

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

На правах рукописи

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)

Диссертация на соискание ученой степени

Кандидата биологических наук

Научный руководитель:
доктор биологических наук, профессор
Шурганова Галина Васильевна

Нижний Новгород

2026

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ.....	4
ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ	12
1.1. Многолетняя динамика видовой структуры зоопланктонных сообществ водохранилищ Средней Волги под влиянием природных и антропогенных факторов.....	12
1.2. Влияние антропогенных факторов на показатели смертности зоопланктона.....	20
ГЛАВА 2. ЛИМНОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ВОДОХРАНИЛИЩ...	46
2.1. Горьковское водохранилище и его притоки	46
2.2. Чебоксарское водохранилище и его притоки	51
ГЛАВА 3. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ	57
ГЛАВА 4. ПРОСТРАНСТВЕННО-ВРЕМЕННАЯ ДИНАМИКА И ВИДОВАЯ СТРУКТУРА ЗООПЛАНКТОЦЕНОЗОВ ИССЛЕДУЕМЫХ ВОДОХРАНИЛИЩ	65
4.1. Видовой состав зоопланктона исследованных водных объектов и оценка его экологической приуроченности.....	65
4.2. Основные зоопланктоценозы исследуемых водохранилищ и их пространственное размещение. Количественная оценка воздействия факторов, определяющих показатели видовой структуры зоопланктона в пространственно-временном аспекте	71
ГЛАВА 5. ПРОСТРАНСТВЕННО-ВРЕМЕННАЯ ДИНАМИКА ПОКАЗАТЕЛЕЙ СМЕРТНОСТИ ЗООПЛАНКТОНА ПОД ВОЗДЕЙСТВИЕМ ПРИРОДНЫХ И АНТРОПОГЕННЫХ ФАКТОРОВ	86
5.1. Оценка показателей смертности зоопланктона основных планктонных сообществ исследуемых водохранилищ.....	87
5.2. Влияние Нижегородской ГЭС на видовую структуру сообществ и показатели смертности зоопланктона.....	108
5.3. Влияние скорости течения воды на видовую структуру сообществ и показатели смертности зоопланктона.....	121

5.4. Оценка показателей смертности зоопланктона как индикатора воздействия повышенной мутности воды при дноуглубительных работах и работах по берегоукреплению.....	133
5.5. Воздействие загрязненных сточных вод на показатели смертности зоопланктона.....	153
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	173
ВЫВОДЫ	175
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ.....	177
ПРИЛОЖЕНИЕ	206

ВВЕДЕНИЕ

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 хищниками 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; Охапкин 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 показатели смертности зоопланктона как индикатора воздействия повышенной мутности воды и загрязнённых 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 озёрной 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 показывают 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.

Недоучёт мертвых особей при стандартной камеральной обработке проб приводит к существенному искажению оценок кормовой базы рыб и способности водоёма 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 озёрной части Горьковского водохранилища является впервые выделенной и описанной самостоятельной структурной единицей, отличающейся от ранее охарактеризованного озёрного 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, посвящённая 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. Доля личного участия автора в совместных публикациях пропорциональна числу авторов.

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».

ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

1.1. Многолетняя динамика видовой структуры зоопланктонных сообществ водохранилищ Средней Волги под влиянием природных и антропогенных факторов

Зоопланктон относится к числу наиболее чувствительных и динамичных элементов водных экосистем, выполняя ключевую роль в их функционировании. Являясь важнейшим звеном трофической сети, он обеспечивает трансформацию органического вещества и передачу энергии от первичных продуцентов к консументам более высоких трофических уровней, а также, наряду с фитопланктоном и бактериопланктоном, участвует в формировании качества воды (Алимов, 2000). В некоторых водоёмах планктонные веслоногие и ветвистоусые рачки формируют более 90 % общей биомассы зоопланктона, занимая при этом промежуточное положение в трофической сети между фито-, бактерио- и микрозоопланктоном, с одной стороны, и беспозвоночными хищниками, и рыбами-планктофагами – с другой (Иванова, 1985). Специфика зоопланктона как объекта биоиндикации определяется несколькими его биологическими особенностями: коротким жизненным циклом, обеспечивающим быстрый отклик популяций на изменения среды; заметными различиями в толерантности отдельных таксономических и размерных групп к тем или иным стрессорам; высокой численностью, позволяющей получать статистически надёжные количественные оценки уже при относительно небольшом объёме выборки. Совокупность этих свойств делает зоопланктон одним из наиболее востребованных объектов при оценке экологического состояния водоёмов и степени антропогенного воздействия на них: видовой состав, структура доминирования и количественные показатели развития сообщества традиционно используются как индикаторы трофического статуса и качества водной среды (Андроникова, 1996; Крылов, 2005; Шурганова, 2007).

Водоохранилища представляют собой особый, промежуточный между речными и озёрными, класс водных экосистем, формирующийся в результате подпора реки плотиной и зарегулирования её стока. От естественных озёр они

отличаются искусственным происхождением ложа, унаследованным от речной долины продольным профилем дна, регулируемым и часто существенно изменяющимся уровнем и расходным режимом, а также относительно непродолжительным периодом существования и незавершённостью процессов формирования донных отложений и берегового профиля (Буторин, 1969; Авакян и др., 1987; Эдельштейн, 1998). В отличие от рек, для водохранилищ характерны увеличение времени условного водообмена, снижение скорости течения и формирование в приплотинной части озёровидных условий, нередко сопровождающихся термической и химической стратификацией водной толщи. Сочетание лотических и лимнических свойств определяет высокую пространственную неоднородность гидрологических, гидрохимических и гидробиологических условий водохранилищ (Эдельштейн, 1998; Мочек, Павлов, 2021).

Выраженная пространственная неоднородность сообществ зоопланктона представляет собой важную особенность крупных водохранилищ (Ривьер, 2007; Лазарева, 2010). Продольная зональность – от речного участка с высокой скоростью течения до озёрного участка с замедленным водообменом – задаёт градиент гидрологических и гидрохимических условий, вдоль которого закономерно меняется структура зоопланктоценозов.

В классической схеме районирования равнинных водохранилищ выделяют речной, переходный озёрно-речной и озёрный участки. Речной участок сохраняет основные черты исходного русла – относительно высокие скорости течения, слабую выраженность стратификации и тесную связь с пойменными территориями. По мере продвижения к плотине ширина водоёма увеличивается, скорость течения снижается, вследствие чего формируется переходная озёрно-речная зона. Озёрный участок, примыкающий к плотине, характеризуется наибольшими глубинами, минимальными скоростями течения и наиболее выраженным развитием процессов, свойственных озёрным экосистемам; в летний период здесь может формироваться устойчивая термическая стратификация (Буторин, 1969; Авакян и др., 1987; Эдельштейн, 1998).

Особое положение занимают заливы, формирующиеся в затопленных устьевых областях притоков. По характеру гидрологического режима они сочетают черты водохранилища и питающей его реки и могут характеризоваться повышенной аккумуляцией веществ, поступающих с водосборной площади. Вследствие этого устьевые участки нередко выступают локальными зонами повышенной биологической продуктивности, эвтрофирования и антропогенной нагрузки. Гидроэкологические особенности устьевых областей равнинных водохранилищ, а также их роль в качестве буферных зон между речными и водохранилищными экосистемами рассмотрены в работах А.В. Крылова и соавторов (Крылов, 1997, 2002а; Крылов и др., 2010; Гидроэкология устьевых областей..., 2015).

Особыми условиями характеризуются нижние бьефы гидроузла, расположенные непосредственно ниже плотины. Здесь формируется лотический тип среды, сопровождающийся резким увеличением скорости течения и турбулентности, а также суточными и сезонными колебаниями расхода воды, связанными с режимом работы гидроузла. Верхний и нижний бьефы образуют контрастирующие по гидрологическим условиям участки. В целом различия скорости течения, глубины, степени перемешивания и стратификации водной толщи, а также характера поступления веществ с водосборной площади формируют различные условия существования планктонных организмов. Поэтому пространственная зональность водохранилищ является одним из ключевых факторов, определяющих распределение, видовой состав и структурно-функциональные характеристики сообществ зоопланктона (Быкова и др., 2024).

Масштабное гидростроительство XX века радикально изменило облик крупнейших речных систем. Волга – один из наиболее наглядных примеров: превращение реки в каскад из восьми водохранилищ повлекло за собой глубокую перестройку гидрологического, гидрохимического и биологического режимов (Авакян и др., 1987; Эдельштейн, 1998). Экосистемы возникших водоёмов заняли промежуточное положение между речными и озёрными экосистемами и приобрели собственную специфику, обусловленную искусственным

происхождением и регулируемым режимом (Авакян и др., 1987). Для водной экологии такие объекты явились удобной моделью для изучения экзогенных сукцессий и формирования новых гидробиоценозов (Шурганова, Черепенников, 2011).

Становление сообществ зоопланктона в новом водохранилище представляет собой пример экзогенной сукцессии, вызванной сменой гидрологического и трофического режимов (Дзюбан, 1965; Мельников, 1966). Этот процесс описывается как последовательность трёх стадий: разрушение исходных речных биоценозов, вспышка численности отдельных видов рачков и стабилизация в виде лимнофильного комплекса с доминированием ветвистоусых ракообразных и высокой суммарной биомассой (Дзюбан, Мордухай-Болтовской, 1965; Мельников, 1966). Для зоопланктона водохранилищ в целом, в отличие от озёр сопоставимой площади, характерны более низкое видовое богатство планктонных коловраток и ракообразных на речных и переходных участках, преобладание эврибионтных, толерантных к колебаниям солёности, температуры и течения форм на протяжении всего года и заметно более резкая, чем в озёрах, продольная и сезонная смена доминирующих комплексов видов (Крылов, 2005; Ривьер, 2007; Лазарева, 2010). В первые годы существования водохранилищ происходят значительные межгодовые перестройки видовой структуры сообществ зоопланктона с высокими скоростями и изменяющимся направлением. Дальнейшее становление лимнофильного комплекса водохранилищ продолжается десятилетиями и характеризуется меньшими скоростями межгодовых перестроек, однако устойчивым их направлением (Шурганова, 2007; Шурганова, Черепенников, 2010).

Горьковское и Чебоксарское водохранилища, выбранные в качестве объектов настоящего исследования, представляют собой характерные звенья Волжского каскада: их трофический статус варьирует от мезотрофного до гиперэвтрофного, а расположение в густонаселённых и промышленно освоенных регионах Европейской России обуславливает многокомпонентную антропогенную нагрузку, как от точечных выпусков, так и от диффузного стока с

водосбора (Минеева, 2004; Гелашвили и др., 2012; Корнева, 2015; Mineeva et al., 2021). Чебоксарское водохранилище отличается особенностями формирования: оно возникло в условиях уже сложившейся системы волжских водохранилищ, поэтому его зоопланктонные сообщества формируются видами из вышерасположенных водохранилищ каскада и его притоков (Шурганова, 2007).

Применение методов многомерного анализа к материалам по водохранилищам Средней Волги показало, что планктонные сообщества занимают на акватории пространственно непрерывные области, которые в векторном пространстве численностей видов можно представить как обособленные компактные скопления (Шурганова, 2007; Шурганова, Черепенников, 2010; Шурганова и др., 2014). Такой подход позволяет выделять зоопланктоценозы и проводить границы между ними; различия между соседними ценозами определяются численностью дискриминантных видов и динамикой перестройки видовой структуры (Черепенников и др., 2004; Шурганова, 2007).

Различия в динамике видовой структуры зоопланктоценозов в процессе их формирования и развития Горьковского и Чебоксарского водохранилищ подробно рассмотрены Г.В. Шургановой в рамках докторского исследования (Шурганова, 2007). Горьковское водохранилище, заполненное до проектной отметки в 1955-1957 гг. и существующее в стабильном уровнежном режиме уже около семи десятилетий, к настоящему времени прошло основные стадии экзогенной сукцессии и характеризуется относительно сформированным комплексом зоопланктоценозов с выраженной продольной дифференциацией. Чебоксарское водохранилище, заполнение которого началось в 1981 г. до сих пор не завершено до проектной отметки нормального подпорного уровня. В результате многолетних мониторинговых исследований видовой структуры Чебоксарского водохранилища выявлена её межгодовая динамика с момента создания водохранилища на протяжении более чем сорокалетнего периода его существования. Перестройки видовой структуры зоопланктонных сообществ, хорошо отражающие воздействие различного рода факторов, как природных, так и антропогенных, и сопровождающиеся изменением занимаемых

зоопланктоценозами акваторий, свидетельствуют о продолжающихся активных динамических процессах в экосистеме водохранилища (Шурганова и др., 2025).

Для зоопланктона малых рек показано, что структурная организация сообщества закономерно перестраивается вдоль продольного профиля водотока в связи с изменением степени проточности (Крылов, 2002б), а на реках с высокой антропогенной нагрузкой распределение зоопланктона по продольному профилю оказывается дополнительно осложнено локальными источниками загрязнения (Подшивалина, 2013).

Отдельного рассмотрения заслуживает вопрос о применении понятий природных и антропогенных факторов применительно к водохранилищам. К природным факторам многолетней динамики зоопланктона обычно относят внутривековые и многолетние колебания водности бассейна и связанные с ними изменения температурного и ледового режима, естественную сукцессию сообществ по мере старения водоёма (заиление, зарастание мелководий, накопление органического вещества в донных отложениях), а также межгодовые климатические флуктуации, определяющие сроки весеннего прогрева, продолжительность вегетационного сезона и интенсивность летней стратификации (Эдельштейн, 1998; Крылов, 2005). К антропогенным факторам относят прямое гидротехническое воздействие (регулирование стока, изменение уровня режима, эксплуатация гидроузлов, включая тепловое загрязнение водоёмов-охладителей), эвтрофирование за счёт поступления биогенных элементов с водосбора и со сточными водами, химическое загрязнение, механическое воздействие судоходства и дноуглубления, биологические инвазии, ускоренные хозяйственной деятельностью человека. Каждый из перечисленных факторов имеет собственный характер проявления в многолетней динамике зоопланктона: одни (эвтрофирование, инвазии) действуют направленно и кумулятивно, вызывая устойчивый сдвиг структуры сообщества на протяжении ряда лет, тогда как другие (колебания уровня, залповые сбросы, паводковые явления) проявляются эпизодически, создавая межгодовую изменчивость на фоне направленного тренда (Эдельштейн, 1998; Shurganova et al., 2025).

Особое место среди природных и одновременно регулируемых человеком факторов занимает уровенный режим водохранилищ, специфика многолетней динамики которого принципиально отличает эти водоёмы от большинства естественных озёр. В отличие от озёр, где колебания уровня воды определяются, главным образом, балансом осадков и испарения и, как правило, не превышают десятков сантиметров в год, для водохранилищ характерны регулируемые сезонные и даже суточные сработки и наполнения, амплитуда которых на волжских водохранилищах может достигать нескольких метров (Авакян и др., 1987; Эдельштейн, 1998). Эта особенность непосредственно определяет своеобразие литоральных и пелагических сообществ зоопланктона водохранилищ. На мелководьях, периодически осушаемых при сбросе уровня воды, литоральные ценозы зоопланктона либо вовсе не успевают сформироваться, либо развиваются по укороченному, «пионерному» типу, тогда как в озёрах со стабильным уровнем в прибрежной зоне складываются устойчивые многолетние комплексы, связанные с высшей водной растительностью (Ривьер, 2007; Wantzen et al., 2008; Leira, Cantonati, 2008). Пелагические сообщества водохранилищ, напротив, в меньшей степени зависят от колебаний уровня, однако испытывают на себе эффект интенсивного ветрового перемешивания водных масс, которое в условиях большой открытой акватории и относительно небольшой средней глубины водохранилищ выражено сильнее, чем в озёрах сопоставимого объёма (Дзюбан, Ривьер, 1976). Многолетняя направленность изменений уровенного режима способна опосредованно влиять на многолетнюю динамику зоопланктона через изменение площади и продолжительности существования мелководных зон, являющихся важными местами нереста рыб и нагула молоди, а значит и зонами повышенного пресса хищников на зоопланктон (Wantzen et al., 2008; Leira, Cantonati, 2008).

Современное состояние зоопланктонных сообществ водохранилищ во многом обусловлено процессами эвтрофирования, которые развиваются вследствие поступления биогенных элементов как с водосборной территории, так и со сточными водами антропогенного происхождения (Минеева, 2004; Корнева,

2015). В условиях эвтрофирования в сообществах статистически значимо снижается общее видовое богатство и видовое богатство ветвистоусых ракообразных, а доля кладоцер в общей численности падает (Гаврилко и др., 2024). При этом увеличивается роль коловраток-индикаторов эвтрофии, таких как *Brachionus calyciflorus* и *Keratella quadrata* (Селивончик, 2024). С эвтрофированием тесно связано и массовое развитие фитопланктона, в первую очередь цианобактерий («цветение» воды), которое оказывает комплексное негативное воздействие на зоопланктон. Доминирование цианобактерий приводит к сдвигу в структуре трофической сети, поскольку эти водоросли часто являются низкокачественным или труднодоступным кормом для фильтраторов (Brett, Muller-Navarra, 1997; Гладышев и др., 2003). Дефицит эссенциальных компонентов в рационе, а также возможное токсическое действие ведут к голоданию зоопланктёров и, как следствие, к повышению их смертности (Гладышев и др., 2003; Семенова, 2010). При кислородном дефиците, который развивается в ходе разложения отмирающей фитопланктонной биомассы, отмечается сокращение общей численности сообщества за счёт снижения количества кладоцер, а структура доминирования трансформируется в сторону увеличения доли более толерантных циклопоидных копепод (Лазарева, Копылов, 2011; Лазарева и др., 2024).

Биологические инвазии являются сильным фактором трансформации зоопланктонных сообществ в водохранилищах (Попов, 2013; Лазарева и др., 2018). Параллельно с расселением северных видов сформировался встречный поток южных, в том числе солоноватоводных форм, который резко интенсифицировался в 2000-х годах в связи с изменением климата и антропогенным изменением гидрологической сети (Лазарева, 2022; Тарасова и др., 2025). В водохранилищах крупных речных каскадов активно расселяются понто-каспийские вселенцы (копеподы *Heterocope caspia*, *Eurytemora caspica*, *Calanipeda aquaedulcis*, кладоцеры *Cornigerius maeoticus*, *Cercopagis pengoi*), а также виды из других зоогеографических областей (*Acanthocyclops americanus*, *Thermocyclops taihokuensis*, *Thermocyclops vermifer*) (Лазарева и др., 2018;

Жихарев и др., 2021; Alekseev, 2021). Эти виды способны не только изменять видовую структуру, но и занимать доминирующее положение, влияя на трофические сети (Лазарева, 2022). Успешная натурализация чужеродных видов часто объясняется их более быстрым ростом, высокой плодовитостью и эффективным хищничеством (Alekseev, 2021). Устьевые области притоков и судоходные каналы служат важными коридорами для распространения инвазионных видов, где создаются специфические условия, благоприятные для их развития (Жихарев и др., 2021; Тарасова и др., 2025).

