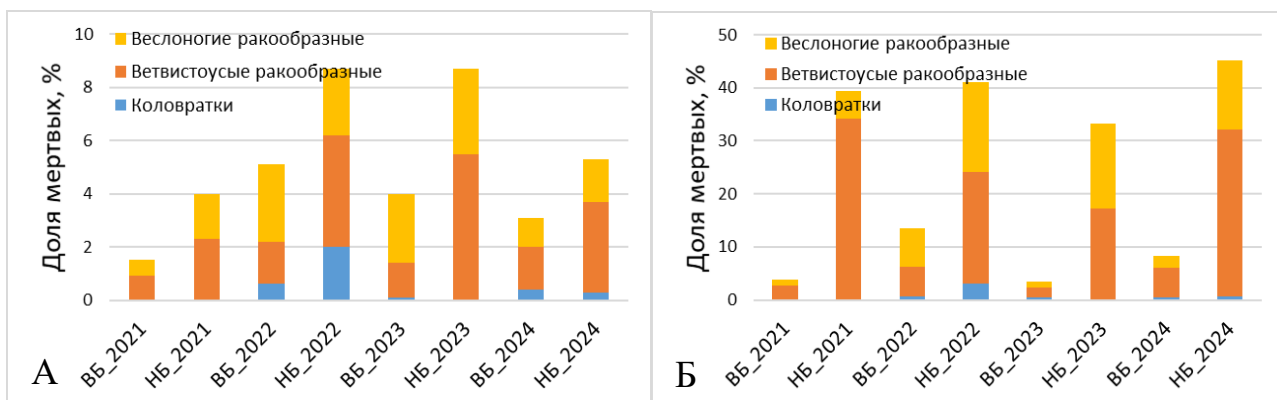


Рисунок 8. Межгодовая динамика показателей смертности (%) основных таксономических групп зоопланктона верхнего и нижнего бьефов Нижегородской ГЭС (2021-2024 гг.), рассчитанная по численности (А) и биомассе (Б).

Для проверки выявленных закономерностей методом анализа избыточности сопоставили матрицы обилия зоопланктона и основные абиотические параметры за 2021-2024 гг. Статистически значимое влияние на структуру сообществ оказывали температура воды, содержание растворенного кислорода и скорость течения ($p < 0,05$).

Станции верхнего и нижнего бьефов статистически значимо разделялись в ординационном пространстве (рисунок 9). Модель, рассчитанная по численности зоопланктона, объясняла 47,97 % дисперсии ($p < 0,05$), при этом станции нижнего бьефа формировали обособленный кластер. Аналогичная картина получена при анализе биомассы (объясненная дисперсия 56,55 %). Ведущим фактором дифференциации выступала скорость течения, что подтверждает определяющую роль изменения гидрологического режима при прохождении воды через гидроагрегаты Нижегородской ГЭС.

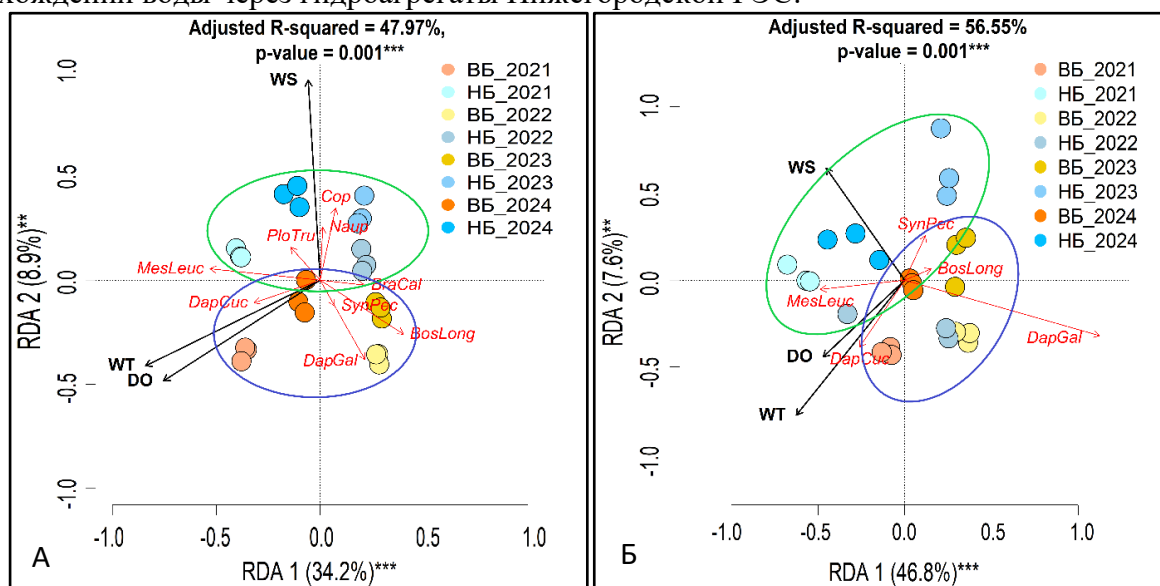


Рисунок 9. Ординационная диаграмма станций отбора проб зоопланктона (рассчитанная по численности (А) и биомассе (Б)) и виды-доминанты в верхнем (синий) и нижнем (зеленый) бьефах Нижегородской ГЭС и их связь с факторами среды (WS – скорость течения; WT – температура воды; DO – содержание растворенного кислорода в воде) (2021-2024 гг.). Виды-доминанты: BraCal – *Brachionus calyciflorus*; PloTru – *Ploesoma truncatum*; SynPec – *Synchaeta pectinata*; BosLong – *Bosmina longirostris*; DapCuc – *Daphnia cucullata*; DapGal – *Daphnia galeata*; MesLeuc – *Mesocyclops leuckarti*; Naup – Nauplii Cyclopoida; Cop – Copepodit Cyclopoida.