Таким образом, многолетняя динамика и пространственная структура зоопланктонных сообществ водохранилищ определяются взаимодействием естественной сукцессии, специфического для этого типа водоёмов 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. 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.

1.2. Влияние антропогенных факторов на показатели смертности зоопланктона

Изучение смертности зоопланктона является важнейшей, но методически сложной задачей гидроэкологии. Традиционный подход к оценке общей смертности в популяциях основан на косвенном расчёте – как разницы между рождаемостью и смертностью (Полищук, 1980, 1986; Гиляров, 1987; Polishchuk, Ghilarov, 1981; Polishchuk, 1992). Однако данный метод обладает существенным недостатком: он аккумулирует погрешности, возникающие при определении обеих расчётных величин, вследствие чего смертность неизбежно определяется с большей ошибкой, чем другие кинетические характеристики популяции. К тому

же такой подход не даёт возможности разделить гибель, обусловленную выеданием хищниками, и так называемую «естественную» смертность, не связанную с прессом хищничества (Дубовская, 2009). Общая смертность включает как смертность от потребления хищниками, так и смертность от старости, болезней, паразитов, голодания, а также от действия неблагоприятных физических и химических факторов природного и антропогенного происхождения. Термин «естественная смертность» в данном контексте является синонимом английского «non-consumptive mortality» – последние десятилетия особое внимание гидроэкологов привлекает оценка именно не связанной с хищничеством смертности, поскольку она представляет собой интегральный показатель, отражающий суммарное воздействие на популяции целого комплекса стрессовых факторов, который принято подразделять на биотические (голодание, паразиты, токсины конкурентов и симбионтов), абиотические природные (температура, освещённость, гидродинамика) и антропогенные (загрязнение, гидротехническое строительство, изменение гидрологического режима) (Дубовская, 2009; Tang et al., 2014; Elliott, Tang, 2011).

Первые указания на присутствие в толще воды значительного количества мёртвых беспозвоночных, не имеющих видимых признаков разложения и ошибочно учитываемых как живые при стандартной обработке проб счётным методом, относятся ещё к первой половине XX века (Кастальская-Карзинкина, 1935) и впоследствии неоднократно подтверждались отечественными исследователями (Дубовская, 1987; Гладышев, 1993; Смельская, 1995; Дубовская и др., 1999). Мёртвые организмы, утрачивая свои индивидуальные функции, создают лишь видимость высокой биомассы, не способной к продуцированию вторичного органического вещества и участию в процессах самоочищения водоёма, что делает их учёт необходимым условием корректной оценки продукционных показателей и применения различных индексов и индикаторных организмов зоопланктона для диагностики качества воды (Андроникова, 1996; Дубовская и др., 1999).

В конце XX – начале XXI столетия был предложен прямой подход к оценке смертности, не связанной с хищничеством, который основан на дифференциации живых и погибших зоопланктонных организмов в пробах с применением витальных красителей (Seepersad, Crippen, 1978; Гладышев, 1993; Dubovskaya et al., 2003; Семенова, 2010). Суть метода заключается в том, что свежееотобранный материал обрабатывается специфическим красителем, который проникает сквозь повреждённые мембраны мёртвых клеток и окрашивает их, тогда как живые особи остаются неокрашенными. Для пресноводного зоопланктона наиболее действенным признан анилиновый голубой: он придаёт мёртвым организмам синюю окраску, в то время как живые экземпляры либо вовсе не воспринимают краситель, либо окрашиваются фрагментарно, исключительно в местах механического повреждения (Дубовская, 2008; Bickel et al., 2008). Для морского и солоноватоводного зоопланктона, напротив, применяется нейтральный красный, окрашивающий живые клетки за счёт их лизосомальной активности, тогда как мёртвые особи остаются неокрашенными (Elliott, Tang, 2009; Tang et al., 2006, 2014). Методика рассчитана на выявление особей, погибших в промежутке от 1 часа до 2-3 суток до момента отбора пробы, что позволяет исключить из учёта организмы, травмированные непосредственно в процессе сбора материала (Tang et al., 2006; Дубовская, 2008). Сравнительная оценка методов окрашивания нейтральным красным и анилиновым голубым для пресноводного зоопланктона показала, что метод анилинового голубого является более предпочтительным, поскольку он непродолжителен по времени (15 мин), хорошо окрашивает все таксономические группы зоопланктона, а мёртвые организмы легко идентифицируются под микроскопом. Ввиду особенностей жизнедеятельности и восприятия красителей наиболее подходящими группами для оценки не связанной с хищничеством смертности признаны ветвистоусые (Cladocera) и веслоногие (Copepoda) ракообразные (Семенова, 2010).

В качестве интегральной характеристики не связанной с хищничеством смертности широко применяется доля мёртвых особей в популяции – показатель, рассчитываемый как отношение численности (или биомассы) погибших

организмов к общей численности (биомассе) живых и мёртвых особей, выраженное в процентах (Дубовская, 1987; Дубовская и др., 1999; Семенова и др., 2010). Установлено, что доля мёртвых особей обнаруживает тесную корреляцию с величиной не связанной с хищничеством смертности, определённой прямым методом, что подтверждает её надёжность в качестве индикатора экологического состояния популяции (Дубовская, 2005). Этот показатель особенно важен при разовых мониторинговых съёмках больших акваторий, когда расчёт классической смертности затруднён (Дубовская и др., 1999; Щука, 2002). В качестве фоновой (нормального) уровня для рачкового зоопланктона в водоёмах, не испытывающих выраженного антропогенного пресса, обычно принимают 5-6 % от суммарной численности; превышение этого значения свидетельствует о неблагоприятном состоянии сообщества (Семенова, 2010; Семенова, 2011), тогда как в водах, подверженных антропогенной нагрузке, доля мёртвых особей может достигать 25-30 % и более (Семенова, 2010; Elliott, Tang, 2011).

Исследования, проведённые в водоёмах различного типа, выявили значительную пространственную и временную изменчивость доли мёртвых особей в зоопланктоне, а также её высокую чувствительность к антропогенному воздействию. Отдельные работы посвящены выявлению различий доли мёртвых организмов в пределах одного водоёма в зависимости от локальной антропогенной нагрузки (Сергеева, 1988; Кожова, 1991; Гладышев, 1993; Смельская, 1994, 1995; Семенова, 2010), однако все они демонстрируют сходную закономерность. Так, при исследовании оз. Байкал было выявлено, что доля мёртвых особей зоопланктона в районе сбросов Байкальского целлюлозно-бумажного комбината в 2-6 раз выше, чем на фоновых участках (Кожова, 1991). В Сыдинском заливе Красноярского водохранилища также наблюдалось повышенное обилие мёртвых особей на участке, испытывающем непосредственное влияние сброса сточных вод (Гладышев, 1993). В оз. Галичское (Костромская обл.) максимальная доля мёртвых особей *Mesocyclops leuckarti* была отмечена на участке, расположенном в зоне плохо работающих очистных сооружений, принимающих промышленно-бытовые стоки г. Галича (15,0 % от

валовой численности вида), тогда как в центральной части водоёма, не испытывающей точечного влияния стоков, этот показатель был на порядок ниже (0,17-0,53 %) (Смельская, 1994, 1995). В водоёмах Калининградской и Ярославской областей также выявлена чёткая зависимость доли мёртвых особей от уровня антропогенной нагрузки. В гиперэвтрофном Куршском заливе доля мёртвых особей в общей численности и биомассе зоопланктона была заметно выше на участках с наиболее выраженными процессами эвтрофирования и застойными явлениями: в центральной части залива средние значения этого показателя в годы со слабым развитием «цветения» составляли 2,1-2,6 %, тогда как в периоды массового размножения синезелёных водорослей возрастали до 6,1-6,9 %, а в прибрежной зоне достигали в отдельные сроки 54,9 % от численности и 49,8 % от биомассы (Семенова, 2010; Семенова, 2013). При этом наибольшие средние за сезон доли мёртвого зоопланктона неизменно отмечались на участке, где сильнее всего выражены процессы загрязнения и застоя вод, а наименьшие – в зонах, подверженных влиянию проточного речного стока (Семенова, 2010). В мезотрофном озере Плещеево доля мёртвых особей не превышала 1,2 % по численности и 0,5 % по биомассе, тогда как в эвтрофном озере Неро она составляла 3,6-6,2 % от численности и 2,3-3,7 % от биомассы (Семенова и др., 2017). В городских водоёмах Калининграда, испытывающих наиболее интенсивную антропогенную нагрузку, доля мёртвых особей варьировала от 5,0 до 16,2 %, тогда как в водоёмах на периферии города этот показатель не превышал 0,3-2,3 % (Семенова, 2013). Данная закономерность служит убедительным доказательством того, что показатель смертности зоопланктона является чувствительным индикатором качества водной среды и может успешно применяться для классификации водоёмов по уровню антропогенной нагрузки.

Значительное антропогенное воздействие на зоопланктон может наблюдаться не только в результате общего ухудшения качества воды, но и непосредственно при прохождении водных масс через гидротехнические сооружения. В связи с этим, кроме интегральной доли мёртвых особей, для

оценки локального антропогенного воздействия на конкретный гидроузел показательны и данные о смертности зоопланктона непосредственно при прохождении через сооружения ГЭС. Так, на Нижегородском гидроузле (плотина Горьковской ГЭС) показано, что после прохождения зоопланктона через её агрегаты численность доминирующего вида *Daphnia galeata* снижалась в 1,7 раза (с 3,84 до 2,29 тыс. экз./м³), при этом основная убыль организмов приходилась на веслоногих рачков – численность науплиальных и копепоидитных стадий *Copepoda* сокращалась соответственно в 3 и 5 раз, число видов уменьшалось в 1,5 раза (Шурганова и др., 2017).

Сезонная динамика доли мёртвых особей в зоопланктоне, как правило, характеризуется наличием нескольких пиков, положение и амплитуда которых определяются сочетанием региональных гидрологических, трофических и климатических условий. В Куршском заливе повышенные значения доли мёртвых особей фиксировались в начале вегетационного сезона (весной), что, по всей вероятности, обусловлено комплексом факторов: гидродинамическими процессами (интенсивным ветровым перемешиванием), пониженной температурой воды, дефицитом кормовых ресурсов и сезонной сменой структуры сообщества. Второй, более выраженный пик приходился на летне-осенний период и совпадал с массовым развитием токсичных цианобактерий («гиперцветением») и сопутствующим вторичным загрязнением акватории (Семенова, 2010; Семенова и др., 2013). Экстремально жаркое лето 2010 г. на Европейской территории России спровоцировало небывало интенсивное развитие синезелёных водорослей в Куршском заливе, что привело к максимальным за всю историю наблюдений значениям смертности зоопланктона и формированию «заморных зон» (Семенова, 2011). Двухпиковая сезонная модель смертности зоопланктона отмечена и для других типов водоёмов, в том числе для малых водохранилищ и озёр умеренных широт (Dubovskaya et al., 2003; Дубовская, 2006). Для эстуарных и морских экосистем умеренных широт также описана выраженная сезонность не связанной с хищничеством смертности копепод, тесно приуроченная к периодам летней гипоксии придонных слоёв (Elliott et al., 2013). Сходная сезонная тенденция

снижения доли живых Copepoda от холодного к тёплому периоду (примерно с 70 до 15 %) с отдельными эпизодами роста в переходные месяцы отмечена и для прибрежных вод Севастопольской бухты и открытого побережья Чёрного моря (Литвинюк и др., 2011; Литвинюк, 2015). Для высокоширотных морских экосистем, напротив, показана принципиально иная, «одновершинная» сезонная модель: смертность зоопланктона, не связанная с хищничеством, в арктических водах достигала максимума в период интенсивного весеннего цветения фитопланктона и резко снижается в период полярной ночи, когда основная часть популяции переходит в состояние диапаузы на глубине (Daase, Søreide, 2021).

Вопрос о вертикальном распределении мёртвого зоопланктона в водной толще остается открытым. Ряд авторов указывает на существование значимых различий в доле мёртвых особей по горизонтам отбора проб, связывая их со скоплением трупов либо в придонных слоях за счёт процессов седиментации, дефицита кислорода и разложения органического вещества, либо в поверхностном горизонте за счёт скопления там токсичных синезелёных водорослей (Кастальская-Карзинкина, 1935; Кожова, 1991; Сиренко, 1972; Щука, 2002; Семенова, 2010). Другие исследователи, напротив, не обнаруживают достоверных различий доли мёртвых особей между горизонтами, что связывается с хорошей перемешиваемостью водных масс вследствие проточности либо небольшой глубины изучаемых водоёмов (Дубовская, 1987; Tang et al., 2006; Bickel et al., 2008). Показательны в этом отношении данные о судьбе трупов зоопланктона в стратифицированных водных объектах. Наблюдаемое снижение численности мёртвых организмов с глубиной в морских акваториях обычно связывают с их последовательной элиминацией в толще воды при оседании – за счёт выедания некрофагами, разложения микробным сообществом либо перехода в бентические цепи (Elliott et al., 2010). Для стратифицированных солоноватых озёр Хакасии показано, что доля мёртвых особей в среднем невелика (5,2 % по численности) и закономерно возрастает в гипolimнионе за счёт оседания трупов из вышележащих слоёв, тогда как в эпи- и металимнионе основная их часть успевает разложиться: рассчитанный на основе профилей живого и мёртвого

зоопланктона коэффициент деградации достигал 0,56-0,82 в озёрах Шунет и Ши́ра. Исключением оказались копепо́ды оз. Власьево, для которых деградация была вдвое медленнее (0,27-0,42), что связывают со сниженной скоростью оседания трупов в условиях повышенной плотности воды и резких градиентов плотности при стратификации (Tolomeev et al., 2022; Tolomeev et al., 2025). Такое противоречие свидетельствует о том, что характер вертикального распределения мёртвого зоопланктона в решающей степени определяется гидродинамическим режимом конкретного водоёма и степенью его стратификации, что делает необходимой эмпирическую проверку этого вопроса применительно к отдельным акваториям водоемов, различающимся по ряду лимнологических характеристик.

Обобщение обширного литературного материала позволяет выделить несколько групп факторов, обуславливающих не связанную с хищничеством смертность зоопланктона: природные биотические, природные абиотические и антропогенные. Голодание, вызванное дефицитом кормовых ресурсов как в количественном, так и в качественном отношении, представляет собой, вероятно, одну из наиболее значимых и вместе с тем часто недооцениваемых причин гибели организмов (Threlkeld, 1976; Tessier, 1983; Hulsman, 2003); важно подчеркнуть, что голодание нередко выступает не самостоятельным фактором, а следствием действия других причин – как биотических (конкуренция, доминирование низкокачественного фитопланктона), так и абиотических или антропогенных (эвтрофирование, «цветение» цианобактерий, повышение мутности воды, снижающее продукцию фитопланктона). В современной научной литературе особый акцент делается на качестве пищи, которое определяется не только её обилием, но и содержанием эссенциальных соединений – полиненасыщенных жирных кислот (ПНЖК), прежде всего семейства $\omega 3$, а также стеринов, фосфора и азота (Brett, Muller-Navarra, 1997; Muller-Navarra et al., 2000; Gladyshev et al., 2006). Дефицит этих элементов в сестоне приводит к замедлению роста, снижению плодовитости и повышению смертности ракообразных. Так, для водохранилища Бугач (бассейн Енисея) было показано, что сезонная динамика естественной смертности дафний более чем наполовину определялась

содержанием эйкозапентаеновой кислоты (ЭПК) в сестоне (Гладышев и др., 2003; Дубовская, 2006). Плохое качество пищи, особенно в периоды массового развития синезелёных водорослей, которые являются неполноценным кормом, может быть основной причиной летней депрессии зоопланктона в эвтрофных водоёмах (Weers, Gulati, 1997; Hulsmann, Voigt, 2002; Hulsmann, 2003). Показательно, что в том же водохранилище Бугач сезонная изменчивость доли мёртвых особей характеризовалась чёткими пиками, причём возрастание этого показателя у дафний и циклопов нередко совпадало с фазами снижения их численности, что свидетельствует о значительной роли не связанной с хищничеством смертности в популяционной динамике этих организмов. В среднем за вегетационный сезон эта форма смертности составляла около 30 % от общей удельной смертности, а в отдельные даты достигала почти 100 % (Dubovskaya et al., 2003; Дубовская, 2006).

Среди биотических факторов, действующих на зоопланктон, следует отметить воздействие токсичных метаболитов синезелёных водорослей (цианотоксинов), а также паразитов и эпибионтов. Массовое развитие цианобактерий в период «цветения» воды может обуславливать гибель зоопланктона не только вследствие токсического действия, но и за счёт ухудшения кормовой базы, а также возникновения кислородного дефицита в водной толще (De Bernardi, Giussani, 1990; Кармайкл и др., 1993). В Куршском заливе показатели смертности зоопланктона положительно коррелировали с биомассой потенциально токсичных видов *Microcystis* spp. ($r = 0,62-0,91$) и *Planktothrix* sp. ($r = 0,60-0,69$), а также, хотя и в меньшей степени, с биомассой *Aphanizomenon* sp. ($r = 0,44-0,69$). Напротив, с биомассой и долей диатомовых и зелёных водорослей, развивающихся как бы в противовес синезелёным, были получены достоверные отрицательные корреляции (Семенова и др., 2013). Устойчивая положительная связь показателей смертности с биохимическим потреблением кислорода (БПК₅, $r = 0,48-0,75$) и содержанием биогенных элементов в этом же водоёме подтверждает, что негативное воздействие «цветения» реализуется не только через прямую токсичность, но и через сопутствующее органическое загрязнение при отмирании избыточной массы

фитопланктона (Семенова и др., 2013). Однако важно отметить, что лабораторные и натурные исследования не всегда подтверждают решающую роль токсичности: в водохранилище Бугач, несмотря на интенсивное летнее «цветение», не было выявлено связи между токсичностью воды и показателями смертности рачкового зоопланктона (Дубовская и др., 2002), что свидетельствует о том, что негативное воздействие «цветения» может определяться не столько токсичностью, сколько низкой пищевой ценностью цианобактерий как кормового объекта.