Наиболее уязвимыми при воздействии гидроагрегатов Нижегородской ГЭС оказались ветвистоусые ракообразные. Их средняя численность в нижнем бьефе была в 2,3 раза, а

биомасса в 2,7 раза ниже, чем в верхнем. Доля погибших Cladocera в нижнем бьефе достигала 5,5 % по численности и 21-34 % по биомассе, тогда как в верхнем бьефе составляла 1,3 % и 2,8-5,6 % соответственно. Показатели смертности веслоногих ракообразных также были выше в нижнем бьефе, но различия были менее выраженными. Для коловраток статистически значимых различий между бьефами не установлено, что свидетельствует об их относительной устойчивости к гидравлическому воздействию.

Таким образом, воздействие ГЭС носило селективный характер – максимальной деструкции подвергались крупные ветвистоусые ракообразные, тогда как коловратки устойчивы к гидравлическим нагрузкам. Наиболее информативным показателем воздействия ГЭС на зоопланктон является доля мертвых особей, рассчитанная по биомассе. Сообщество нижнего бьефа характеризуется высокой долей мертвых организмов, которые при стандартных гидробиологических съемках ошибочно учитываются как живые.

5.3. Влияние скорости течения воды на видовую структуру сообществ и показатели смертности зоопланктона

Прохождение водных масс через турбины ГЭС является мощным фактором, вызывающим прямую травматизацию и гибель зоопланктона (Отченаш, Медведева, 2021). Однако повышенные скорости течения сохраняются на значительном удалении от створа ГЭС, оказывая существенное воздействие на планктонные сообщества. Исследования на крупных речных системах показывают, что в условиях высокоскоростного лотического потока происходит экспоненциальное снижение биомассы зоопланктона, а в сообществе доминируют таксоны, устойчивые к турбулентности, такие как мелкие панцирные коловратки (Дубовская, 2009; Rozon et al., 2018).

Комплексные исследования гидрофизических параметров в верхнем и нижнем бьефах низконапорной Нижегородской ГЭС в 2022 г., проведенные совместно с сотрудниками Института прикладной физики РАН и Московского государственного университета, выявили сложную систему циркуляции вод в исследуемых водохранилищах. При среднем расходе воды около 2260 м³/с в верхнем бьефе скорости течения составляли 10-12 см/с (рисунок 10А). В русловой части они составляли около 20 см/с, а вблизи подводящего канала ГЭС на глубине более 16 м возрастали до 35-40 см/с. В нижнем бьефе, на расстоянии 400 м от плотины, скорости течения в слое 0-4 м достигали 0,1-0,5 м/с, а на отдельных участках – 1 м/с (рисунок 10Б).

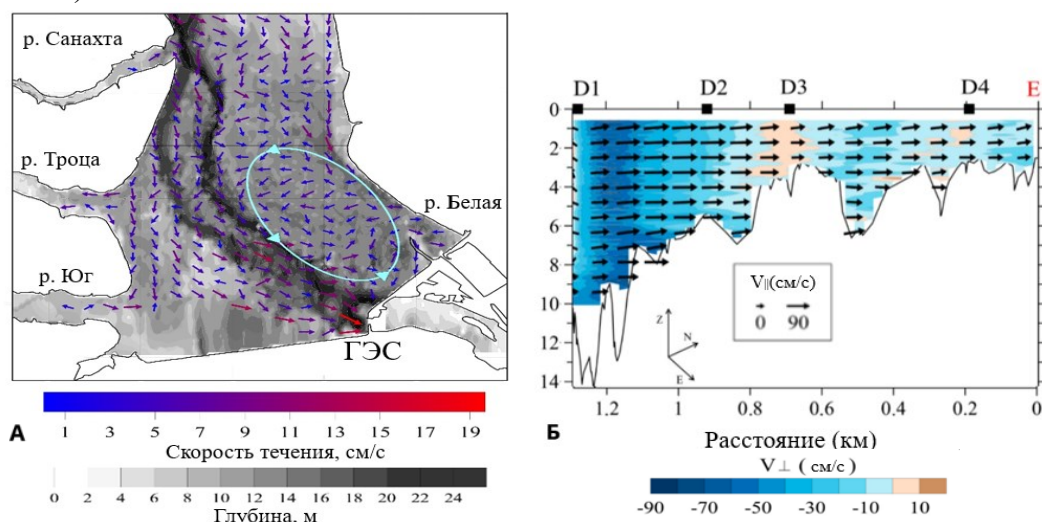


Рисунок 10. Распределение характеристик течения в вертикальном разрезе в приплотинном плесе Нижегородской ГЭС (А) и в 400 м ниже Нижегородской ГЭС (Б).

Выявленный градиент скоростей между верхним и нижним бьефами, а также между русловой и пойменной частями создает различные условия обитания зоопланктона и позволяет оценить влияние течения на показатели его смертности. Для оценки влияния

скорости течения были намечены участки в верхнем и нижнем бьефах Нижегородской ГЭС (рисунок 11).



Рисунок 11. Схематическая карта района работ по исследованию течений в приплотинном участке Горьковского в-ща и зоне речной гидравлики Чебоксарского в-ща (2022 г.): 1-16 – верхний бьеф Нижегородской ГЭС (Горьковское в-ще); 17-19 – нижний бьеф Нижегородской ГЭС (Чебоксарское в-ще); 20 – г. Городец; 21 – выше г. Балахна; 22 – ниже г. Балахна; 23 – п. Большое Козино; 24 – Сормово, г. Нижний Новгород.

Для оценки связи между скоростью течения и показателями развития и смертности зоопланктона проведен корреляционный анализ Спирмена. Скорость течения статистически значимо коррелировала с долей мертвых особей, рассчитанной по численности ($r = 0,726$) и биомассе ($r = 0,756$; $p < 0,05$) (рисунок 12Б). Наиболее сильная связь отмечена для смертности веслоногих ракообразных, рассчитанной по биомассе ($r = 0,798$), а также для ветвистоусых и веслоногих, рассчитанной по численности ($r = 0,670$ и $r = 0,642$). Для коловраток значимых зависимостей не выявлено.

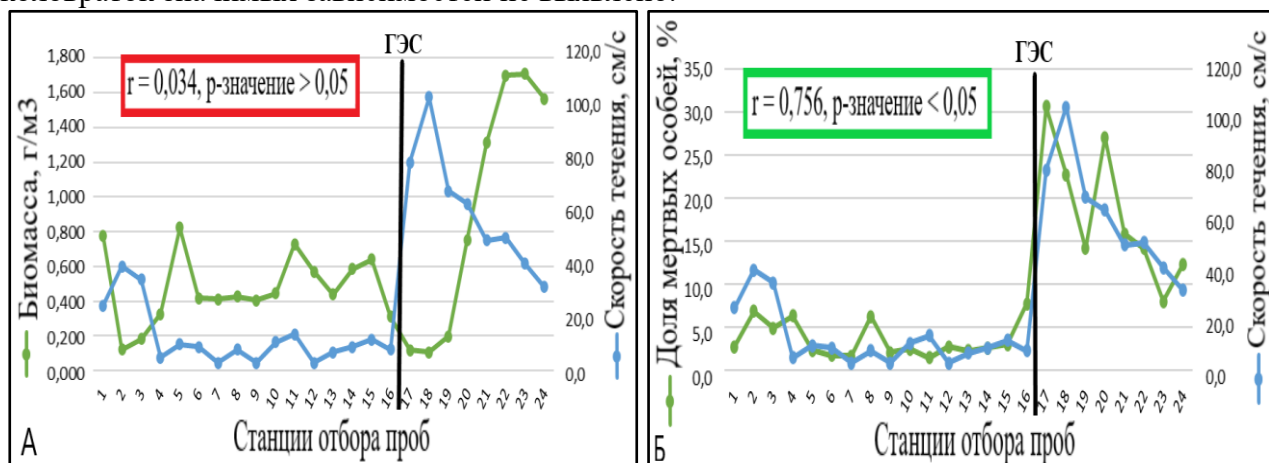


Рисунок 12. Зависимость биомассы (г/м³) зоопланктона от скорости течения (А) и доли мертвых особей (%) от биомассы (Б) организмов зоопланктона в приплотинном плесе Горьковского в-ща (станции 1-16) и зоне речной гидравлики Чебоксарского в-ща (станции 17-24).

Общая численность и биомасса зоопланктона со скоростью течения не коррелировали ($r = 0,262$ и $r = 0,034$; $p > 0,05$), что указывает на низкую информативность этих показателей при оценке гидродинамического воздействия (рисунок 12А). В то же время доля мертвых особей возрастала с увеличением скорости течения. В верхнем бьефе она обычно не

превышала 5-6 %, тогда как в нижнем достигала 10-11 % (расчет по численности), 14-30 % (расчет по биомассе).

Установлено, что показатели смертности зоопланктона возрастали при увеличении скорости течения: при низких скоростях (0,2 м/с) доля мертвых организмов не превышала 4 % от общей биомассы, тогда как при скоростях течения в 1 м/с она повышалась до 31 % при преимущественной гибели крупных ракообразных. Коловратки не показали значимой зависимости от скорости течения, что подтверждает их устойчивость к гидродинамическому воздействию.

5.4. Оценка показателей смертности зоопланктона как индикатора воздействия повышенной мутности воды при дноуглубительных работах и работах по берегоукреплению

Реакция зоопланктонного сообщества на повышение концентрации взвеси носит сложный и неоднозначный характер: наряду с элиминацией фильтраторов при высоких значениях мутности, при средних ее уровнях может наблюдаться стимуляция развития отдельных групп зоопланктона за счет адсорбированного на частицах органического вещества (Hart, 1990; Chapman et al., 2017). Поэтому оценка показателей смертности зоопланктона методом прижизненного окрашивания как индикатора воздействия повышенной мутности воды является актуальной задачей.

Материалом послужили результаты исследований, проведенных в 2025 г.: единовременная съемка в зоне речной гидравлики Чебоксарского водохранилища в районе дноуглубительных работ и сезонное исследование с апреля по сентябрь на устьевом участке р. Оки в зоне берегоукрепительных работ. Уровни мутности на исследуемых водных объектах существенно различались. Особенность проведенного исследования – сочетание стандартного учета численности и биомассы сообществ зоопланктона зон, подверженных антропогенному влиянию, с прямой оценкой смертности методом прижизненного окрашивания гидробионтов в градиенте концентрации взвешенных веществ.

Верхняя речная часть Чебоксарского водохранилища

На каждом из шести участков проведения дноуглубительных работ на всем протяжении верхней речной части Чебоксарского водохранилища исследованные станции были разделены на три группы в зависимости от степени воздействия дноуглубительных работ: фоновая зона (отсутствие влияния мутности), смежная зона (периферия шлейфа мутности) и зона непосредственного влияния земснарядов. Ключевым различием между зонами являлась концентрация взвешенных веществ. Результаты множественного корреляционного анализа подтвердили статистическую значимость различий между зонами по этому показателю ($p < 0,05$). В фоновой зоне средняя концентрация взвеси составляла $3,2 \pm 0,4$ мг/л, в смежной зоне она возрастала до $5,4 \pm 1,3$ мг/л, а в зоне влияния достигала максимальных значений – в среднем $8,4 \pm 2,4$ мг/л (с максимумами до 12,4 мг/л). Прозрачность воды по диску Секки обнаруживала обратную зависимость, снижаясь в среднем с 1,4 м на фоновых станциях до 1,1 м в зоне влияния. Температура, электропроводность, рН, содержание растворенного кислорода, скорость течения не имели выраженных различий между выделенными зонами и варьировали в пределах сезонных норм для данного района.