По данным А.С. Семеновой (2010), таксономические группы зоопланктона различаются по чувствительности к «цветению» и вторичному загрязнению. В порядке возрастания чувствительности они располагаются следующим образом: Cyclopoida → Rotifera → Cladocera. Таким образом, ветвистоусые ракообразные характеризуются наибольшей уязвимостью, тогда как циклопоидные копеподы – наибольшей толерантностью к данным факторам.

Паразиты и эпибионты также способны вносить существенный вклад в смертность зоопланктонных организмов: известны случаи массовых эпизоотий, вызываемых грибковыми инфекциями (Зелезинская, 1966; Столбунова, 2006) либо поражением микропаразитами (Gries, Gude, 1999; Bittner et al., 2002), например, в оз. Плещеево массовое поражение *Daphnia cucullata* грибом-паразитом приводило к гибели до 70 % численности популяции (Столбунова, 2006). Эпибионты, даже если они не являются непосредственной причиной гибели хозяина, способны снижать его подвижность и интенсивность фильтрационной активности, что повышает уязвимость организма перед хищниками (Willey et al., 1990; Dubovskaya et al., 2005).

Среди абиотических факторов природного происхождения, оказывающих влияние на зоопланктон, можно выделить повышенную температуру воды и высокую скорость течения. Превышение температурного оптимума (обычно выше 26-30 °С для большинства дафний) может приводить к увеличению смертности, особенно в мелководных водоёмах в жаркие периоды (Giebelhausen, Lampert, 2001; Вербицкий, Вербицкая, 2000, 2002). Высокая скорость течения может механически повреждать зоопланктёров, особенно крупных и тонкостенных

фильтраторов, что подтверждается увеличением доли мёртвых особей в реках и на участках с интенсивным водообменом (Телеш, 1986; Дубовская, 1987). Установлено, что скорость течения 0,25 м/с является критической для развития лимнического рачково-коловраточного планктона (Дубовская, 2006), тогда как по другим оценкам, полученным для системы «водохранилище → нижний бьеф», критической для выживания зоопланктона считается несколько более высокая скорость – около 0,3 м/с (Экспертное заключение..., 1995); при скоростях выше 1 м/с доля погибших рачков резко нарастает, достигая, по разным оценкам, до нескольких десятков процентов в зависимости от расстояния до источника турбулентности (Дубовская, 2006; Герасимов и др., 2023). Ветровое перемешивание и прибойные явления также способствуют повышению смертности пелагических форм, особенно в мелководных литоральных зонах (Дзюбан, Ривьер, 1976; Дзюбан, 1983); в частности, в водохранилищах при скорости ветра 4-6 м/с численность кладоцер на мелководьях может снижаться на 88-90 % (Дзюбан, Ривьер, 1976). Именно непосредственное воздействие скорости течения и турбулентности, возникающих как естественным путём, так и при работе гидротехнических сооружений, представляет наибольший интерес для настоящего исследования.

Таким образом, доля мёртвых особей зоопланктона представляет собой информативный интегральный показатель, чувствительность которого к комплексу биотических, абиотических природных и антропогенных стрессовых факторов подтверждена для водоёмов разного трофического статуса – от олиго-мезотрофных озёр до гипертрофных водохранилищ, загрязнённых участков крупных рек и морских акваторий разных широт. Наибольшей чувствительностью к пищевому, гидродинамическому и токсическому стрессу обладают ветвистоусые ракообразные, что связано с их фильтрационным типом питания и тонкими покровами тела, тогда как коловратки и циклопоидные копеподы демонстрируют относительно более высокую устойчивость.

Оценка не связанной с хищничеством смертности рекомендована рядом авторов для включения в программы мониторинга экологического состояния

водоёмов как показатель, способный сигнализировать о неблагополучии задолго до его проявления на уровне видовой структуры или суммарной биомассы сообщества (Дубовская, 2006; Семенова, 2010). Применительно к Горьковскому и Чебоксарскому водохранилищам единичные данные о доле мёртвых особей зоопланктона в связи с гидравлическим воздействием Нижегородского гидроузла и повышенной мутностью воды приведены лишь в отдельных публикациях и тезисной форме (Постоев, 1997; Шурганова и др., 2017; Колесников, 2022; Тарасова и др., 2025), тогда как систематические многолетние наблюдения за этим показателем в условиях комплексного антропогенного воздействия для данных водоёмов отсутствуют.

Антропогенное воздействие на водные экосистемы редко ограничивается каким-то одним процессом: оно реализуется через широкий спектр направленных и опосредованных эффектов – от прямого гидротехнического и механического воздействия до химического и биогенного загрязнения, совокупность которых приводит к трансформации видовой структуры сообществ и общей деградации экосистем (Шурганова и др., 2017). Применительно к водохранилищам Волжского каскада целесообразно последовательно рассмотреть основные группы антропогенных факторов, наиболее часто фигурирующие в литературе как значимые причины повышенной смертности зоопланктона: гидротехническое строительство и эксплуатацию гидроузлов, антропогенную трансформацию гидрологического режима – регулирование стока, колебания уровня воды, дноуглубительные и берегоукрепительные работы и связанное с ними повышение мутности, а также химическое и биогенное загрязнение сточными водами.

Строительство и эксплуатация гидроэлектростанций (ГЭС) и других гидротехнических сооружений оказывает существенное, часто недооцениваемое влияние на зоопланктон (Авакян и др., 1987; Эдельштейн, 1998; Логинов, Гелашвили, 2016; Логинов, 2017). Воздействие ГЭС на сообщества зоопланктона многокомпонентно и включает как непосредственное механическое повреждение бьобьорганов при транзите через турбины, так и опосредованные эффекты, связанные с изменением гидрологического режима в нижнем бьефе.

При прохождении водных масс через турбины ГЭС зоопланктон подвергается воздействию комплекса разрушительных факторов: механическому удару о лопасти, резкому перепаду давления (кавитации), высокой турбулентности и сдвиговым напряжениям (Muir, 1959; Cada, 1990; Павлов и др., 1999). Ключевыми механизмами воздействия водного потока на гидробионтов при прохождении через проточные тракты гидротурбин являются механическое повреждение при столкновении с конструктивными элементами, резкие перепады давления, кавитационные явления, а также влияние турбулентности и сдвиговых напряжений, возникающих при внезапных изменениях скорости и направления течения. Наибольшая доля травмирования и гибели гидробионтов связана с перепадом давления и кавитацией: при перемещении из верхнего бьефа в нижний планктон последовательно проходит через зону сжатой жидкости перед рабочим колесом, зону разрежения в области рабочего колеса на выходе в отсасывающую трубу и вновь зону сжатой жидкости в отсасывающей трубе. В зоне разрежения вокруг тела организма формируется заполненная паром полость (кавитационная каверна); при последующем попадании в зону повышенного давления эта полость мгновенно схлопывается, а возникающая при этом высокоскоростная микроструя жидкости способна разрушить или травмировать организм (Ахметшин, 2006). Разрушенные тела зоопланктёров при этом создают дополнительный поток органического загрязнения в нижнем бьефе, снижая тем самым её потенциальную способность к самоочищению (Сорокин, 1990).

Конструктивные различия высоконапорных и низконапорных ГЭС определяют специфику их воздействия на гидробионтов по мнению Ю.В. Герасимова с соавторами (2024) для низконапорных станций, к которым, как правило, относят и гидроузлы Средней Волги, типичен неглубокий, приближенный к поверхности водозабор, захватывающий наиболее продуктивный и прогретый слой воды, населённый пелагическими организмами. Однако, конкретная глубина водозаборных отверстий и характер вертикального распределения зоопланктона над ними для каждого отдельного гидроузла Волжского каскада, включая Горьковский и Чебоксарский, определяются

локальными гидрофизическими условиями и не могут быть однозначно перенесены с данных по другим станциям без учёта батиметрии приплотинного плёса и интенсивности вертикального перемешивания.

Специальные натурные исследования структуры течений и глубин в озёрной части Горьковского водохранилища с использованием акустических средств измерений показывают, что для мелководных, хорошо прогреваемых и интенсивно ветро-волновым и стоковым перемешиванием охватываемых приплотинных участков равнинных водохранилищ Средней Волги устойчивая термическая стратификация водной толщи в летний период выражена слабо, а водная толща над водозаборными сооружениями оказывается практически однородной по большей части своей глубины (Капустин, Мольков, 2019). В этих условиях, в отличие от глубоких, устойчиво стратифицированных водохранилищ, водозаборные сооружения низконапорных гидроузлов вовлекают в приёмный поток практически все слои водного столба, а не только его поверхностную часть, что подтверждается и данными о межгодовой и пространственной динамике видовой структуры и смертности зоопланктона при прохождении гидроагрегатов Нижегородской ГЭС на Горьковском водохранилище (Постоев, 1997; Шурганова и др., 2017).

Данные о степени травмирования зоопланктона при прохождении через турбины ГЭС в литературе весьма разнородны, а мнения исследователей о ведущем механизме гибели организмов в нижнем бьефе расходятся. Согласно одной точке зрения (Сорокин, 1990), зоопланктон верхнего бьефа, проходя через турбины высоконапорных ГЭС, на 80 % разрушается под воздействием кавитации в зонах мгновенного разрежения у краёв лопастей турбин; однако это заключение основано преимущественно на косвенных данных – сопоставлении средней численности зоопланктона в верхнем и нижнем бьефах и априорном допущении о равномерном заборе воды со всех горизонтов водного столба. Далеко не все исследователи согласны с этим утверждением. Так, специальные исследования с использованием метода прижизненного окрашивания зоопланктона на ряде высоконапорных ГЭС бассейна Енисея показали, что около 80 % особей

лимнического зоопланктона проходит через турбины без выявляемых повреждений (Дубовская, 2006; Герасимов и др., 2023), а заметное снижение численности организмов в нижнем бьефе при скоростях течения выше 1 м/с связывается, прежде всего, с последующей элиминацией лимнических форм в речных условиях с высокой турбулентностью, а не с непосредственным травмирующим действием турбин (Гладышев и др., 2003; Логинов, Гелашвили, 2016). Доля погибших рачков при этом возрастает в среднем с 3 % в самом водохранилище до 11-90 % в зависимости от расстояния до гидроузла (Гладышев и др., 2003; Дубовская, 2006), а критической для развития лимнического раково-коловраточного зоопланктона остаётся скорость течения 0,25 м/с (Дубовская, 2006), тогда как для системы «водохранилище → нижний бьеф» в целом называется близкая по порядку величины критическая скорость около 0,3 м/с (Экспертное заключение..., 1995). Необходимо учитывать, что подобные оценки зависят от расстояния от плотины, на котором отбирались пробы в нижнем бьефе, поскольку доля погибших особей закономерно нарастает по мере удаления от гидроузла за счёт последующей элиминации травмированных организмов в речных условиях, и это расстояние не всегда указывается в публикациях с достаточной определённой, что затрудняет прямое сопоставление таких оценок с результатами, полученными в непосредственной близости от створа гидроузла.

С другой стороны, целый ряд исследований прямо фиксирует значимый травмирующий эффект непосредственно прохождения через турбины. Так, в результате работы в непосредственной близости от Нижегородской ГЭС (Горьковское водохранилище) показано, что после прохождения зоопланктона через её агрегаты численность *Daphnia galeata* снижалась в 1,7 раза, науплиальных стадий *Copepoda* – в 3 раза, копепоидитных стадий – в 5 раз, число видов зоопланктона в верхнем и нижнем бьефах уменьшалось в 1,5 раза с выраженным обеднением видового состава коловраток и ветвистоусых. Комплексные оценки на других водохранилищах показывают, что среднесезонная гибель планктона при транзите через гидроузел может достигать 14,2 % по

численности и 8,8 % по биомассе зоопланктона (Герасимов и др., 2023), а обобщение литературных данных о воздействии ГЭС на планктонные сообщества в целом даёт чрезвычайно широкий диапазон оценок смертности – от 0,5 до 90 % (Отченаш, Медведева, 2021). Авторы подчёркивают, что значительная часть таких оценок выполнена без учёта положения водозаборных окон и вертикального распределения планктона, что может как занижать, так и завышать показатели гибели, а прямая экстраполяция результатов, полученных на крупных высоконапорных ГЭС мощностью более 1000 МВт, на малые станции мощностью менее 10 МВт методически некорректна из-за различий в конструкции турбин, напоре и гидрологических условиях (Отченаш, Медведева, 2021). Таким образом, в научной среде на сегодняшний день отсутствует единое мнение о соотношении вклада механического травмирования в турбинах и последующей элиминации организмов в речных условиях нижнего бьефа в формировании общего уровня смертности зоопланктона при прохождении гидроузлов; данное противоречие в литературе не позволяет заранее и однозначно спрогнозировать характер и величину травмирующего воздействия конкретных гидроузлов указывает на необходимость целенаправленной эмпирической оценки этого воздействия.

Наряду с механическим травмированием, эксплуатация гидроузлов на отдельных водных объектах может сопровождаться тепловым загрязнением – в случаях, когда водохранилище используется в качестве водоёма-охладителя тепловой или атомной электростанции. Этот фактор рассматривался в литературе как один из компонентов комплексного антропогенного воздействия на зоопланктон водоёмов-охладителей: в зонах сброса подогретых вод электростанций смертность зоопланктона может возрасть в 2-7 раз по сравнению с фоновыми участками (Горобий, 1977; Сергеева и др., 1989).

Антропогенная трансформация гидрологического режима водных объектов, охватывающая регулирование речного стока, проведение дноуглубительных работ, а также суточные и сезонные колебания уровня воды, оказывает значительное воздействие на условия существования и выживаемость зоопланктонных организмов. Скорость течения воды является важным

абиотическим фактором, определяющим выживаемость зоопланктона в речных экосистемах и нижних бьефах ГЭС: при превышении критического значения 0,25-0,3 м/с происходит механическая элиминация организмов, не способных противостоять потоку воды, а при скоростях течения более 1 м/с доля мёртвых рачков заметно возрастает (Дубовская, 2006; Экспертное заключение..., 1995). В условиях повышенных скоростей течения на речных участках водохранилищ, в зонах сужения русла или ниже гидроузлов зоопланктонные организмы испытывают значительные механические нагрузки. Устойчивость зоопланктона к гидродинамическому стрессу зависит от систематической принадлежности и размеров организмов: крупные ракообразные, в частности ветвистоусые и веслоногие, характеризуются большей уязвимостью к механическому воздействию потока, тогда как мелкие формы, включая коловраток, в подобных условиях обладают более высокой выживаемостью. Экспериментальными исследованиями установлено, что турбулентность, характерная для потоков с высокой скоростью течения, снижает скорость потребления пищи в 3-4 раза за счёт как уменьшения скорости передвижения организмов, так и сокращения радиуса контакта с пищевыми частицами. Периодическое воздействие турбулентности приводило к обратимым изменениям численности, при прекращении турбулентности популяции восстанавливались (Dolan et al., 2003). Эти данные показывают, что гидродинамический стресс, обусловленный высокими скоростями течения и турбулентностью, способен значительно снижать эффективность питания зоопланктона, что в конечном счёте ведёт к уменьшению темпов роста и выживаемости популяций даже без прямого механического повреждения организмов.

Дополнительными стрессовыми факторами для зоопланктонных сообществ выступают суточные и сезонные перепады уровня воды, вызываемые режимом работы гидроэлектростанций. Изменения уклонов водной поверхности приводят к постоянной перестройке гидродинамической обстановки, что может вызывать механическое повреждение организмов и нарушать их вертикальные миграции (Матюгин и др., 2023), а интенсивное перемешивание воды при колебаниях

уровня приводит к механическим повреждениям тонкостенных фильтраторов, особенно в зонах интенсивного водообмена, где доля мёртвых особей таких видов, как *Bosmina longirostris* и *Moina* spp., может быть максимальной (Тарасова и др., 2025). Значительный массив данных о влиянии колебаний уровня воды на зоопланктон накоплен в зарубежных исследованиях водохранилищ. Показано, что сезонные изменения уровня воды могут сопровождаться перестройкой видового состава и структуры зоопланктонных сообществ, причём выраженность этих изменений зависит от режима водообмена и комплекса сопутствующих физико-химических факторов (Geraldes, Boavida, 2005; Geraldes, Boavida, 2007). При экстремальной сработке водохранилища, сопровождавшейся уменьшением его объёма на 76 %, было отмечено увеличение общей плотности зоопланктона, однако направленность реакции различалась у отдельных таксономических групп: численность кладоцер и циклопoidных копепод возрастала, тогда как каланоидные копеподы демонстрировали противоположную тенденцию (DeBoer et al., 2016). Аналогичное увеличение плотности зоопланктона в условиях гидрологического дефицита отмечено в ирригационном водохранилище Harlan County Reservoir (Olds et al., 2014). При кратковременной искусственной сработке уровня в системе водохранилища Salto Grande также наблюдались изменения плотности и структуры зоопланктона, хотя их выраженность различалась между исследованными мелководными водоёмами (Portinho, Nogueira, 2017). На примере китайского оз. Шаху показано, что сезонные колебания уровня воды достоверно определяют состав и структуру зоопланктонного сообщества (Wang et al., 2022). Приведённые данные, указывают на принципиальную значимость режима колебаний уровня и наполнения как самостоятельного фактора динамики зоопланктона водохранилищ и подчёркивают необходимость учитывать этот фактор при интерпретации многолетних и сезонных данных по волжским водохранилищам, для которых подобные оценки в литературе отсутствуют.

Дноуглубительные работы, проводимые для поддержания судоходных глубин, изменяют морфометрию русла и его гидравлический режим. При длительном и интенсивном проведении таких работ возможно постепенное

канализирование русла, сопровождающееся изменением условий формирования уровней воды. При достижении гидравлически предельной глубины дальнейшее углубление русла может приводить преимущественно к снижению уровня воды, а не к пропорциональному увеличению судоходных глубин (Ситнов, Воронина, 2019). В результате происходит интенсификация русловых переформирований и увеличение турбулентности потока (Матюгин и др., 2023), создающая дополнительные стрессовые условия для зоопланктона, особенно для фильтраторов, неспособных эффективно противостоять турбулентным потокам. Реакция гидробионтов на повышение мутности определяется сложным сочетанием концентрации взвешенных веществ, продолжительности воздействия, гранулометрического и минералогического состава взвеси, обеспеченности организмов пищей и видоспецифической чувствительности. Обобщающие зарубежные обзоры (Newcombe, MacDonald, 1991; Bilotta, Brazier, 2008; Chapman et al., 2017) показывают, что критические концентрации взвешенных веществ (TSS), вызывающие закупорку фильтрационного аппарата у ветвистоусых и копепод, варьируют от 82 до 500 мг/л в зависимости от гранулометрического и минералогического состава взвеси (Kirk, Gilbert, 1990; Kirk, 1991), тогда как другие указывают на широкий диапазон толерантности разных видов и жизненных стадий зоопланктона к экстремально высоким концентрациям взвеси – вплоть до нескольких тысяч мг/л при коротких экспозициях (Arruda et al., 1983; EIFAC, 1965). При этом ранжированная реакция организмов на взвешенные наносы теснее связана с интенсивностью воздействия, чем с концентрацией как таковой (Newcombe, MacDonald, 1991), что имеет прямое методическое значение для интерпретации кратковременных, но интенсивных эпизодов взмучивания при дноуглубительных работах на волжских водохранилищах. Показательные экспериментальные данные о взаимодействии минеральной мутности и эвтрофирования получены в опытах с различными типами глинистых взвесей. В лимнокорралях внесение монтмориллонитовой глины приводило к примерно десятикратному снижению численности ракообразных, тогда как каолинит оказывал значительно менее выраженное воздействие на зоопланктон.