Средние значения общей численности и общей биомассы зоопланктона демонстрировали высокую вариабельность внутри каждой из зон, и статистически значимых различий между фоновой зоной, смежной зоной и зоной влияния земснарядов обнаружено не было ($p > 0,05$).

В отличие от показателей общей численности и биомассы, доля мертвых особей продемонстрировала четкую и статистически значимую зависимость от концентрации взвешенных веществ. В фоновой зоне доля мертвых особей, рассчитанная как по численности, так и по биомассе, была минимальной, составляя в среднем $3,3 \pm 2,0$ % и $3,9 \pm 3,9$ % соответственно. Наибольшие значения были зафиксированы в зоне прямого

влияния земснарядов, где мертвые организмы составляли в среднем $15,1 \pm 5,3$ % от общей численности и $16,4 \pm 4,0$ % от общей биомассы. Установлено, что доля мертвых особей (как по численности, так и по биомассе) в фоновой зоне статистически значимо отличалась от показателей в смежной зоне и в зоне влияния ($p < 0,05$ во всех случаях). В то же время между смежной зоной и зоной влияния статистически значимых различий не обнаружено ($p > 0,05$). Это указывает на то, что основное увеличение смертности происходит уже при переходе от фоновых условий к умеренному повышению мутности, тогда как дальнейший рост концентрации взвеси в исследованном диапазоне не приводит к дополнительному статистически значимому росту доли погибших организмов.

Для выявления факторов среды, определяющих состояние зоопланктонного сообщества и в наибольшей степени влияющих на увеличение доли мертвых особей, проведен множественный корреляционный анализ, результаты которого выявили принципиальные различия в характере связей абиотических факторов с традиционными показателями обилия зоопланктона и с показателями смертности. Установлено, что общая численность и общая биомасса зоопланктона не обнаруживают значимых корреляций с большинством исследованных абиотических факторов. Коэффициенты корреляции общей численности и общей биомассы зоопланктона с мутностью оказались близки к нулю, что подтверждает ограниченную информативность стандартных показателей для оценки воздействия повышенной концентрации взвешенных веществ.

Принципиально иная картина выявлена для показателей, характеризующих смертность зоопланктона. Мутность воды выступила фактором, наиболее сильно влияющим на увеличение доли погибших организмов. Высокие положительные коэффициенты корреляции зафиксированы для следующих пар переменных: мутность и численность мертвых особей: $r = 0,43$; мутность и биомасса мертвых особей: $r = 0,53$; мутность и доля мертвых от общей численности: $r = 0,49$; мутность и доля мертвых от общей биомассы: $r = 0,65$. Полученные значения свидетельствуют о прямом влиянии концентрации взвешенных веществ на гибель зоопланктона в зоне воздействия дноуглубительных работ. Важно отметить, что показатели смертности слабо коррелируют с температурой воды и содержанием растворенного кислорода, что позволяет исключить гипоксию или температурный стресс в качестве основных причин гибели организмов на исследованных участках.

Таким образом, множественный корреляционный анализ однозначно показывает, что ключевым фактором, определяющим увеличение доли мертвых особей зоопланктона в верхней речной части Чебоксарского водохранилища в период проведения дноуглубительных работ, является концентрация взвешенных веществ.

Наиболее существенным является сопоставление этих результатов с результатами корреляционного анализа. Общая численность и общая биомасса зоопланктона не обнаруживали значимой корреляции с мутностью (коэффициенты корреляции близки к нулю, $p > 0,05$). В то же время, численность и биомасса мертвых особей демонстрировали отчетливую положительную корреляцию с концентрацией взвешенных веществ ($p < 0,05$) (рисунок 13). Это убедительно доказывает, что увеличение мутности не приводит к немедленному и тотальному снижению обилия зоопланктона, но вызывает значительный рост смертности, который нивелируется в показателях общей численности за счет присутствия уже погибших, но еще не разложившихся организмов. Таким образом, метод прижизненного окрашивания позволяет диагностировать техногенный стресс там, где стандартные методы дают неопределенный результат.

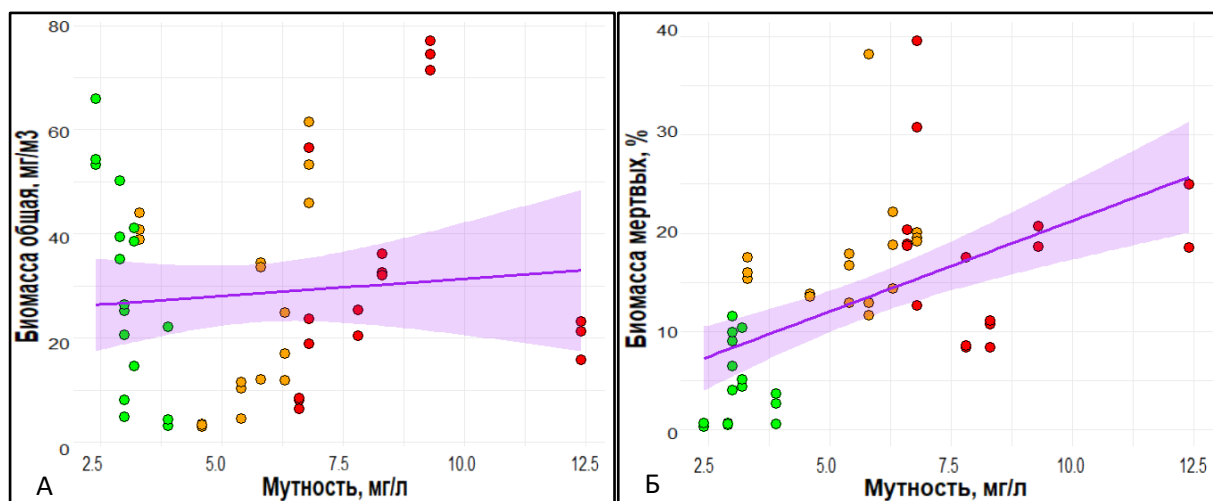


Рисунок 13. Корреляция общей биомассы (мг/м³) (А) и доли мертвых особей (%), рассчитанной по общей биомассе зоопланктона (Б) с показателями мутности воды.

Детальный анализ по таксономическим группам подтвердил гипотезу о том, что воздействие взвеси носит избирательный характер и зависит от трофической специализации и морфологии организмов. Выявлена избирательная гибель ветвистоусых и веслоногих ракообразных, в то время как коловратки проявляют значительную толерантность. Наиболее высокая смертность отмечена у *Daphnia galeata*, *Mesocyclops leuckarti*, *D. cucullata*, *Diaphanosoma brachyurum*, *Chydorus sphaericus* и др.

Зафиксированные уровни мутности не превышали установленные рыбохозяйственные нормативы, однако при влиянии повышенной мутности отмечено статистически значимое увеличение смертности зоопланктона, что свидетельствует о высокой чувствительности сообщества даже к умеренному повышению концентрации взвешенных веществ. Полученные результаты обосновывают возможность внедрения методов дифференциации живых и мертвых организмов (в частности, прижизненного окрашивания) в систему экологического мониторинга воздействия дноуглубительных работ для выявления скрытых форм угнетения водных сообществ, не диагностируемых другими методами.

Устьевой участок реки Оки

Видовое богатство зоопланктона на устьевом участке р. Оки было максимальным весной и снижалось к осени, при этом коловратки сохраняли доминирующее положение в течение всего периода наблюдений. Мутность воды в правобережье, где проводились берегоукрепительные работы, составляла 45,5-92 мг/л, тогда как на фоновом левобережном участке – 10,1-15,2 мг/л.

Статистически значимых различий количественных показателей зоопланктона между правобережьем и левобережьем не выявлено. В отличие от общей численности и биомассы, доля мертвых особей в правобережье была значимо выше на протяжении всего периода наблюдений ($p < 0,05$). Максимальные значения достигали 13,9 % по численности в июле и 17,2 % по биомассе в июне, тогда как в левобережье сохранялись на уровне 2,2 и 3,7 % соответственно (рисунок 14).

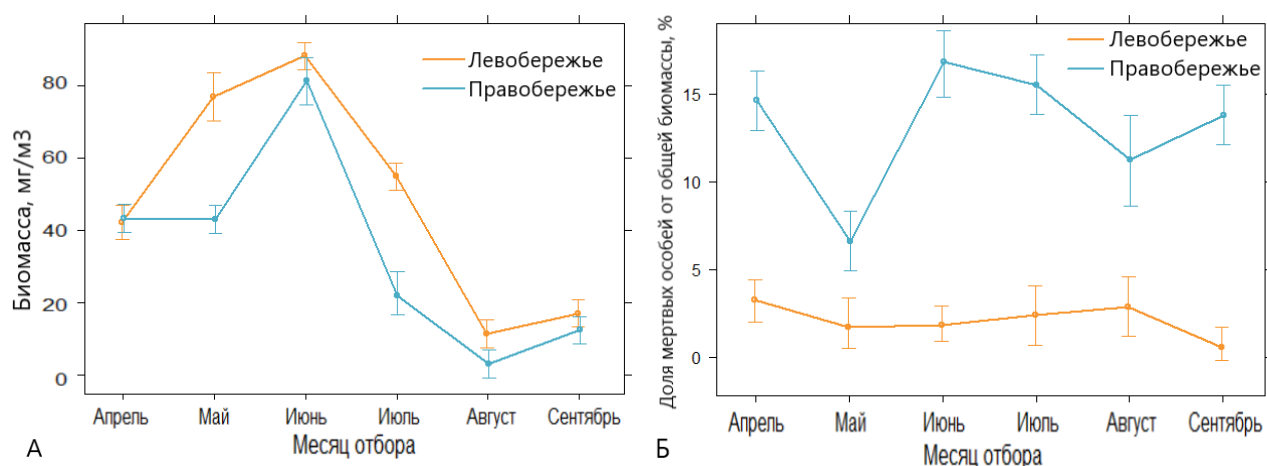


Рисунок 14. Сезонная динамика общей биомассы (мг/м³) зоопланктона (А) и доли мертвых особей, рассчитанной по общей биомассе (%) (Б) зоопланктона левобережья и правобережья устьевого участка р. Оки в 2025 г.

Таким образом, показатели смертности зоопланктона оказались более чувствительным индикатором техногенного воздействия мутности, чем традиционные интегральные показатели количественного развития. Наиболее уязвимыми к повышенной мутности были отдельные виды коловраток, прежде всего, *Brachionus calyciflorus*, *B. angularis*, *Conochilus unicornis* и *Euchlanis dilatata*.

Полученные результаты обосновывают возможность внедрения методов дифференциации живых и мертвых организмов (в частности, прижизненного окрашивания) в систему экологического мониторинга воздействия дноуглубительных и берегоукрепительных работ для выявления скрытых форм угнетения водных сообществ, не диагностируемых другими методами.

5.5. Воздействие загрязненных сточных вод на показатели смертности зоопланктона

Анализ литературных данных свидетельствует о разнонаправленной динамике показателей численности и биомассы зоопланктона при поступлении промышленных и бытовых сточных вод (Моисеенко и др., 2002; Вандыш и др., 2015; Kondratieva et al., 2025).