Одновременное внесение фосфора смягчало отрицательное действие монтмориллонита на отдельные группы зоопланктона. Этот эффект связан с возможным формированием агрегатов глинистых частиц с органическим веществом и бактериями, при котором адсорбированный на поверхности глины растворённый органический углерод мог становиться доступным для фильтрующих организмов. Таким образом, влияние минеральной взвеси на зоопланктон определяется не только её концентрацией, но и минеральным составом, а также взаимодействием с органическим веществом и трофическим состоянием водоёма (Cuker, Hudson, 1992).

Особое место в мировой литературе занимает серия работ южноафриканского исследователя R.C. Hart, выполненных на постоянно мутном субтропическом водохранилище Ле-Ру и представляющих собой один из наиболее полных комплексов натурных и экспериментальных данных о долговременной реакции зоопланктона равнинного водохранилища на естественно высокую и изменчивую минеральную мутность. Многолетние наблюдения показали, что среднегодовая биомасса зоопланктона водохранилища возрастала с увеличением среднегодовой прозрачности воды и суммы градусо-дней прогрева выше 20 °C, тогда как связь биомассы с концентрацией хлорофилла оказалась выражена значительно слабее (Hart, 1986); последующие эксперименты по определению скоростей питания доминирующих видов зоопланктона выявили закономерное снижение скорости потребления пищи с ростом мутности, различающееся по темпам между видами, на основании чего был построен ряд толерантности к мутности (Hart, 1988, 1990). Специальные жизненные таблицы для условно «чистоводного» и условно «мутноводного» видов дафний неожиданно показали, что параметры жизненного цикла обоих видов относительно малочувствительны непосредственно к уровню мутности как таковому, тогда как их сезонная сукцессия, по-видимому, определяется не прямым физиологическим воздействием взвеси, а её взаимодействием с иными факторами среды и качеством пищи (Hart, Jarvis, 1993). Совокупность этих работ демонстрирует принципиально важный методический вывод: устойчивая, но

умеренная минеральная мутность водоемов воздействует на зоопланктон не столько через прямую летальность, сколько через энергетический баланс организмов, что делает интегральную оценку доли мёртвых особей более информативным индикатором острого стресса, чем изменения одних лишь показателей численности и биомассы, которые могут маскироваться компенсаторными механизмами сообщества. К аналогичным выводам о преимущественно избирательном, а не тотальном характере воздействия минеральной мутности на разные таксономические группы зоопланктона приходят и другие зарубежные исследования, показавшие негативное синергетическое влияние совместного повышения турбулентности и мутности на выживаемость зоопланктона со сменой структуры доминирования в пользу более мелких, менее уязвимых форм (Hart, 1986, 1988, 1990; Hart, Jarvis, 1993). Мелкодисперсные взвешенные частицы способны засорять фильтрационный аппарат зоопланктонных организмов (Гутельмахер, 1986), что в ряде случаев может приводить к их гибели. Наиболее уязвимыми к такому воздействию являются кладоцеры и коловратки, активно фильтрующие воду и пропускающие через фильтрационный аппарат значительные её объёмы. Хватательный тип питания каланоидных и, особенно, циклопоидных копепод обеспечивает им относительно большую устойчивость к засорению ротового аппарата. Наряду с прямым механическим воздействием, высокая мутность снижает прозрачность воды и глубину проникновения света, что может ограничивать развитие фитопланктона и изменять пространственное распределение кормовых ресурсов зоопланктона. Изменение световых условий и распределения кормовой базы, в свою очередь, способно влиять на вертикальное распределение и миграции планктонных организмов; в частности, для мутных вод показана перестройка вертикального положения копепод в зависимости от режима мутности и условий распределения хлорофилла (Szeligowska et al., 2022).

Анализ отечественных и зарубежных данных о воздействии мутности на зоопланктон показывает принципиальное методическое различие между двумя традициями исследования: отечественные работы, выполненные

преимущественно в связи с оценкой ущерба рыбному хозяйству при дноуглубительных и горнодобывающих работах, чаще фиксируют исчезновение организмов, обеднение видового состава и снижение количественных показателей сообщества в зоне непосредственного взмучивания, но реже используют прямую количественную оценку доли погибших особей методом витального окрашивания. Зарубежная литература, напротив, за счёт многолетних натурных наблюдений и контролируемых лабораторных и мезокосмных экспериментов позволила количественно установить видоспецифические пороги толерантности, выявить определяющую роль продолжительности воздействия и геохимического состава взвеси, а также вскрыть физиологический механизм повреждающего действия через снижение эффективности питания.

Для равнинных водохранилищ Средней Волги, испытывающих регулярное антропогенное взмучивание донных отложений при дноуглубительных и русловых работах, судоходстве и берегоукреплении, отсутствуют литературные сведения, содержащие прямые количественные оценки доли мёртвых особей зоопланктона, полученные методом витального окрашивания в связи с повышением мутности воды.

Промышленные и муниципальные сточные воды являются одним из источников поступления в водные экосистемы широкого спектра загрязняющих веществ, включая тяжёлые металлы, нефтепродукты, пестициды, поверхностно-активные вещества и другие ксенобиотики. Их воздействие способно вызывать структурно-функциональные изменения водных экосистем и нарушать жизнедеятельность гидробионтов; характер и выраженность ответных реакций определяются составом и концентрацией загрязняющих веществ, продолжительностью их воздействия и сочетанием с другими факторами среды (Моисеенко, 2003). Особое значение имеет токсическое действие тяжёлых металлов, способных нарушать физиологические процессы у водных организмов и накапливаться в их тканях, вследствие чего загрязнение металлами представляет опасность как для отдельных гидробионтов, так и для водных экосистем в целом (Моисеенко, 1999). Экспериментальные исследования на

ветвистоусых ракообразных также показывают, что пестициды способны изменять физиологические и поведенческие характеристики зоопланктонных организмов, причём выраженность этих эффектов может зависеть от сочетания токсического воздействия с другими факторами среды, включая низкое содержание кислорода (Hanazato, Dodson, 1995). Накопление загрязняющих веществ в организмах гидробионтов имеет и трофические последствия, поскольку способные к биоаккумуляции соединения могут перемещаться между компонентами водных экосистем по пищевым цепям (Леонова, Бычинский, 1998).

Исследования водотоков показывают, что ниже выпусков сточных вод заметно увеличивается доля мёртвых особей зоопланктона, а видовая структура сообществ смещается в сторону доминирования индикаторов органического загрязнения (Кондратьева и др., 2023). Загрязнение тяжёлыми металлами сопровождается их накоплением в тканях гидробионтов и нарушением жизненно важных функций (Новиков, 2024). Наибольшая доля среди мёртвых особей обычно приходится на ветвистоусых рачков рода *Daphnia*, что подтверждает их высокую чувствительность к загрязнению и роль индикаторов экологического неблагополучия (Жихарев и др., 2016, 2020). В зоне влияния промышленных стоков доля мёртвых особей зоопланктона может возрасти в десятки раз по сравнению с фоновыми участками (Жихарев и др., 2016), а наибольшее количество мёртвых особей рачкового зоопланктона отмечается непосредственно ниже крупных источников загрязнения водохранилища (Жихарев и др., 2020). Организмы рачкового планктона, будучи в большинстве своём фильтраторами, чувствительны и к содержанию взвешенных веществ техногенного происхождения в сточных водах, которые засоряют их фильтрационные аппараты и вызывают гибель согласно механизму, аналогичному для природной мутности. Биогенное загрязнение дополнительно усиливает эвтрофикацию, что приводит к массовому развитию синезелёных водорослей и появлению токсинов, также вызывающих гибель зоопланктёров (Жихарев и др., 2020).

Сходные изменения зоопланктонных сообществ под влиянием комплексной антропогенной нагрузки отмечены в малых водотоках Среднего Поволжья,

являющихся притоками крупных водохранилищ. Так, в р. Большой Цивиль, правом притоке Куйбышевского водохранилища, в условиях изменения гидрологического режима и увеличения антропогенной нагрузки выявлены изменения видового состава, численности и структуры зоопланктона по продольному профилю реки (Подшивалина, 2011). При высокой антропогенной нагрузке пространственная организация зоопланктона также характеризовалась существенной неоднородностью по течению водотока (Подшивалина, 2013). Более широкие исследования зоопланктона равнинных малых рек показали, что антропогенные нарушения, включая изменение гидрологического режима и эвтрофирование, сопровождаются перестройкой видовой и трофической структуры сообществ зоопланктона, снижением видового разнообразия и изменением соотношения основных таксономических групп (Крылов, 2005).

Комплексное воздействие загрязнённых сточных вод на зоопланктон иллюстрируют исследования урбанизированных речных систем. Ливневые сбросы неочищенных сточных вод изменяют структуру доминирования в сообществе зоопланктона: чувствительные виды исчезают, а толерантные формы достигают высокой численности. В зоне сброса концентрация растворённого кислорода может долгое время оставаться критически низкой при резком росте содержания биогенных элементов (Happel, Rukstales, 2025). Авторы связывают вспышку численности толерантных видов с сочетанием трёх факторов: поступлением питательных веществ, стимулирующих развитие фитопланктона, гипоксией, подавляющей хищных рыб, и высокой толерантностью некоторых видов зоопланктона к низкому содержанию кислорода за счёт способности синтезировать гемоглобин (Happel, Rukstales, 2025). Этот пример показывает, что загрязнение сточными водами вызывает не только гибель чувствительных видов, но и массовое развитие толерантных форм, что приводит к коренной перестройке структуры всего сообщества.

В природных условиях антропогенные факторы редко действуют изолированно: чаще их воздействие носит комплексный, синергетический характер, при котором суммарный эффект превышает арифметическую сумму

отдельных воздействий. Эвтрофикация и загрязнение сточными водами нередко протекают одновременно, взаимно усиливая негативные последствия для сообществ зоопланктона (Zhang et al., 2021). Гидротехнические сооружения не только травмируют организмы, но и изменяют гидрологический режим, что усиливает эффекты загрязнения и эвтрофикации, а биологические инвазии на фоне ослабленных антропогенным прессом сообществ способны ускорять перестройку экосистем (Лазарева и др., 2018). Совместное воздействие нескольких стрессовых факторов может существенно усилить негативное влияние на сообщества зоопланктона (Hanazato, Dodson, 1995). Аналогичным образом синергетическое сочетание турбулентности и мутности способно вызывать более резкую перестройку структуры сообщества, чем каждый из этих факторов по отдельности. Прогноз изменения сообществ гидробионтов при планируемом гидростроительстве показывает, что изменение гидрологического режима может снизить самоочищающую способность водоёма и повысить вероятность вторичного загрязнения, что в сочетании с сохранением существующего уровня антропогенного загрязнения приводит к сокращению численности зоопланктона и ухудшению качества воды. Изменение гидрологического режима, способствующее застойным явлениям, создаёт благоприятные условия для интенсивного «цветения» воды и связанных с ним негативных последствий (Охапкин и др., 2016; Шурганова и др., 2017). Комплексное антропогенное воздействие на водные объекты на фоне глобальных климатических изменений и активизации инвазионных процессов ослабляет экосистемы водоёмов (Шурганова и др., 2017).

Обобщая рассмотренный материал, необходимо отметить, что практически во всех приведённых выше исследованиях антропогенного воздействия на сообщества гидробионтов наиболее уязвимой группой оказываются ветвистоусые ракообразные (Cladocera), тогда как коловратки (Rotifera) и циклопоидные копеподы демонстрируют относительно более высокую устойчивость к широкому кругу неблагоприятных факторов. При этом анализ литературных источников выявляет и существенное методологическое противоречие. С одной стороны,

целый ряд работ, оперирующих исключительно традиционными показателями состояния сообщества (общей численностью, биомассой и видовым богатством), приходит к выводу об относительной устойчивости и адаптивной способности зоопланктона равнинных водохранилищ к транзиту через турбины ГЭС, к колебаниям скорости течения и даже к умеренному повышению мутности: доля травмированных организмов при этом нередко оценивается как невысокая, а изменения количественных показателей сообщества – как статистически недостоверные (Дубовская, 2006; Герасимов и др., 2023). С другой стороны, там, где применялись прямые методы дифференциации живых и погибших особей, стабильность традиционных показателей сообщества нередко сопровождалась выявляемым и статистически значимым ростом доли мёртвых особей, вплоть до десятков процентов от численности и биомассы (Гладышев и др., 2003; Дубовская, 2006; Charman et al., 2017; Шурганова и др., 2017; Тарасова и др., 2025). Это противоречие свидетельствует о принципиальной методической проблеме: при сохранении внешне неизменных численности, биомассы и видового богатства сообщества под действием антропогенных факторов, факт значимого и подчас длительного стрессового воздействия может оставаться незамеченным, если наряду с традиционными показателями не оценивается доля мёртвых особей как самостоятельный и более чувствительный индикатор состояния популяций и сообществ. Именно поэтому включение оценки не связанной с хищничеством смертности в комплекс показателей, характеризующих состояние зоопланктонных сообществ водохранилищ, представляется не дополнительным, а необходимым элементом корректной экологической диагностики. Отсутствие подобных систематических оценок применительно к Горьковскому и Чебоксарскому водохранилищам определяет актуальность и научную новизну настоящей диссертационной работы.

ГЛАВА 2. ЛИМНОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ВОДОХРАНИЛИЩ

2.1. Горьковское водохранилище и его притоки

Горьковское водохранилище – водоём пойменно-долинного типа, занимающий четвертую ступень в каскаде волжских водохранилищ. Водохранилище было создано в 1957 году в результате строительства Нижегородской ГЭС. Длина водоёма достигает 430 км, площадь акватории составляет 1591 км², площадь мелководий – 368 км² (23 % акватории). Средняя глубина водоёма равна 5,5 м, максимальная достигает 22,0 м. Полный объём воды в водохранилище составляет 8,8 км³. Коэффициент водообмена равен 5,4 год⁻¹, доля бокового притока – 54 %. Прозрачность воды составляет в среднем 107,3±2,4 см. Водохранилище осуществляет сезонное регулирование стока с коэффициентом регулирования 0,16: расходы воды в створе Нижегородской ГЭС слабо изменяются в течение года, варьируя от 1179 до 2200 м³/с при годовом сбросе около 53,3 км³ (Литвинов, Законнова, 1986; Вуглинский, 1991; Ершова и др., 1995; Эдельштейн, 1998; Законнов и др., 1999; Минеева, 2003; Корнева, 2015).

Водохранилище расположено в северо-западной части атлантико-континентальной лесной области (Алисов, 1956). Земли бассейна покрыты преимущественно лесами (57 %); на болота и озёра приходится соответственно 6,3 % и 4,4 % площади (Mineeva et al., 2021). По морфометрическим и гидродинамическим характеристикам на акватории водохранилища выделяют три зоны: подпорную, переходную и приплотинную, а также Костромское расширение – обширный мелководный залив в устье реки Костромы (Буторин, 1969). Наиболее значительные притоки – реки Унжа, Кострома, Мера и Нёмда с площадью водосбора от 2380 до 27 360 км²; протяжённость крупнейших притоков составляет от 100 до 426 км, тогда как большинство остальных притоков не превышает 50 км в длину (Mineeva et al., 2021).

Главным продуцентом органического вещества в водохранилище служит фитопланктон, основную часть биомассы которого создают диатомовые водоросли и цианобактерии (Минеева, 2009; Корнева, 2015). Трофический статус

пелагической зоны водоёма по биомассе фитопланктона оценивается как мезотрофный, по содержанию хлорофилла статус меняется от мезотрофного до эвтрофного (Тимофеева и др., 2021). Высшая водная растительность развита слабо: степень зарастания составляет лишь 1,4 %, максимально – в Костромском расширении (21,5 %) (Экзерцев, Лисицына, 1984; Папченков и др., 1994). Донные отложения представлены крупнозернистыми осадками (50 % площади дна), мелкодисперсными отложениями (32 %) и трансформированными почвами (18 %). Средняя толщина донных наносов составляет около 13 см (Тимофеева и др., 2021). Водосборная территория Горьковского водохранилища, несмотря на неоднородность геологического строения и рельефа прибрежных районов, заметно более однородна по климатическим условиям, гидрографической сети, почвенному и растительному покрову, чем бассейн Чебоксарского водохранилища, что объясняет и большую гомогенность водных масс самого водохранилища (Шурганова, 2007). Трофический статус бентали в целом оценивается как мезотрофный, однако пространственно неоднороден: распределение станций по трофности определяется прежде всего гранулометрией и водно-физическими свойствами (Тимофеева и др., 2021).

Исследования структуры течений озёрной части Горьковского водохранилища с использованием акустических доплеровских профилографов течений (ADCP) выявили выраженную пространственную неоднородность полей течений (Вострякова и др., 2019; Капустин, Мольков, 2019). Основное стоковое течение сосредоточено в затопленном русле реки Волги: его скорость коррелирует со среднесуточным расходом через Нижегородскую ГЭС, составляя порядка 4-11 см/с при расходах 1000-3100 м³/с, тогда как на участках сужения акватории (районы городов Юрьевец и Пучеж) и на подходе к плотине скорость возрастает до 15-25 см/с (Вострякова и др., 2019; Капустин, Мольков, 2019). В затопленной пойме, где глубина не превышает 10 м, течения выражены слабее и в значительной степени определяются ветровым воздействием: при слабом приводном ветре в верхнем слое воды формируются устойчивые водовороты (Вострякова и др., 2019), а по данным съёмки озёрной части зафиксированы и

более крупные квазистационарные круговороты диаметром до 5 км над затопленной поймой ниже г. Чкаловска (Капустин, Мольков, 2019).