В связи с этим сделана попытка оценки показателей смертности зоопланктона как индикатора воздействия загрязненных сточных вод.

Исследования проводились в 2024-2025 гг. на речном участке Чебоксарского водохранилища в зоне влияния Нижегородской станции аэрации и на р. Сундовик в районе сброса сточных вод МУП «Биологические очистные сооружения» г. Лысково.

Речная часть Чебоксарского водохранилища

Для анализа распределения видовой структуры зоопланктона ниже Нижегородской станции аэрации был проведен анализ избыточности. В модель включили комплекс абиотических факторов, измеренных на станциях отбора проб зоопланктона (статистически значимое влияние оказывали водородный показатель, концентрация растворенного кислорода, прозрачность по диску Секки, скорость течения, цветность и содержание хлорида натрия).

Ординационный анализ показал воспроизводимость пространственной структуры зоопланктона в течение двухлетнего периода, совокупная модель оказалась высокосignификантной ($p = 0,001$) и объяснила 97,51 % общей дисперсии структуры сообществ. По результатам анализа наблюдалось четкое разделение станций на три обособленных кластера, соответствующих трем точкам отбора (50 м выше сброса, 100 м и 500 м ниже сброса сточных вод). Распределение станций отбора проб отражало закономерную смену условий среды ниже сброса сточных вод. Вблизи сброса основную роль играла органическая нагрузка, тогда как по мере удаления от источника возрастало влияние хлоридов.

Наиболее сильное воздействие на сообщество зоопланктона наблюдалось в 100 м ниже выпуска сточных вод: здесь при незначительном снижении общих численности и биомассы зоопланктона доля мертвых особей существенно возрастала по сравнению с фоновыми значениями (до 2,4 % от общей биомассы), достигая 18,4-19,0 %. Максимальная смертность приходилась преимущественно на крупных ветвистоусых (*Daphnia cucullata* и *Bythotrephes crassicaudus*).

На расстоянии 500 м от источника загрязнения наиболее уязвимыми оказались коловратки (*Brachionus calyciflorus*, *B. angularis*, *Conochilus unicornis* и *Euchlanis dilatata*). При снижении антропогенной нагрузки наблюдалось резкое снижение численности зоопланктона при расхождении показателей смертности, рассчитанных по общей численности и общей биомассе зоопланктона (до 18,9 % и 7,4 % соответственно).

Река Сундовик

В районе влияния сточных вод биологических очистных сооружений г. Лысково на реке Сундовик анализ избыточности, включавший данные о видовой структуре зоопланктона и комплексе абиотических факторов, выявил пространственное разделение станций по градиенту воздействия сточных вод. Станции, расположенные выше сброса и станция в 1000 м ниже сброса, характеризовались фоновыми условиями. Вблизи сброса основную роль играли органическое загрязнение, повышенные значения ХПК, БПК₅, содержания взвешенных веществ и ионов аммония. Станция в 500 м ниже занимала промежуточное положение.

Применение метода прижизненного окрашивания показало, что непосредственно ниже сброса доля мертвых особей резко возрастала – до 36,6-40,0 % (по численности), и 51,4-63,0 % (по биомассе) по сравнению с фоновыми значениями. На этой станции были обнаружены виды, представленные исключительно мертвыми особями: *Euchlanis dilatata*, *Filinia longiseta*, видами родов *Bosmina*, *Ceriodaphnia*, *Chydorus*, *Daphnia*, *Diaphanosoma*. Зафиксированные в зоне сброса высокие значения доли мертвых особей свидетельствуют о выраженном неблагоприятном воздействии на зоопланктонное сообщество. Наряду с этим не наблюдалось аналогичного резкого снижения численности и биомассы зоопланктона.

Вместе с тем, на расстоянии 500 м ниже сброса сточных вод численность и биомасса зоопланктона снижались до минимальных значений при менее сильном воздействии сточных вод. На удалении 1000 м показатели сообщества частично восстанавливались, а смертность приближалась к фоновому уровню (3-4 %).

Таким образом, показатели смертности зоопланктона, определяемые методом прижизненного окрашивания, являются более адекватными биоиндикаторами воздействия загрязненных сточных вод по сравнению с традиционными методами анализа численности и биомассы.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенное диссертационное исследование представляет собой комплексный анализ пространственно-временной динамики видовой структуры и показателей смертности зоопланктона в экосистемах Горьковского и Чебоксарского водохранилищ, находящихся под воздействием комплекса природных и антропогенных факторов. В работе впервые для водохранилищ Средней Волги на основе применения метода прижизненного окрашивания анилиновым голубым получены количественные оценки не связанной с хищничеством смертности зоопланктона. Это позволило не только выявить закономерности ее пространственного распределения, но и дать количественную оценку вклада различных антропогенных факторов (гидравлического воздействия ГЭС, повышенной скорости течения, техногенной мутности и загрязнения сточными водами) в формирование уровня смертности и перестройку структуры сообществ.

Ключевым методологическим результатом работы является доказательство того, что традиционные показатели численности и биомассы зоопланктона не всегда являются адекватными индикаторами экологического состояния водных объектов в условиях

антропогенного стресса. Их применение может маскировать реальное угнетение сообщества, так как погибшие, но еще не разложившиеся организмы учитываются наравне с живыми, создавая иллюзию высокой продуктивности. Напротив, доля мертвых особей, особенно рассчитанная по биомассе, выступает в роли высокочувствительного инструмента ранней диагностики, позволяющего регистрировать стресс на стадиях, когда стандартные гидробиологические методы еще не фиксируют отклонений.