Гидрологический режим Горьковского водохранилища определяется работой Нижегородской ГЭС и сезонным регулированием стока: в зимнюю межень преобладают стоковые течения, в летний период при слабых ветрах структура течений сохраняется близкой к зимней, а в летне-осенний период при относительно небольших расходах через гидроузел заметно усиливается роль ветровых и сгонно-нагонных явлений (Капустин, Мольков, 2019). Весеннее половодье сопровождается подъёмом уровня воды и последующим периодом относительно стабильного высокого стояния; формирующиеся при этом мелководные участки поймы, особенно вдоль левого берега водохранилища, служат нерестилищами фитофильных видов рыб (Герасимов и др., 2023). Существенным экологическим фактором выступает и собственно уровенный режим водохранилища: согласно сравнительному анализу уровенных режимов Горьковского и Чебоксарского водохранилищ в весенне-летний период, плавное снижение уровня на Горьковском водохранилище начинается, как правило, в июне, при этом колебания уровня воды в межгодовой динамике отличаются здесь относительно высокой стабильностью по сравнению с расположенным ниже по каскаду Чебоксарским водохранилищем, для которого характерны существенно более выраженные флуктуации (Минина, Минин, 2022). Прохождение водных масс через турбины Нижегородского гидроузла, а также связанные с попусками колебания уровня и перестройка полей течений создают турбулентное воздействие, которое для зоопланктона может выражаться в механическом повреждении организмов и нарушении условий их фильтрационного питания (Дубовская, 2009).

Создание водохранилища и установление нового гидрологического режима привели к активизации экзогенных геологических процессов, в первую очередь — к переформированию берегов под воздействием ветровых и судовых волн. Наиболее интенсивно этот процесс протекает в озёрной и приплотинной частях Горьковского водохранилища, где значительные глубины и длина разгона волны

способствуют развитию абразионных, обвальных и оползневых процессов на песчаных берегах. В озеровидной части, между городами Юрьевец и Городец, высота ветрового волнения может достигать 2,5 м, а толщина слоя ветрового перемешивания, обеспечивающего насыщение вод кислородом, достигает здесь 6-7 м. Помимо естественной абразии, дополнительным источником взмучивания и повышения мутности воды служат регулярно проводимые в пределах судового хода дноуглубительные работы, направленные на поддержание навигационных глубин, а также сопутствующие им берегоукрепительные мероприятия на отдельных участках акватории водохранилища (Капустин, Мольков, 2019). Повышенная мутность воды, обусловленная как естественной абразией, так и техногенным взмучиванием грунта, отрицательно сказывается на состоянии зоопланктонных фильтраторов: попадание минеральных взвешенных частиц в пищеварительный тракт затрудняет усвоение пищи и может способствовать повышенной смертности рачков и коловраток.

Кроме гидродинамических и механических факторов, на состояние зоопланктона Горьковского водохранилища влияет поступление сточных вод, прошедших очистку на биологических очистных сооружениях населённых пунктов бассейна. Даже при соблюдении нормативов очистки такие стоки являются дополнительным источником биогенных веществ и остаточной органической нагрузки, что может локально изменять кислородный режим и создавать условия хронического стресса для планктонных сообществ в приустьевых и прибрежных участках.

Характеристика притоков Горьковского водохранилища, на которых проводились исследования. Были обследованы устьевые участки некоторых правобережных притоков Горьковского водохранилища – рек Санахта, Троца и Юг, а также левобережного притока – реки Белая.

Река Санахта протекает по территории городского округа Чкаловск Нижегородской области. Её протяжённость составляет 28 км, площадь водосборного бассейна – 126 км². Исток реки расположен в лесной местности у границы с Ивановской областью, в 22 км к северо-западу от Чкаловска; река течёт

преимущественно в юго-восточном направлении. В нижнем течении, испытывая подпор Горьковского водохранилища, река образует залив; у места впадения в водохранилище, на его левом берегу, расположен город Чкаловск (Виноградова и др., 2020). Долина реки в среднем течении хорошо выражена, пойма двусторонняя, шириной 150-200 м, сложена суглинистыми и песчаными отложениями; русло умеренно извилистое, шириной в межень 8-12 м, глубины на плёсах достигают 1,2-1,8 м, на перекатах снижаются до 0,4-0,6 м; скорость течения варьирует от 0,1 до 0,4 м/с. Питание реки смешанное, с преобладанием снегового; водный режим характеризуется хорошо выраженным весенним половодьем и устойчивой летне-осенней меженью, нарушаемой лишь дождевыми паводками.

Река Троща протекает по землям Ивановской и Нижегородской областей; её протяжённость составляет 22 км, водосборная площадь – 217 км² (Ресурсы поверхностных вод..., 1973). Исток реки расположен в заболоченной местности в пределах Ивановской области; нижний отрезок русла находится в границах Балахнинского низинного полесья. Долина реки трапецевидная, шириной до 400 м, склоны пологие, местами заболоченные; пойма двусторонняя, шириной 50-100 м, сложена торфянистыми и суглинистыми грунтами. Русло умеренно извилистое, шириной 6-10 м, глубины варьируют от 0,5 до 2,0 м, скорость течения в межень не превышает 0,3 м/с. Воды Трощи характеризуются содержанием растворённого кислорода от 7,9 до 10,0 мг/л, значениями pH в диапазоне 6,11-8,09 и низкой удельной электропроводностью (44-190 мкСм/см); устьевая зона по морфологическому строению относится к эстуарному типу (Гаврилко, 2019).

Длина **реки Юг** составляет 30 км, площадь бассейна – 205 км². Долина реки имеет корытообразную форму, шириной от 200 до 500 м, склоны высотой 15-20 м, в нижнем течении асимметричные: левый склон более крутой, правый – пологий. Пойма двусторонняя, шириной 150-250 м, в нижнем течении заболоченная, сложена аллювиальными суглинками и песками. Русло извилистое, шириной 10-15 м; глубина на плёсах составляет 1,5-2,5 м, на перекатах снижается до 0,5-0,8 м; скорость течения варьирует от 0,2 до 0,6 м/с; дно преимущественно песчаное,

местами заиленное. В устьевой части река судоходна на протяжении 5 км для судов с осадкой не более 0,5 м (Ресурсы поверхностных вод..., 1973).

Река Белая впадает в Горьковское водохранилище в районе аванпорта верхнего бьефа Нижегородского гидроузла и протекает по территории Городецкого муниципального округа Нижегородской области; протяжённость реки составляет 8,1 км. Долина реки неширокая (до 150 м), пойма односторонняя, шириной 20-30 м, сложена песчано-суглинистыми отложениями. Русло слабоизвилистое, шириной 5-8 м, глубины не превышают 1,5 м, скорость течения в межень составляет 0,1-0,2 м/с; дно песчаное. По сравнению с водами водохранилища, воды реки Белая содержат больше фитопланктона и взвешенных веществ, но меньше растворённых минеральных веществ, о чём свидетельствуют показатели удельной электропроводности (0,182 мСм/см в реке против 0,210 мСм/см в акватории аванпорта). Устьевая область реки Белая, как и у большинства притоков Горьковского водохранилища, имеет эстуарный тип морфологического строения (Васькин, Чебан, 2024).

2.2. Чебоксарское водохранилище и его притоки

Чебоксарское водохранилище является долинным водоёмом, занимающим пятую ступень в каскаде волжских водохранилищ. Заполнение водохранилища началось в 1981 г. до отметки нормального подпорного уровня (НПУ) 63,0 м (при проектной отметке 68,0 м). Длина водоёма по Волге составляет 341 км, площадь зеркала – 1197 км², полная ёмкость – 6,0 км³. При проектной отметке 68,0 м показатели могли бы существенно увеличиться. В существующих условиях средняя глубина водоёма составляет 4,7 м, максимальная достигает 21,0 м. Коэффициент водообмена при НПУ 63,0 м достигает 20,9 год⁻¹, доля бокового притока составляет 54 %. Прозрачность воды в среднем равна $106,9 \pm 4,1$ см (Эдельштейн, 1998; Шурганова, 2007; Mineeva et al., 2021).

Водосборная территория расположена в юго-восточной части атлантико-континентальной лесной области, в зоне достаточного увлажнения (Алисов, 1956). На участке от Городца до устья Оки водохранилище находится в пределах

Балахнинской равнины с относительно симметричными береговыми склонами; ниже впадения Оки правый берег становится высоким и обрывистым (до 100 м), тогда как левый остаётся низким. Крупнейшим притоком водохранилища является река Ока (Mineeva et al., 2021). Расположение водоёма в границах наиболее плотно заселённых и промышленно развитых регионов Европейской части России обуславливает значительную антропогенную нагрузку на его экосистему (Минеева, 2004; Сигарева и др., 2004). Находясь в зоне интенсивного антропогенного воздействия, водохранилище приобрело эвтрофные черты уже в первые годы после заполнения и сохраняет этот трофический статус на протяжении всего периода своего существования (Минеева, Абрамова, 2009).

Благодаря малой регулирующей ёмкости и значительной мелководности водохранилище функционирует преимущественно в транзитном режиме: его водные массы формируются за счёт стока, поступающего из вышерасположенного Горьковского водохранилища, а также крупных боковых притоков – рек Сура, Ока, Ветлуга и др. Это обеспечивает наиболее высокую по каскаду сменяемость водных масс и заметные внутригодовые и синоптические флуктуации уровня воды. По сравнению с Горьковским водохранилищем, для которого характерна относительно стабильная межгодовая динамика уровня, колебания уровня воды Чебоксарского водохранилища в весенне-летний период выражены существенно сильнее (Минина, Минин, 2022). Непосредственно ниже плотины Нижегородской ГЭС, в верхнем (речном) участке Чебоксарского водохранилища, гидравлические условия сохраняют выраженный русловой характер: транзитные попуски создают здесь повышенные по сравнению с нижерасположенным озёрным участком скорости течения, слабую температурную и кислородную стратификацию и быструю смену водных масс. Эта зона повышенной проточности выступает переходной между речным и водохранилищным режимами и, по мере продвижения вниз по каскаду, постепенно переходит в более спокойный, озёровидный участок с замедленным водообменом (Герасимов и др., 2014).

Исследования показали, что в Чебоксарском водохранилище формируются высокопродуктивные зоны в центральной части водоёма, а пространственное распределение гидробионтов связано с режимом работы гидроэлектростанции. В летний период 2010 г., характеризовавшегося аномально высокими температурами воды, в водохранилище отмечено интенсивное развитие фитопланктона и «цветение» воды цианобактериями (Mineeva et al., 2021).

Чебоксарское водохранилище функционирует в условиях наиболее интенсивного антропогенного пресса среди водоёмов Средней Волги. Особую роль в формировании гидрохимической обстановки играет река Ока, несущая промышленные и коммунально-бытовые стоки из семи областей и характеризующаяся повышенными концентрациями минерального азота с преобладанием аммонийной формы (Андриянова и др., 2001; Кривдина, Логинов, 2015). Поступление биогенных элементов стимулирует развитие цианобактерий, что создаёт риск вторичного загрязнения – образования токсичных метаболитов, потенциально угнетающих зоопланктон (Nandini, Sarma, 2023). Устьевые зоны крупных притоков Чебоксарского водохранилища, в том числе реки Суры, характеризуются выраженными градиентами содержания биогенных элементов и трофического состояния, связанными с поступлением веществ с речным стоком (Rivers of Europe, 2022; Tereshina et al., 2025). Существенным источником локального загрязнения остаются также сбросы биологически очищенных сточных вод населённых пунктов бассейна: несмотря на очистку, они привносят остаточную органическую и биогенную нагрузку, способную изменять химический состав воды и структуру зоопланктонных сообществ в нижележащих участках водотоков (Kondratieva et al., 2025).

Характеристика притоков Чебоксарского водохранилища, на которых проводились исследования.

К исследованным правобережным притокам Чебоксарского водохранилища относятся реки Ока, Сундовик и Сура, к левобережным – река Керженец.

Река Ока – крупнейший приток, впадающий в средний речной участок водохранилища. Её протяжённость составляет 1500 км, площадь водосборного

бассейна – 245 000 км², среднегодовой расход воды у города Горбатова – 1258 м³/с. В пределах Нижегородской области Ока протекает на протяжении 273 км; ширина русла варьирует от 385 до 800 м, глубины на перекатах составляют 1,3-2,0 м, на плёсах достигают 15 м (Харитонычев, 1978). Ока вносит существенный вклад в биогенную нагрузку на водохранилище: в её устьевой зоне фиксируются повышенные концентрации минеральных форм азота и фосфора, причём минеральный азот представлен преимущественно аммонийной формой; после впадения Оки содержание азота в водохранилище возрастает вдоль правого берега за счёт нитратов (Кривдина, Логинов, 2015).

Река Керженец – протекает по территории Нижегородской области; протяжённость – 290 км, площадь бассейна – 6140 км², средний расход воды в устье – 19,6 м³/с. Долина реки трапецевидная, шириной от 0,8 до 2,5 км; пойма двусторонняя, шириной 0,3-2,0 км, при половодье затапливается на 10-15 суток слоем воды до 4,0 м. Русло извилистое, шириной от 20 до 40 м, глубины от 1,0 до 2,0 м (максимальные – до 14 м), скорость течения возрастает от 0,1 м/с в верховьях до 0,8 м/с в нижнем течении; дно песчаное, в верховьях засорено топьяками; берега заболоченные, высотой до 4 м (Ресурсы поверхностных вод..., 1972).

Река Сундовик – протекает по территории Нижегородской области; протяжённость – 97 км, площадь бассейна – 1120 км². Бассейн реки расположен в пределах Приволжской возвышенности, сложен аллювиальными песчаными и супесчаными отложениями. Долина реки шириной 550-650 м, со склонами высотой 20-30 м; выраженная пойма отсутствует, при высоких уровнях затапливается лишь узкая полоса. Русло извилистое, шириной от 1-3 м в верховьях до 30-40 м в приустьевой части; глубины на плёсах 0,5-1,5 м, на перекатах 0,1-0,6 м; скорость течения от 0,1-0,3 м/с на плёсах до 0,6-0,9 м/с на перекатах (Ресурсы поверхностных вод..., 1972).

Река Сура – протекает по территориям Ульяновской, Пензенской и Нижегородской областей, а также республик Мордовия, Марий Эл и Чувашия; протяжённость – 841 км, площадь бассейна – 67 500 км², средний расход воды в

устье – 260 м³/с. Бассейн делится на правобережную возвышенную (33 % площади) и левобережную равнинную (67 %) части. Долина реки расширяется от 1,5-2,0 км в верховьях до 8-18 км в нижнем течении; пойма сплошная, шириной до нескольких километров, местами заболочена, при половодье затопливается на глубину до 3 м сроком до 10 суток. Русло умеренно извилистое, шириной от 20 м в верховьях до 150 м на устьевом участке; глубины на перекатах 0,5-0,7 м, на плёсах от 1,0 до 2,0 м (максимальные до 12 м); скорость течения в межень 0,3-0,5 м/с; дно песчаное, неустойчивое. Устьевая область Суры имеет морфологическое строение простого типа (Ресурсы поверхностных вод..., 1972).

Заключение по главе 2.

Сопоставление морфометрических и гидрологических характеристик двух водохранилищ показывает, что Горьковское водохранилище превосходит Чебоксарское по длине, площади зеркала, полному объёму и средней глубине, тогда как Чебоксарское отличается более высоким коэффициентом водообмена при сопоставимой доле бокового притока и близкой прозрачности воды. Это отражает принципиальное различие в гидрологическом режиме водоёмов: Горьковское водохранилище, обладая относительно большой ёмкостью и умеренной проточностью, дольше удерживает водные массы и в большей степени подвержено собственному ветро-волновому и внутриводоёмному перемешиванию, тогда как Чебоксарское водохранилище с его высоким водообменом функционирует преимущественно в транзитном, близком к речному, режиме.

Общими для обоих водохранилищ чертами являются принадлежность к волжскому каскаду, долинный тип котловины, умеренные глубины и значительная антропогенная нагрузка на водосбор. Вместе с тем набор ведущих факторов, определяющих условия обитания и смертность зоопланктона, в двух водоёмах различается. Для Горьковского водохранилища ведущую роль играют гидродинамические и механические факторы, связанные с работой Нижегородского гидроузла, относительно стабильным уровнем режимом,

скоростным режимом течений и мутностью воды. Для Чебоксарского водохранилища определяющее значение приобретают транзитный, близкий к речному, гидравлический режим верхнего участка, расположенного непосредственно ниже плотины Нижегородской ГЭС, выраженные флуктуации уровня воды, а также биогенная и органическая нагрузка со стороны крупных притоков, стимулирующая эвтрофирование. Поступление сточных вод очистных сооружений является общим дополнительным фактором антропогенной нагрузки для обоих водохранилищ.

Таким образом, сочетание общих черт и контрастных гидравлических и гидрохимических условий позволяет рассматривать оба водохранилища как взаимодополняющие модельные объекты для оценки вклада отдельных антропогенных факторов в показатели видовой структуры планктонных сообществ 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, Троца, Юг, Белая, Ока, Керженец, Сундовик, Сура (рисунок 3.1). За этот период была собрана и обработана 621 количественная проба зоопланктона (таблица 3.1). Кроме того, ежегодно на каждом водном объекте отбирались «качественные» пробы для оценки видового богатства зоопланктона.

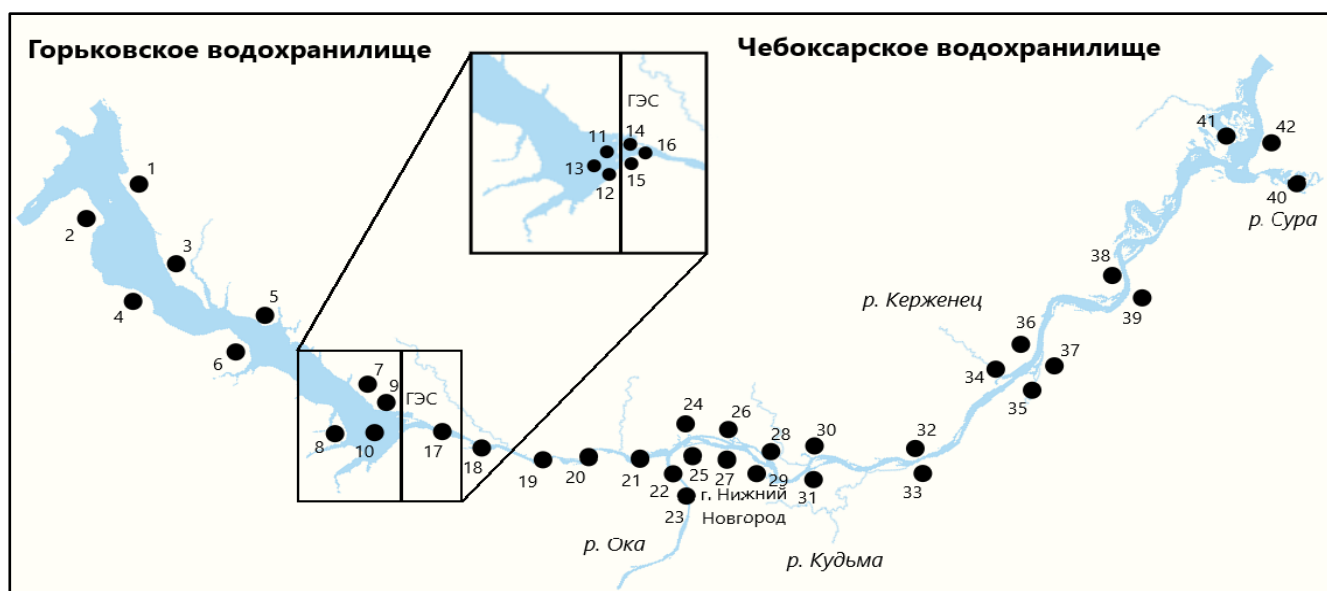


Рисунок 3.1. Схема расположения станций отбора проб зоопланктона в акватории

Горьковского и Чебоксарского водохранилищ и их притоков: 1,2 – г. Юрьевец; 3,4 – п. Сокольское; 5,6 – г. Пучеж; 7,8 – г. Чкаловск; 9,10 – приплотинный плес Горьковского водохранилища; 11,12,13 – верхний бьеф Нижегородской ГЭС; 14,15,16 – нижний бьеф Нижегородский 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 (Молитовский 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.

Тотальные ловы зоопланктона по всей толще воды от дна до поверхности («количественные» пробы) выполняли планктонной сетью Джеди с мельничным газом с размером ячеей 70 мкм и вертикальной моделью планктобатометра Ван-Дорна (Методические..., 1982; Лазарева, 2010; Методы..., 2024). На мелководных участках зачерпнутую мерным сосудом (ведро вместимостью 10 л) воду в объёме 50-100 л процеживали через коническую сеть Джеди (Методика..., 1975; Шурганова и др., 2021; Методы..., 2024).

«Качественные» пробы получали путём горизонтальных ловов, протягивая сеть за медленно движущейся лодкой или забрасывая её в водоём с берега (Методы..., 2024).

После извлечения из воды сеть удерживали в вертикальном положении, аккуратно переносили содержимое стаканчика в банку для фиксации и хранения улова, а затем 1-2 раза повторно погружали сеть в водоём до нижнего кольца, чтобы смыть оставшийся на сите планктон, объединяя эту часть с основной пробой. Фиксацию проб выполняли 40 %-ным формалином. При количественной обработке материал концентрировали до объёма 10 мл и анализировали в камере Богорова (Методы..., 2024).

На сегодняшний день определение доли мёртвых особей зоопланктона входит в состав методики оценки последствий негативного воздействия, которой пользуется ФГБНУ «ВНИРО» (Методика..., 2020).

Из существующих в мировой гидробиологической практике подходов к определению доли погибших особей для окрашивания зоопланктона пресных водоёмов чаще всего применяют анилиновый голубой водорастворимый краситель (Seepersad, Crippen, 1978; Дубовская, 2006, 2008; Семенова, 2010, 2011; Tang et al., 2014; Методы..., 2024).

По справочным данным (Фрайштат, 1980), краситель «анилиновый голубой водорастворимый» ($C_{37}H_{27}N_3Na_2O_9S_3$) встречается также под названиями «водный голубой», «Anilinblau wasserloestlich», «Aniline blue (water soluble)», «China blue», «Water blue» и др. По химической природе это кислотный краситель арилметанового ряда, представляющий собой мелкокристаллический порошок от

сине-зелёного до тёмно-коричневого цвета; хорошо растворяется в воде и почти не растворяется в спирте. В микроскопии его применяют для окраски соединительной ткани, а также для непрямого прижизненного окрашивания. Метод основан на том, что при гибели клетки её мембрана теряет избирательную проницаемость и пропускает краситель, поэтому окрашенными оказываются только погибшие клетки живых организмов (Методы..., 2024). Рабочий раствор получали, растворяя навеску сухого красителя в дистиллированной воде; использовали 7,5 %-ную концентрацию (Seepersad, Crippen, 1978; Дубовская, 2008; Семенова, 2010) – 7,5 г порошка на 92,5 мл дистиллированной воды из расчёта на 100 г раствора. До начала работы приготовленный раствор хранили в тёмном прохладном месте, защищённом от солнечного света и перегрева.

Окрашивание проб зоопланктона, собранных в природных водоёмах и водотоках, проводили по общепринятой схеме: сконцентрированный материал помещали в 7,5 %-ный раствор анилинового голубого (Seepersad, Crippen, 1978; Семенова, 2010; Методы..., 2024). В рамках мониторинга на каждой станции брали по две параллельные пробы: первую окрашивали для оценки доли мёртвых особей, вторую оставляли без окрашивания – это позволяло избежать потери мелких коловраток при промывке окрашенной пробы (Семенова, 2010; Методы..., 2024).

Для концентрирования зоопланктона применяли пластиковые банки вместимостью 50-70 мл с завинчивающейся крышкой: у банки удаляли дно, а в крышке вырезали круглое отверстие, сохраняя только узкий ободок; на горловину крепили фрагмент мельничного газа №70 (ячей 64 мкм) с небольшим запасом по краю ткани, чтобы при завинчивании крышки он натягивался без провисания. Согласно принятой методике (Методы..., 2024), пробу переливали в плексигласовый стаканчик с сетчатым дном из газа №70, через которое стекала вода, а зоопланктон задерживался внутри; стаканчик накрывали крышкой из того же газа №70 и на 15 минут помещали в ёмкость с красителем (рисунок 3.2).



Рисунок 3.2. Процесс окрашивания зоопланктона

Долю мёртвых особей рассчитывали, как статический показатель для момента отбора пробы:

$$N_d = N_{\text{dead}} / (N_{\text{live}} + N_{\text{dead}}) \times 100 \% \quad (1)$$

где N_d – доля мёртвых особей, рассчитанная по численности; N_{live} – численность живых организмов; N_{dead} – численность мертвых организмов.

Аналогично рассчитывали долю мёртвой биомассы:

$$B_d = B_{\text{dead}} / (B_{\text{live}} + B_{\text{dead}}) \times 100 \% \quad (2)$$

где B_d – доля мёртвых особей, рассчитанная по биомассе; B_{live} – биомасса живых организмов; B_{dead} – биомасса мертвых организмов.

Этот метод позволяет выявлять особей, погибших за 1-1,5 часа – 2-3 суток до момента отбора пробы (Дубовская, 2008), поэтому окрашивание выполняли непосредственно после отбора – на судне или на берегу. Такой порядок исключал гибель организмов в ходе транспортировки проб и не допускал завышения доли мёртвых особей из-за травмирования при отборе.

Камеральную обработку проб проводили по стандартным гидробиологическим методикам 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». Первичный разбор проб выполняли под стереомикроскопом

Zeiss Stemi 2000C (Carl Zeiss Microscopy, Germany), а детальный морфологический анализ видов – с использованием светового микроскопа Olympus CX43 (Olympus Corporation, Japan); линейные измерения проводили окуляром-микрометром.

Таблица 3.1

Общее число собранных «количественных» проб зоопланктона

Водный объект	Количество проб					Всего
	2021	2022	2023	2024	2025	
	г.	г.	г.	г.	г.	
Горьковское водохранилище	60	48	45	45	30	228
Чебоксарское водохранилище	60	15	66	66	63	270
Притоки Горьковского водохранилища	–	–	12	12	12	36
Притоки Чебоксарского водохранилища	–	–	6	21	60	67
Всего:	120	63	129	144	165	621

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).

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

Данные по численности зоопланктона представлены как количество организмов в единице объёма (экз./м³). Расчёт производился по формуле:

$$N = \frac{n \times 39,32}{h} \times 1000 \quad (3)$$

где N – количество организмов в 1 м³ воды, тыс. экз./м³; n – количество организмов в пробе, экз.; h – глубина отбора пробы, м.

Биомассу зоопланктона определяли умножением числа организмов каждого вида на их индивидуальную массу:

$$B = (N \times m) \times 1000 \quad (4)$$

где B – биомасса зоопланктона в 1 м³ воды, г/м³; N – количество организмов в 1 м³ воды, экз./м³; m – индивидуальная масса организмов, мг.

Для расчета индивидуальной массы (W , мг) ракообразных использовалась формула зависимости между длиной и массой (Балушкина, Винберг, 1979):

$$W = g \times l^b \quad (5)$$

где l – длина тела животного (мм), g – масса при длине, равной 1 мм, b – степенной коэффициент.

Ординационные методы. Ординацию данных выполняли методом анализа избыточности (RDA) – одним из методов канонической ординации (Rao, 1964; Legendre, Legendre, 1998; Шитиков, Розенберг, 2013). Канонический подход даёт возможность одновременно обрабатывать несколько наборов данных и проверять статистическую значимость как внутренних связей, так и влияния внешних факторов; по своей сути канонический анализ представляет собой обобщение регрессионного анализа на случай многомерного отклика:

$$Y = f(X) \quad (6)$$

где Y – матрица $m \times n$, содержащая центрированные значения обилия y_{ij} по m видам (строки) и n местообитаниям, или пробам (столбцы); X – матрица $q \times n$, в которой j -я строка содержит центрированные значения фактора среды x_{kj} .

Понятие «избыточность» в этом контексте эквивалентно «объяснённой дисперсии» (Legendre, Legendre, 1998). В основе анализа избыточности лежит

общая линейная модель регрессии; по сути, это каноническая версия метода главных компонент (PCA), реализуемая в несколько этапов (Шитиков, Розенберг, 2013):

- расчёт регрессии каждой переменной y_i на таблицу факторов X с получением предикторных значений y_{ij} и остатков y_{res} ;
- PCA-анализ матрицы $\hat{Y}$, дающий канонические собственные значения и собственные векторы U ;
- вычисление на основе матрицы U ординационных компонент двух типов – взвешенных сумм счетов объектов (scores YU) и сумм счетов, определяемых линейными комбинациями факторов среды (site constraints $\hat{Y}U$);
- PCA-анализ матрицы остатков множественной регрессии Y_{res} с расчётом осей главных компонент, независимых от влияния внешних факторов.

Как и в PCA, ординационные диаграммы RDA строятся в виде совмещённого графика: положение точек видов отражает центры тяжести распределения их плотности, а координаты проб задаются взвешенной комбинацией обилия свойственных им видов (Шитиков, Розенберг, 2013). В каноническом анализе распределение $\{y_{ki}\}$ дополнительно аппроксимируется гауссовой моделью отклика, где объясняющая переменная задаётся линейной комбинацией факторов среды $\{c_k \times x_{ji}\}$.

Итоговая диаграмма («триплот») показывает изменчивость видового состава вдоль осей проецирования F1-F2, а также статистические связи между видами и каждой из независимых переменных $\{x_{ji}\}$: из начала координат в виде стрелок откладывают оси физических градиентов, направление которых задаётся значениями канонических собственных векторов; чем длиннее стрелка переменной среды, тем теснее она связана с осями ординации F1-F2 и тем весомее её вклад в изменчивость структуры экосистемы по сравнению с переменными, которым соответствуют более короткие стрелки (Шитиков, Розенберг, 2013).

Проекция точки вида на стрелку соответствующего фактора среды показывает экологический оптимум этого вида (центр тяжести распределения его обилия) относительно данного фактора. При представлении видов в виде стрелок,

исходящих из начала координат, косинус угла между стрелкой вида и стрелкой фактора приблизительно соответствует коэффициенту корреляции между ними: близко направленные стрелки говорят о значимой положительной корреляции, стрелки, пересекающиеся под прямым углом, – о корреляции, близкой к нулю, а противоположно направленные – о выраженной отрицательной корреляции (Шитиков, Розенберг, 2013).

Все статистические расчёты выполняли в среде R (R Core..., 2020), а также с применением программы Excel.

Заключение по главе 3.

Наряду с традиционными показателями численности, биомассы и видовой структуры сообществ зоопланктона в работе применён метод окрашивания анилиновым голубым для оценки показателей смертности особей. Для анализа данных использован метод канонической ординации, обеспечивающий количественную оценку влияния абиотических факторов на видовую структуру зоопланктонных ценозов.

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

Корректное определение видовой структуры зоопланктонных сообществ составляет основу всех последующих этапов гидробиологических исследований. Такой подход позволяет решать, как прикладные задачи (районирование акваторий, анализ динамики сообществ, оценка качества воды), так и расширять представления о фауне пресноводного зоопланктона (Шурганова, 2007). Видовая структура зоопланктоценозов Горьковского и Чебоксарского водохранилищ, расположенных на антропогенно нарушенных территориях, освещена в ряде работ (Шурганова, 2007; Кудрин, 2016; Лазарева и др., 2018; Подшивалина, 2021; Molkov et al., 2023; Shurganova et al., 2025 и др.).

4.1. Видовой состав зоопланктона исследованных водных объектов и оценка его экологической приуроченности

В составе зоопланктона исследованных водных объектов идентифицировано 188 видов зоопланктонных организмов (приложение 2), из которых 99 (52,7 %) принадлежат коловраткам (Rotifera), 63 (33,5 %) – ветвистоусым ракообразным (Cladocera) и 26 (13,8 %) – веслоногим ракообразным (Copepoda).

Основу зоопланктона во всех водных объектах составляют широко распространённые космополитные виды. По зоогеографическому составу фауна исследуемых акваторий типична для водоёмов Европейской части России (Пидгайко, 1984).

Показатели видового богатства в обследованных водных объектах заметно варьировали (табл. 4.1.1). Наибольшее число видов зафиксировано на акватории Чебоксарского водохранилища (128 видов).

Таблица 4.1.1

Видовое богатство (S) исследованных водохранилищ Средней Волги и устьевых участков их притоков

Водный объект	$S_{Rotifera}$	$S_{Cladocera}$	$S_{Copepoda}$	$S_{tot.}$
Горьковское водохранилище	66	43	14	123
Река Юг	5	4	2	11
Река Троица	43	33	16	92
Река Санахта	36	26	9	71
Река Белая	40	25	7	72
Чебоксарское водохранилище	68	43	17	128
Река Ока	53	31	15	99
Река Керженец	26	34	12	72
Река Сундовик	33	28	12	73
Река Сура	30	22	16	68

В структуре видового богатства зоопланктона большинства исследованных объектов доминируют коловратки (Rotifera): в устьевых зонах рек их доля колебалась от 36,1 % (р. Керженец) до 55,6 % (р. Белая), а на акваториях самих водохранилищ была более стабильной – 53,1 % в Чебоксарском и 53,7 % в Горьковском водохранилище. Единственным отклонением от этой закономерности стало устье р. Керженец, где ветвистоусые ракообразные (Cladocera) достигали 47,2 % от общего числа идентифицированных видов и превышали долю коловраток (36,1 %). Веслоногие ракообразные (Copepoda) повсеместно составляли минимальную долю видового богатства – от 9,7 % (р. Белая) до 23,5 % (р. Сура), при сопоставимом вкладе в водохранилищах (11,4-13,3 %) (таблица 4.1.1).

По экологической приуроченности, оценённой на основе литературных данных (Чуйков, 2000; Определитель..., 2010) и собственных наблюдений, все обнаруженные виды были разделены на четыре группы: облигатно-планктонные, фитофильные, фитофильно-планктонные и придонные (Гаврилко, 2019) (приложение 2).

К облигатно-планктонным видам отнесены организмы, обитающие в пелагиали и медиали исследованных водных объектов: *Anuraeopsis fissa*, *Ascomorpha ovalis*, *Bipalpus hudsoni*, *Colotheca pelagica*, *Conochilus unicornis*, *Filinia longiseta*, *Hexarthra mira*, *Notholca acuminata*, *Ceriodaphnia reticulata*, *Diaphanosoma orghidani*, *Leptodora kindtii*, *Limnosida frontosa*, *Acanthocyclops americanus*, *Heterocope appendiculata*, а также представители родов *Asplanchna*, *Brachionus*, *Gastropus*, *Kellicottia*, *Keratella*, *Ploesoma*, *Polyarthra*, *Pompholyx*, *Synchaeta*, *Bosmina*, *Bythotrephes*, *Daphnia*, *Moina*, *Cyclops*, *Eudiaptomus*, *Eurytemora*, *Thermocyclops*.

Фитофильный комплекс включает виды, образ жизни которых непосредственно связан с высшей водной растительностью: они прикрепляются к макрофитам, ползают по ним или плавают между растениями. Сюда относятся представители родов *Cephalodella*, *Colurella*, *Euchlanis*, *Lecane*, *Lepadella*, *Mytilina*, *Platytas*, *Testudinella*, *Trichocerca*, *Trichotria*, *Acroperus*, *Alona*, *Alonella*, *Camptocercus*, *Pleuroxus*, *Simocephalus*, *Eucyclops*, *Paracyclops*, а также *Lophocharis oxysternon*, *Notommata cyrtopus*, *Chydorus ovalis*, *Disparalona rostrata*, *Eurycercus lamellatus*, *Graptoleberis testudinaria*, *Lathonura rectirostris*, *Ovalona karelica*, *Oxyurella tenuicaudis*, *Picripleuroxus laevis*, *Pseudochydorus globosus*, *Scapholeberis mucronata*, *Sida crystallina*, *Macrocyclops albidus*, *Megacyclops viridis*, *Paracyclops affinis*, *Thermocyclops dybowskii*.

Фитофильно-планктонные виды плавают в толще воды как среди растений, так и в зоне открытой воды, массово развиваясь и среди зарослей высшей водной растительности, и в планктоне озёр, прудов, рек и водохранилищ. В эту группу входят *Ascomorpha ecaudis*, *Brachionus quadridentatus*, *Cephalodella ventripes*, *Conochiloides coenobasis*, *Conochilus hippocrepis*, *Notommata aurita*, *Bosmina longirostris*, *Chydorus sphaericus*, *Diaphanosoma brachyurum*, *Polyphemus pediculus*, *Eurytemora velox*, *Mesocyclops leuckarti*; наиболее часто среди них встречались представители родов *Trichocerca*, *Ceriodaphnia* и *Thermocyclops*.

Придонный комплекс образуют организмы, обитающие в придонном слое воды и способные зарываться в ил и песок: *Bdelloida*, *Rotaria rotatoria*, *Alona*

intermedia, *Coronatella rectangula*, *Flavalona costata*, *Flavalona rustica*, *Ilyocryptus agilis*, *Leydigia leydigi*, *Macrothrix laticornis*, *Monospilus dispar*, *Cyclops strenuus*, *Macrocyclus fuscus*.