На основе ординационного анализа установлено, что пространственная неоднородность зоопланктонных сообществ имеет дискретный характер и определяется ключевыми абиотическими факторами: электропроводностью, мутностью и скоростью течения. Это позволило выделить пять устойчиво воспроизводящихся в межгодовом аспекте зоопланктоценозов, что вносит вклад в решение фундаментальной проблемы соотношения континуальности и дискретности в организации сообществ гидробионтов и имеет важное значение для районирования акваторий и мониторинга.

Выявлен единый механизм антропогенного стресса, проявляющийся в селективной гибели крупных ветвистоусых ракообразных (Cladocera), которые являются наиболее уязвимой группой к гидравлическому, механическому и токсическому воздействию, тогда как коловратки (Rotifera) демонстрируют в большинстве случаев высокую толерантность. Универсальность данной закономерности позволяет прогнозировать направленность сукцессионных перестроек в сообществах при разных типах антропогенного воздействия. Особо показательным является эффект Нижегородской ГЭС, где прохождение через гидроагрегаты приводит к элиминации крупных форм и накоплению трупного детрита в нижнем бьефе, что кардинально искажает оценки вторичной продукции.

Полученные данные имеют значительную практическую ценность. Разработанные подходы могут быть рекомендованы для включения в программы экологического мониторинга водохранилищ Волжского каскада, позволяя более объективно оценивать скрытые последствия гидростроительства, дноуглубительных работ и сброса сточных вод. Количественные показатели смертности могут служить контрольными значениями для оценки степени экологического неблагополучия, а также могут быть использованы при экологическом надзоре, оценке ущерба водным биологическим ресурсам и лицензировании хозяйственной деятельности.

Таким образом, результаты исследования расширяют теоретические представления о механизмах формирования и функционирования зоопланктоценозов под антропогенным прессом, обосновывают необходимость перехода к интегральной оценке состояния водных экосистем и предлагают эффективный, научно обоснованный инструмент для решения прикладных задач современной гидроэкологии.

ВЫВОДЫ

1. В составе зоопланктона исследованных акваторий Горьковского и Чебоксарского водохранилищ и их притоков идентифицировано 188 видов зоопланктонных организмов, из которых 99 видов (52,7 %) принадлежит коловраткам (Rotifera), 63 вида (33,5 %) – ветвистоусым ракообразным (Cladocera) и 26 видов (13,8 %) – веслоногим ракообразным (Copepoda). В водохранилищах и крупных реках преобладали облигатно-планктонные виды, в малых реках с развитой макрофитной растительностью – фитофильные виды. В составе зоопланктона идентифицировано 7 чужеродных видов, наибольшей встречаемостью характеризовались *Eurytemora velox* и *Acanthocyclops americanus*.

2. На акваториях водохранилищ Средней Волги выделены пять устойчиво воспроизводящихся в межгодовом аспекте зоопланктоценозов: озерный и, впервые выделенный, приплотинный зоопланктоценозы Горьковского водохранилища, зоопланктоценоз зоны речной гидравлики, левобережный и правобережный речные зоопланктоценозы Чебоксарского водохранилища. Пространственная неоднородность выделенных ценозов определялась комплексом факторов, среди которых ведущую роль играли: электропроводность, мутность и скорость течения.

3. Установлен четкий пространственный градиент показателей смертности зоопланктона, возрастающий от озерного плеса Горьковского водохранилища к зоне речной гидравлики Чебоксарского водохранилища. Минимальные показатели смертности, соответствующие функционированию лимнофильного сообщества в условиях слабого антропогенного пресса, зафиксированы для зоопланктоценоза озерной части Горьковского водохранилища. Максимальные показатели смертности зоопланктона, обусловленные комплексным воздействием гидродинамического режима и повышенной мутности, отмечены для зоны речной гидравлики Чебоксарского водохранилища.

4. Наиболее информативным показателем воздействия ГЭС на зоопланктон является доля мертвых особей, рассчитанная по биомассе: в нижнем бьефе она составила 33-45 %, что в 3-13 раз выше значений верхнего бьефа. Воздействие носило селективный характер – максимальной деструкции подвергались крупные ветвистоусые и веслоногие ракообразные, тогда как коловратки устойчивы к гидравлическим нагрузкам. Сообщество нижнего бьефа находится в состоянии техногенного стресса, характеризующегося высокой долей мертвых организмов, которые при стандартных гидробиологических съемках ошибочно учитываются как живые.

5. Установлено, что показатели смертности зоопланктона возрастали при увеличении скорости течения: при низких скоростях (0,2 м/с) доля мертвых организмов не превышала 4 % от общей биомассы, тогда как при скоростях течения в 1 м/с она повышалась до 31 % при преимущественной гибели крупных ракообразных. Коловратки не показали значимой зависимости от скорости течения, что подтверждает их устойчивость к гидродинамическому воздействию.

6. Выявлено, что повышение мутности воды при дноуглубительных и берегоукрепительных работах, а также при поступлении загрязненных сточных вод вызывает увеличение показателей смертности зоопланктона по сравнению с фоновыми зонами. Значения показателей смертности позволяют выявлять пороговый характер реакции сообщества зоопланктона на антропогенные воздействия, избирательную уязвимость отдельных таксономических групп, а также могут быть использованы для оценки последствий гидротехнических работ на разнотипных водных объектах. Наиболее уязвимыми группами при указанных видах антропогенного воздействия оказались ветвистоусые ракообразные и коловратки.

СПИСОК ПУБЛИКАЦИЙ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Статьи в международных журналах, индексируемых в Web of Science, Scopus

1. Shurganova, G.V. Spatial and temporal dynamics of the species structure of plankton communities in the Cheboksary Reservoir / G.V. Shurganova, V.S. Zhikharev, D.E. Gavrilko, I.A. Kudrin, T.V. Zolotareva, **A.A. Kolesnikov** // *Inland Water Biology*. – 2025. – Vol. 18. – P. 78-89. (Авторский вклад – 20 %).