Анализ экологической приуроченности идентифицированных видов зоопланктона показал, что большую часть фауны исследованных водных объектов составляют облигатно-планктонные виды (42,0 %) (рисунок 4.1.1); фитофильные виды составляют 39,4 %, фитофильно-планктонные – 12,2 %, придонные – 5,9 % от общего числа видов.

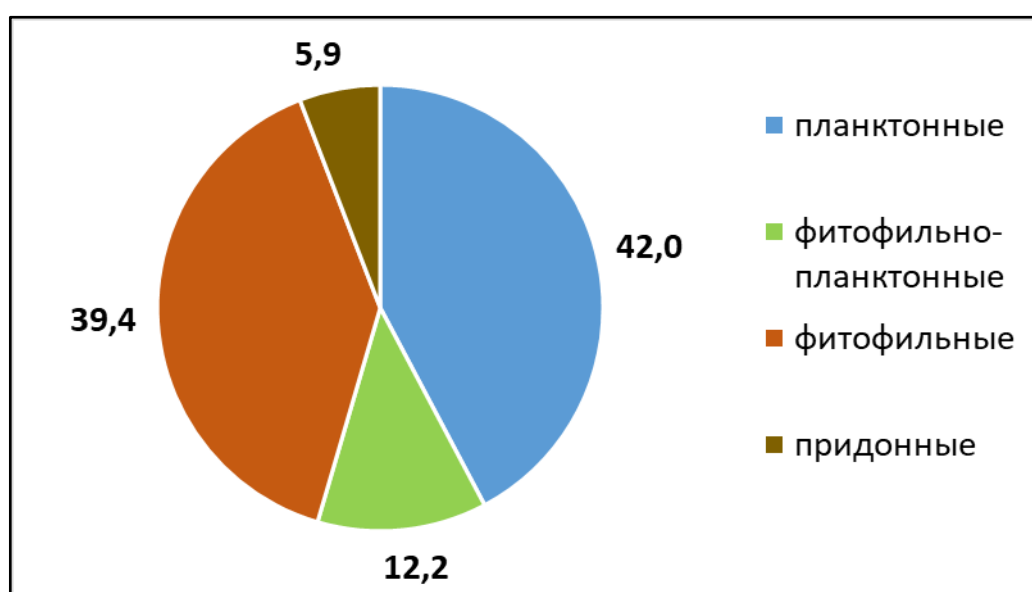


Рисунок 4.1.1. Соотношение числа видов зоопланктона основных экологических групп исследованных водотоков

Соотношение экологических групп зоопланктона в обследованных водных объектах варьировало. Облигатно-планктонные виды занимали доминирующее положение везде, но степень их преобладания существенно различалась: наибольшая доля отмечена в р. Юг (54,5 %) и Горьковском водохранилище (51,2 %), что типично для крупных водотоков и водохранилищ с развитой пелагической зоной, тогда как в реках Троща и Керженец доля этой группы снижалась (таблица 4.1.2).

Процентное соотношение основных экологических групп
зоопланктона исследуемых водных объектов

Водный объект	Облигатно-планктонные, %	Фитофильно-планктонные, %	Фитофильные, %	Придонные, %.
Горьковское водохранилище	51,2	14,6	27,6	6,5
Река Юг	54,5	18,2	18,2	9,1
Река Троца	20,7	16,3	60,9	2,2
Река Санахта	32,4	14,1	46,5	7,0
Река Белая	47,2	16,7	30,6	5,6
Чебоксарское водохранилище	46,9	14,8	32,8	5,5
Река Ока	41,4	15,2	37,4	6,1
Река Керженец	20,8	16,7	55,6	6,9
Река Сундовик	49,3	15,1	24,7	11,0
Река Сура	48,5	19,1	23,5	7,4

Фитофильный комплекс достигал максимальных значений в реках Троца (60,9 %), Керженец (55,6 %) и Санахта (46,5 %), что говорит о высокой степени зарастания макрофитами и благоприятных условиях для развития связанных с ними организмов. В реках Юг, Сура, Сундовик и в водохранилищах доля фитофильных видов была заметно ниже и не превышала 30 %, уступая облигатно-планктонной группе.

Фитофильно-планктонные виды показали наименьшую пространственную изменчивость: их доля варьировала в узком диапазоне от 14,1 % (р. Санахта) до 19,1 % (р. Сура), что указывает на их высокую экологическую пластичность и способность осваивать как открытые участки водоёмов, так и заросли макрофитов.

Придонные виды во всех исследованных объектах были представлены минимально – от 2,2 % в р. Троца до 11,0 % в р. Сундовик; повышенная доля этой группы в р. Сундовик может быть связана с характером донных отложений на антропогенно-нарушенной территории.

Большая часть обнаруженных видов широко распространена не только на территории Европейской части России, но и в целом является космополитами (Segers, 2007; Voxshall, Defaye, 2010; Kotov et al., 2013). Наблюдения позволили идентифицировать в зоопланктоне изученных водных объектов 7 чужеродных видов (таблица 4.1.3). Среди них наибольшей встречаемостью (по 70 %) характеризовались два вида – понто-каспийский веслоногий рачок *Eurytemora velox* и североамериканский веслоногий рачок *Acanthocyclops americanus*; реже отмечались ещё два вселенца – тропический вид *Keratella tropica*, активно расселяющийся в умеренные широты (50 % объектов), и североамериканская коловратка *Kellicottia bostoniensis* (40 %) (таблица 4.1.3).

Таблица 4.1.3

Встречаемость редких и чужеродных видов зоопланктона
в исследованных водных объектах

Вид	Водные объекты	p_i
<i>Kellicottia bostoniensis</i> (Rousselet, 1908)	1, 2, 6, 8	40 %
<i>Keratella tropica</i> (Apstein, 1907)	1, 2, 7, 9, 10	50 %
<i>Acanthocyclops americanus</i> (Marsh, 1893)	1, 2, 5, 6, 7, 9, 10	70 %
<i>Thermocyclops vermifer</i> (Lindberg, 1935)	1	10 %
<i>Thermocyclops taihokuensis</i> (Harada, 1931)	10	10 %
<i>Eurytemora caspica</i> (Sukhikh & Alekseev, 2013)	10	10 %
<i>Eurytemora velox</i> (Lilljeborg, 1853)	2, 3, 4, 7, 8, 9, 10	70 %

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

1 – Горьковское водохранилище; 2 – Чебоксарское водохранилище;

3 – р. Юг; 4 – р. Троца; 5 – р. Санахта; 6 – р. Белая; 7 – р. Ока;

8 – р. Керженец; 9 – р. Сундовик; 10 – р. Сура.

Доля чужеродной фауны в общем видовом богатстве зоопланктона исследованных водных объектов в большинстве случаев не превышала 4,4 %, варьируя от 1,1 до 4,4 %; исключение составили реки Юг и Сура, где этот показатель достигал соответственно 9,1 и 7,4 % – максимальное число чужеродных видов отмечено в р. Сура.

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

Пространственная гетерогенность гидрологических и гидрохимических условий в крупных равнинных водохранилищах является ключевым фактором, формирующим распределение зоопланктонных сообществ. Вопрос пространственного размещения сообществ гидробионтов водохранилищ, в частности зоопланктона, остаётся актуальным. Ряд исследований показывает, что различия в видовой структуре сообществ зоопланктона обнаруживаются даже при отсутствии резких изменений гидрохимических и гидрологических факторов в рамках единовременной съёмки (Шурганова, 2007; Шурганова, Черепенников, 2011; Шурганова и др., 2024; Shurganova et al., 2024; Shurganova et al., 2025 и др.). Выделение планктонных сообществ водохранилищ и занимаемых ими акваторий имеет важное значение, поскольку объединение в один массив проб, принадлежащих разным сообществам, может существенно исказить представления об их видовой структуре и динамике развития (Шурганова, 2007). В условиях каскадного расположения водохранилищ с чередованием озёрных 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 (тыс. экз./м³) применяли анализ избыточности (RDA) (глава 3). В качестве предикторов использовали стандартизированные гидролого-гидрохимические параметры: температуру воды, электропроводность, водородный показатель, содержание растворённого кислорода, мутность, прозрачность, скорость течения, содержание хлорофилла-а и фикоцианина. Анализ проводили отдельно для каждого года наблюдений (2023-

2025), что позволило оценить, как устойчивость пространственной структуры, так и межгодовую динамику определяющих её факторов.

Ординационный анализ показал, что на протяжении трёхлетнего периода исследований (2023-2025 гг.) пространственная неоднородность сообществ статистически значимо определялась комплексом абиотических факторов, вклад и значимость которых варьировали в межгодовом аспекте (таблица 4.2.1).

Таблица 4.2.1

Результаты анализа избыточности (RDA) влияния
абиотических факторов на видовую структуру сообществ зоопланктона
Горьковского и Чебоксарского водохранилищ в 2023-2025 гг.

Фактор среды	Adjusted R ² , %			pseudo-F			P		
	2023	2024	2025	2023	2024	2025	2023	2024	2025
Температура воды (WT)	4,17	3,13	8,04	2,13	1,84	3,27	0,042 *	0,063	0,009 **
Электропров одность (EC)	10,24	12,56	28,59	3,97	4,73	11,40	0,003 **	0,003 **	0,001 ***
Водородный показатель (pH)	3,14	0,69	5,88	1,85	1,18	2,62	0,081	0,268	0,023 *
Содержание растворенног о кислорода (DO)	3,99	5,66	9,76	2,08	2,56	3,81	0,047 *	0,017 *	0,003 **
Мутность (TBD)	12,82	13,15	13,24	4,83	4,94	4,96	0,002 **	0,001 ***	0,001 ***
Скорость течения (WS)	10,49	9,92	10,94	2,80	2,73	4,19	0,002 **	0,005 **	0,001 ***
Содержание хлорофилла (Chl)	0,32	2,97	4,77	1,08	1,79	2,34	0,313	0,090	0,057
Содержание фикоцианина (PC)	7,33	5,86	5,81	3,06	2,62	2,60	0,015 *	0,021 *	0,022 *

Примечание: Adjusted R² – скорректированная доля изменчивости, которая объясняет каждый фактор; pseudo-F – тестовая статистика перестановочного теста; P – вероятность случайного влияния фактора. Факторы, оказывающие статистически значимое влияние, в таблице отмечены «*».

Наибольший вклад в дифференциацию зоопланктонных сообществ на протяжении всех лет исследований вносила электропроводность, объяснявшая от 10,24 % в 2023 г. до 28,59 % в 2025 г. ($p < 0,01$ во все годы); высокая значимость этого фактора связана с различиями в ионном составе и минерализации волжских и окских водных масс, определяющими обособление правобережного речного зоопланктоценоза. Мутность оставалась стабильно значимым предиктором на протяжении всех трёх лет исследования, с близкими значениями объяснённой дисперсии (12,82-13,24 %, $p < 0,01$). Скорость течения также вносила существенный вклад в структурирование сообществ (9,92-10,94 %, $p < 0,05$ во все годы), подтверждая роль одного из ведущих гидродинамических факторов.

Содержание фикоцианина, как биомаркера развития цианобактерий, демонстрировало стабильную значимость (5,81-7,33 %, $p < 0,05$), отражая трофический статус акватории. Содержание растворённого кислорода было значимым во все годы исследования (3,99-9,76 %, $p < 0,05$), причём его вклад возрастал к 2025 г. Температура воды проявляла значимость в 2023 и 2025 гг. (4,17 и 8,04 % соответственно, $p < 0,05$), в 2024 г. её эффект был статистически незначим ($p = 0,063$). Водородный показатель оказался значим только в 2025 г. (5,88 %, $p < 0,05$), что может быть связано с межгодовыми изменениями гидрохимического режима. Содержание хлорофилла-а (Chl) во все годы не показывало статистически значимого эффекта ($p > 0,05$).

Результаты ординации в пространстве канонических осей RDA показали высокую воспроизводимость пространственной структуры зоопланктонных сообществ на протяжении трёхлетнего периода исследований: на всех ординационных диаграммах (рисунки 4.2.1-4.2.3) отчётливо выделяются четыре устойчивых кластера станций, различающихся между собой видовой структурой зоопланктонных сообществ и занимающих отдельные акватории системы двух водохранилищ.

В 2023 г. станции 7-8, расположенные в районе г. Чкаловск, по гидрологическим характеристикам и видовой структуре тяготели к озёрной части Горьковского водохранилища, формируя единый кластер I со станциями 1-6.

Станции 9-15, находящиеся в зоне влияния Нижегородской ГЭС и в нижнем бьефе, обособлялись в единый кластер II, что отражало смену гидрологического режима и формирование условий, отличных от типично лимнофильных. В речной части Чебоксарского водохранилища выделялись два кластера – левобережный (III) и правобережный (IV), что связано с различиями в гидрохимическом составе волжских и окских водных масс (рисунок 4.2.1).

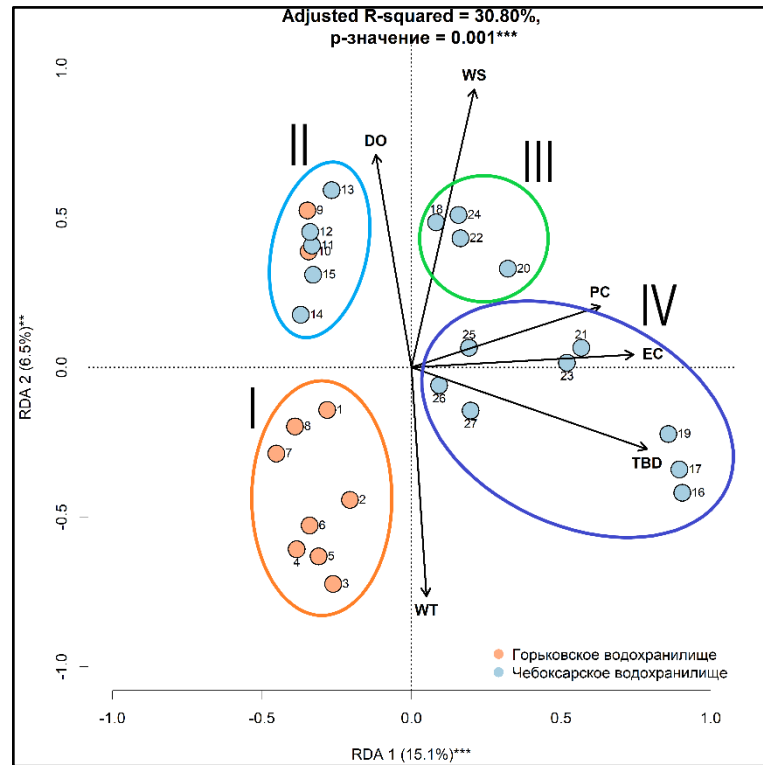


Рисунок 4.2.1. Ординационная диаграмма станции отбора проб зоопланктона (рассчитанная по численности живых и мертвых особей)

Горьковского и Чебоксарского водохранилищ 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) в 2023 г. Кластер I (оранжевый): 1 – г. Юрьевец, левый берег; 2 – г. Юрьевец, правый берег; 3 – п. Сокольское, левый берег; 4 – п. Сокольское, правый берег; 6 – г. Пучеж, левый берег; 6 – г. Пучеж, правый берег; 7 – г. Чкаловск, левый берег; 8 – г. Чкаловск, правый берег. Кластер II (голубой): 9 – приплотинный плес Горьковского водохранилища, левый берег; 10 – приплотинный плес Горьковского водохранилища, правый берег; 11 – г. Городец;

12 – выше г. Балахна; 13 – ниже г. Балахна; 14 – п. Большое Козино; 15 – Сормово, г. Нижний Новгород. Кластер III (зеленый): 18 – г. Нижний Новгород, левый берег; 20 – выше г. Кстово, левый берег; 22 – г. ниже Кстово, левый берег; 24 – с. Работки, левый берег. Кластер IV (синий): 16 – р. Ока (Канавинский мост); 17 – р. Ока (Молитовский мост); 19 – г. Нижний Новгород, правый берег; 21 – выше г. Кстово, правый берег; 23 – г. ниже Кстово, правый берег; 25 – с. Работки, правый берег; 26 – г. Лысково, левый берег; 27 – г. Лысково, правый берег.

В 2024 г. кластерная принадлежность станций 7-8 изменилась: они перешли из озёрного кластера I в приплотинный кластер II, объединившись со станциями 9-10, тогда как станции 11-15 остались в составе кластера II. Таким образом, в 2024 г. кластер II объединил все станции зоны влияния гидроузла (7-15). Эта реорганизация связана в первую очередь с изменением режима работы Нижегородской ГЭС, которое привело к росту скоростей течения на участке ниже г. Чкаловск: зона влияния гидроузла распространилась вверх по течению, преобразовав озёрный участок в переходную зону с чертами приплотинного участка. В результате станции 7-8 в 2024 г. оказались в зоне повышенной динамики водных масс, что обусловило сходство их зоопланктонного сообщества со станциями 9-15 (рисунок 4.2.2).

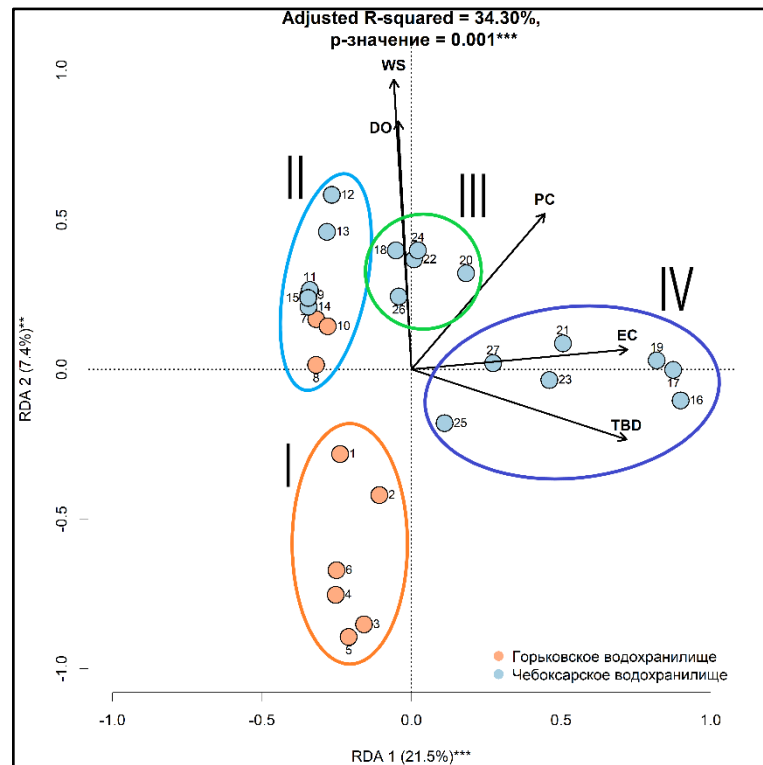


Рисунок 4.2.2. Ординационная диаграмма станции отбора проб зоопланктона (рассчитанная по численности живых и мертвых особей) Горьковского и Чебоксарского водохранилищ и их связь с факторами среды (WS – скорость течения; DO – содержание растворенного кислорода в воде; TBD – мутность; PC – содержание фикоцианина; EC – электропроводность) в 2024 г.