2. Molkov, A. Investigation of Water Dynamics Nearby Hydroelectric Power Plant of the Gorky Reservoir on Water Environment: Case Study of 2022 / A. Molkov, I. Kapustin, M. Grechushnikova, D. Dobrokhotova, G. Leshchev, E. Vodeneeva, E. Sharagina, **A. Kolesnikov** // *Water*. – 2023. – Vol. 15. – P. 3070. (Авторский вклад – 20 %).

Статьи в изданиях из перечня, рекомендованного ВАК РФ

3. **Колесников, А.А.** Влияние Нижегородской ГЭС на видовую структуру сообществ и смертность зоопланктона Чебоксарского водохранилища / **А.А. Колесников**, Г.В. Шурганова, И.А. Кудрин // *Поволжский экологический журнал*. – 2026. – № 3. – С. 289-301. (Авторский вклад – 80 %).

4. **Колесников, А.А.** Смертность зоопланктона как индикатор воздействия повышенной мутности при дноуглубительных работах (на примере Чебоксарского водохранилища) / **А.А. Колесников**, Г.В. Шурганова, А.В. Моисеев, А.В. Бугров // *Самарский научный вестник*. – 2026. – Т. 15, № 2. – С. 57-65. (Авторский вклад – 80 %).

Тезисы и труды международных и всероссийских конференций (основной список)

5. Колесников, А.А. Не связанная с хищничеством смертность зоопланктона озерной части Горьковского водохранилища и верхней речной части Чебоксарского водохранилища (по данным 2023 г.) / А.А. Колесников, В.С. Жихарев, Д.Е. Гаврилко, Р.Е. Воронин, Г.В. Шурганова // *Биосистемы: организация, поведение, управление: тезисы докладов 77-й Международной школы-конференции молодых ученых, Нижний Новгород, 15-19 апреля 2024 года.* – Нижний Новгород: Федеральное государственное автономное образовательное учреждение высшего образования «Национальный исследовательский Нижегородский государственный университет им. Н.И. Лобачевского». – 2024. – С. 176. (Авторский вклад – 60 %).

6. Колесников, А.А. Планктонные ракообразные (Cladocera, Copepoda) двух водохранилищ средней Волги: видовая структура сообществ и не связанная с хищничеством смертность (по данным 2023 г.) / А.А. Колесников, В.С. Жихарев, Д.Е. Гаврилко, Г.В. Шурганова // *Актуальные проблемы изучения ракообразных: тезисы докладов Четвертой Всероссийской научно-практической конференции с международным участием, пос. Борок Ярославской обл., 23-25 мая 2024 года.* – Севастополь: Институт природно-технических систем. – 2024. – С. 47. (Авторский вклад – 70 %).

7. Шурганова, Г.В. Многолетняя пространственно-временная динамика видовой структуры планктонных сообществ Чебоксарского водохранилища / Г.В. Шурганова, В.С. Жихарев, Д.Е. Гаврилко, И.А. Кудрин, Т.В. Золотарева, А.А. Колесников // *13-й съезд Гидробиологического общества при Российской академии наук, посвященный 300-летию Российской академии наук, Десятилетию науки и технологий в России и 5-летию Архангельского отделения ГБО при РАН: тезисы докладов, Архангельск, 16-20 сентября 2024 года.* – Архангельск: КИРА. – 2024. – С. 64-65. (Авторский вклад – 20 %).

8. Колесников, А.А. Сезонная динамика и смертность зоопланктона устьевого участка р. Оки (по данным 2025 г.) / А.А. Колесников, Д.В. Мушаков, Т.В. Золотарева, Е.А. Саранцев, Г.В. Шурганова // *Проблемы экологии Волжского бассейна: труды 10-й Всероссийской научной конференции, Нижний Новгород, 03-04 декабря 2025 года.* – Нижний Новгород: Волжский государственный университет водного транспорта. – 2025. – С. 13. (Авторский вклад – 80 %).

9. Колесников, А.А. Межгодовая динамика видовой структуры и смертности сообществ зоопланктона при прохождении гидроагрегатов Нижегородской ГЭС (по данным 2021-2023 гг.) / А.А. Колесников, А.А. Мольков, И.А. Капустин, Г.В. Лещев, Г.В. Шурганова // *Биосистемы: организация, поведение, управление: тезисы докладов 78-й Всероссийской с международным участием школы-конференции молодых ученых, Нижний Новгород, 14-18 апреля 2025 г.* – Нижний Новгород: Университет Лобачевского. – 2025. – С. 164. (Авторский вклад – 60 %).

10. Шурганова, Г.В. Межгодовая и пространственная динамика видовой структуры и смертности сообществ зоопланктона при прохождении гидроагрегатов Нижегородской ГЭС / Г.В. Шурганова, А.А. Колесников, А.А. Мольков, И.А. Кудрин, И.А. Капустин, Г.В. Лещев, Е.Ю. Чебан // *Актуальные проблемы планктонологии: V Всероссийская конференция с международным участием. Тезисы докладов. С таксономическим тренингом для молодых ученых, Светлогорск, 08-12 сентября 2025 года.* – Калининград: Калининградский государственный технический университет. – 2025. – С. 137-138. (Авторский вклад – 60 %).

11. Шурганова, Г.В. Видовая структура и смертность планктонных ракообразных водохранилищ Средней Волги в условиях антропогенного воздействия / Г.В. Шурганова, А.А. Колесников // *Актуальные проблемы изучения ракообразных: тезисы докладов пятой Всероссийской научно-практической конференции с международным участием, г. Санкт-Петербург, Россия, 18-20 мая 2026 года.* – Санкт-Петербург: ЛЕМА. – 2026. – С. 123. (Авторский вклад – 50 %).