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. Нумерация точек отбора представлена на рисунке 4.2.1.

В 2025 г. конфигурация кластеров полностью повторяла структуру 2024 г.: кластер I (станции 1-6, озёрный плёс), кластер II (станции 7-15, зона влияния гидроузла, включающая приплотинный участок Горьковского водохранилища и зону речной гидравлики Чебоксарского водохранилища), кластер III (станции 18, 20, 22, 24, 26, левобережный речной) и кластер IV (станции 16, 17, 19, 21, 23, 25, 27, правобережный речной). Стабильность кластерной структуры в 2024-2025 гг. говорит о формировании устойчивой пространственной группировки зоопланктонных сообществ на исследованной акватории (рисунок 4.2.3).

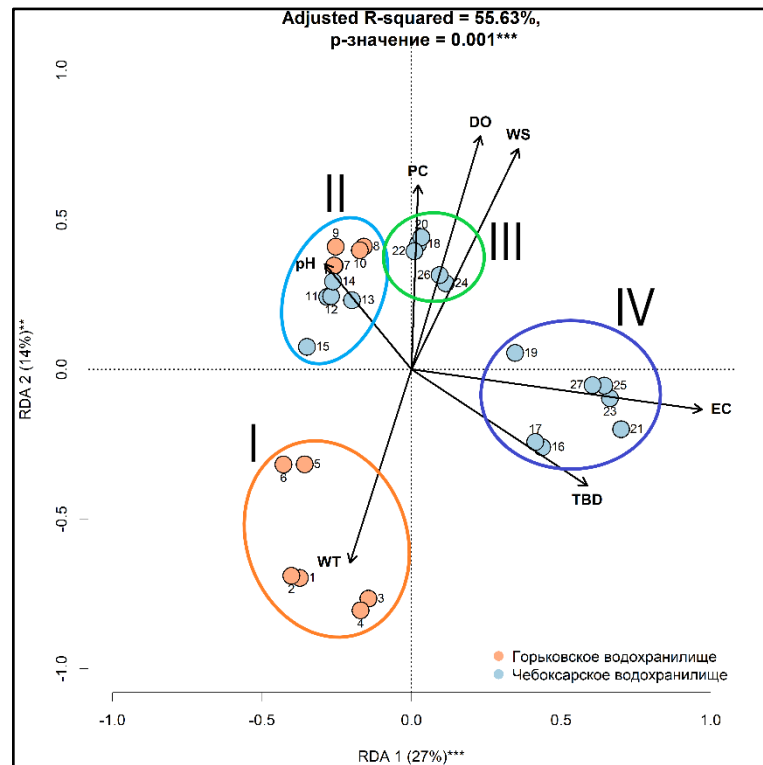


Рисунок 4.2.3. Ординационная диаграмма станции отбора проб зоопланктона (рассчитанная по численности живых и мертвых особей) Горьковского и Чебоксарского водохранилищ и их связь с факторами среды (WS – скорость течения; DO – содержание растворенного кислорода в воде; TBD – мутность; PC – содержание фикоцианина; EC – электропроводность; WT – температура воды; pH – водородный показатель) в 2025 г. 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. Нумерация точек отбора представлена на рисунке 4.2.1.

Объясняющая способность полных моделей RDA последовательно возрастала от 30,8 % в 2023 г. до 55,6 % в 2025 г. Это согласуется с увеличением вклада большинства абиотических факторов в 2025 г. по сравнению с предыдущими годами. Ведущую роль на протяжении всего периода наблюдений играли электропроводность, мутность и скорость течения. Содержание растворённого кислорода и фикоцианина также демонстрировали стабильно значимый вклад ($p < 0,05$ во все годы). Вклад температуры и pH был

эпизодическим, а содержание хлорофилла-а оставалось статистически незначимым на протяжении всего периода.

Для уточнения факторов, определяющих обособление приплотинного зоопланктоценоза, отдельно проанализирована пространственная структура зоопланктонных сообществ Горьковского водохранилища (рисунок 4.2.4). На ординационной диаграмме отчетливо выделились две пространственные группировки станций, соответствующие озёрному и приплотинному участкам водохранилища. При этом состав выделенных групп изменялся по годам наблюдений: в 2023 г. к кластеру I относились станции 1-8, тогда как станции 9-10 формировали кластер II. В 2024 и 2025 гг. граница между группировками сместилась выше по течению: кластер I включал станции 1-6, а станции 7-10 относились к кластеру II. Таким образом, в течение периода наблюдений сообщество зоопланктона вблизи Нижегородской ГЭС сохраняло пространственную обособленность, при этом его граница относительно озёрного участка варьировала в зависимости от года наблюдений.

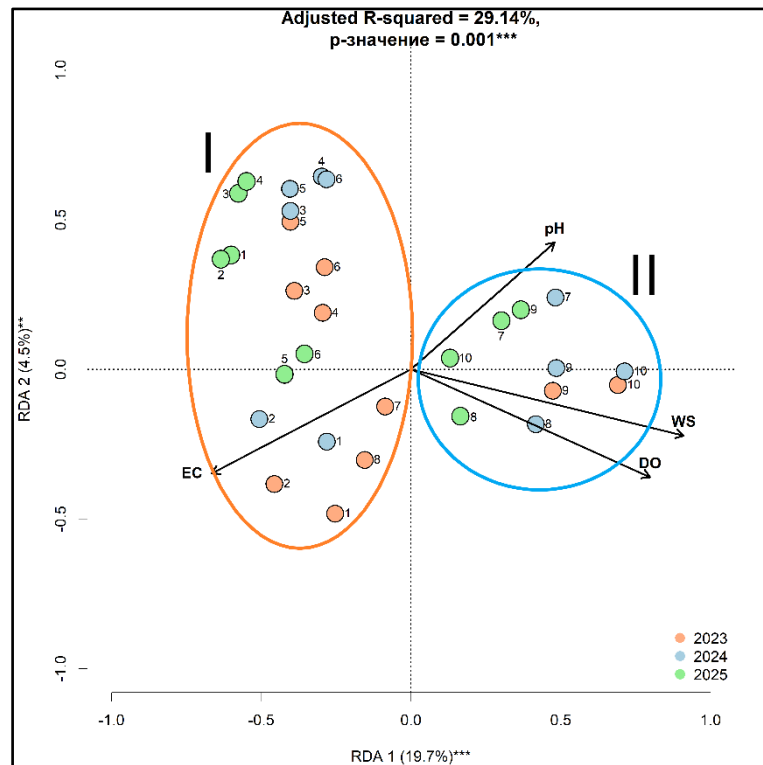


Рисунок 4.2.4. Ординационная диаграмма станции отбора проб зоопланктона (рассчитанная по численности живых и мертвых особей) Горьковского водохранилища и их связь с факторами среды (WS – скорость течения; DO – содержание растворенного кислорода в воде; EC – электропроводность; pH – водородный показатель) в 2023-2025 гг.

Кластер I (оранжевый) – озерный участок Горьковского водохранилища.

Кластер II (голубой) – приплотинный участок Горьковского водохранилища.

Нумерация точек отбора представлена на рисунке 4.2.1.

Результаты анализа факторов среды показали, что статистически значимый вклад в пространственную вариацию видовой структуры зоопланктона Горьковского водохранилища вносили электропроводность (adjusted $R^2 = 0,197$; $p = 0,002$), водородный показатель (adjusted $R^2 = 0,104$; $p = 0,016$), содержание растворённого кислорода (adjusted $R^2 = 0,167$; $p = 0,002$) и скорость течения (adjusted $R^2 = 0,215$; $p = 0,001$). Наибольшей объяснительной способностью среди рассмотренных факторов характеризовалась скорость течения, которая объясняла 21,5 % вариации видовой структуры сообщества. Для температуры воды,

мутности, концентрации хлорофилла-а и содержания взвешенного органического вещества статистически значимого вклада не выявлено ($p > 0,05$).

Полученные результаты показывают, что пространственное обособление приплотинного зоопланктоценоза Горьковского водохранилища связано, прежде всего, с изменением гидродинамических условий, выраженным в повышении скорости течения воды. Значимый вклад электропроводности, содержания растворенного кислорода в воде и pH указывает на сопутствующее изменение комплекса гидрохимических условий, однако именно скорость течения характеризовалась максимальной объяснительной способностью среди рассмотренных факторов.

В результате предыдущих исследований (Шурганова, 2007; Шурганова, Черепенников, 2006 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.

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

Следует отметить, что 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 принципиально разными экологическими условиями функционирования.

Итоговая схема районирования исследованной акватории с выделением пяти зоопланктоценозов представлена на рисунке 4.2.5: озёрный зоопланктоценоз Горьковского водохранилища (кластер I, станции 1-6), приплотинный зоопланктоценоз Горьковского водохранилища (кластер II, станции 7-10), зоопланктоценоз зоны речной гидравлики Чебоксарского водохранилища (кластер III, станции 11-15), левобережный речной зоопланктоценоз Чебоксарского водохранилища (кластер IV, станции 18, 20, 22, 24, 26) и правобережный речной зоопланктоценоз Чебоксарского водохранилища (кластер V, станции 16, 17, 19, 21, 23, 25, 27). Предложенная схема районирования – итог комплексного анализа пространственной структуры зоопланктоценозов Горьковского и Чебоксарского водохранилищ: впервые для данной акватории на основе сочетания статистического анализа и экологической интерпретации проведено районирование с выделением пяти зоопланктоценозов, отражающее как естественную гидрологическую неоднородность, так и антропогенную трансформацию, обусловленную работой Нижегородского гидроузла.

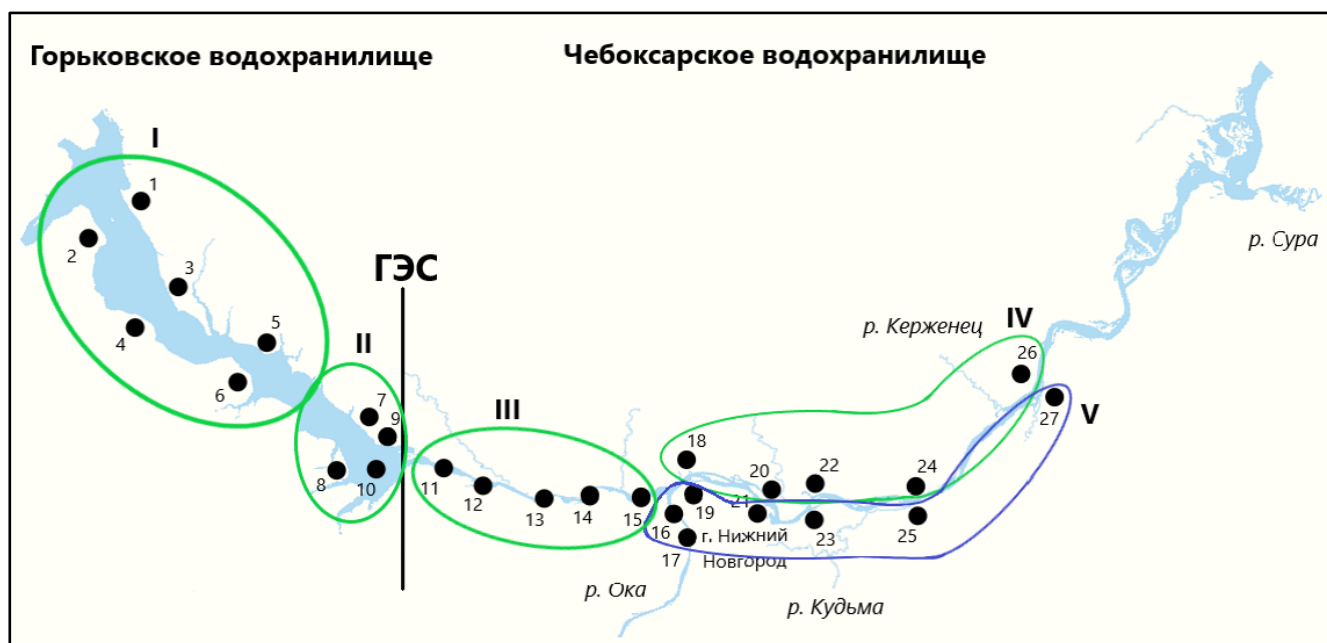


Рисунок 4.2.5. Основные планктонные сообщества Горьковского и Чебоксарского водохранилищ и занимаемые ими акватории в 2023-2025 гг.

Ценоз I – озёрный зоопланктоценоз Горьковского водохранилища;

Ценоз II – приплотинный зоопланктоценоз Горьковского водохранилища;

Ценоз III – зоопланктоценоз зоны речной гидравлики Чебоксарского водохранилища; Ценоз IV – левобережный речной зоопланктоценоз

Чебоксарского водохранилища; Ценоз V – правобережный речной зоопланктоценоз Чебоксарского водохранилища.

Нумерация точек отбора представлена на рисунке 4.2.1.

Доминирующие виды зоопланктона в выделенных зоопланктоценозах

В выделенных зоопланктоценозах выявлены характерные комплексы доминирующих видов. В озёрном зоопланктоценозе Горьковского водохранилища основу сообщества составляли лимнофильные виды – *Daphnia galeata*, *D. cucullata*, *Conochilus unicornis*, *Synchaeta pectinata*, *Chydorus sphaericus*, а также науплиальные и копеподитные стадии копепод; высокая доля ветвистоусых рачков и коловраток говорит о благоприятных трофических условиях в зарегулированной озёрной зоне (таблица 4.2.2).

Доминирующие виды зоопланктона в зоопланктоценозах
Горьковского и Чебоксарского водохранилищ в 2023-2025 гг.

Сообщество зоопланктона	Доминанты	%
Озёрный зоопланктоценоз Горьковского водохранилища	Nauplii <i>Daphnia galeata</i> (Sars, 1864) Copepodit <i>Daphnia cucullata</i> (Sars, 1862) <i>Conochilus unicornis</i> (Rousselet, 1892) <i>Synchaeta pectinata</i> (Ehrenberg, 1832) <i>Chydorus sphaericus</i> (O.F. Müller, 1785)	18,3±0,6 16,4±5,5 16,2±0,9 15,2±4,2 12,4±3,4 11,2±0,8 10,4±0,4
Приплотинный зоопланктоценоз Горьковского водохранилища	<i>Bosmina longirostris</i> (O.F. Müller, 1785) Nauplii <i>Daphnia galeata</i> (Sars, 1864) <i>Daphnia cucullata</i> (Sars, 1862) Copepodit <i>Synchaeta pectinata</i> (Ehrenberg, 1832)	22,3±14,4 20,2±5,1 17,9±3,6 16,3±5,8 12,9±1,2 12,3±1,6
зоопланктоценоз зоны речной гидравлики Чебоксарского водохранилища	Copepodit Nauplii <i>Daphnia cucullata</i> (Sars, 1862) <i>Bosmina longirostris</i> (O.F. Müller, 1785) <i>Euchlanis dilatata</i> (Ehrenberg, 1832) <i>Synchaeta pectinata</i> (Ehrenberg, 1832)	20,3±4,2 19,9±4,2 18,4±1,1 17,4±0,7 16,4±2,9 14,6±3,7
Левобережный речной зоопланктоценоз Чебоксарского водохранилища	<i>Daphnia cucullata</i> (Sars, 1862) <i>Conochilus unicornis</i> (Rousselet, 1892) <i>Chydorus sphaericus</i> (O.F. Müller, 1785) Nauplii <i>Euchlanis dilatata</i> (Ehrenberg, 1832) <i>Keratella quadrata</i> (O.F. Müller, 1786)	19,5±1,3 18,0±9,8 17,5±1,1 16,2±1,6 15,3±0,6 12,8±1,3
Правобережный речной зоопланктоценоз Чебоксарского водохранилища	<i>Brachionus angularis</i> (Gosse, 1851) <i>Brachionus calyciflorus</i> (Pallas, 1776) <i>Chydorus sphaericus</i> (O.F. Müller, 1785) <i>Euchlanis dilatata</i> (Ehrenberg, 1832) Nauplii <i>Daphnia cucullata</i> (Sars, 1862)	43,5±13,6 32,3±15,6 20,1±4,9 15,0±2,3 12,6±3,5 11,5±1,9

В приплотинном зоопланктоценозе Горьковского водохранилища и в зоопланктоценозе зоны речной гидравлики Чебоксарского водохранилища также доминировали виды, характерные для лимнофильных сообществ: *Bosmina longirostris*, *Euchlanis dilatata*, *Synchaeta pectinata* при сохранении высокой доли

ветвистоусых рачков; заметна значительная доля науплиальных и копепоидных стадий копепод, что отличает видовую структуру этого зоопланктоценоза от других лимнофильных сообществ.

Левобережный речной зоопланктоценоз Чебоксарского водохранилища характеризовался сочетанием лимнофильных (*D. cucullata*, *C. unicornis*, *Ch. sphaericus*) и эврибионтных (*E. dilatata*, *Keratella quadrata*) видов; это сообщество формируется в левобережной части речного плёса под влиянием волжского потока.

Наиболее обособленным оказался правобережный речной зоопланктоценоз, где доминировали реофильные виды коловраток – *Brachionus angularis*, *B. calyciflorus*, а также ветвистоусые ракообразные – *E. dilatata*, *Ch. sphaericus* и *D. cucullata*. Этот ценоз формируется под непосредственным влиянием окского потока, отличающегося более высокой минерализацией и иным ионным составом воды по сравнению с волжским потоком (Глава 2), что определяет его реофильную природу и доминирование коловраток.

Заключение по главе 4.

В составе зоопланктона исследованных водных объектов идентифицировано 188 видов, из которых более половины принадлежат коловраткам, треть – ветвистоусым ракообразным, наименьшая доля – веслоногим ракообразным. Основу фауны составляют широко распространённые космополитные виды, типичные для водоёмов Европейской части России. В зоопланктоне изученных водных объектов отмечено 7 чужеродных видов, наибольшей встречаемостью из которых характеризовались *Eurytemora velox* и *Acanthocyclops americanus*.

По экологической приуроченности доминирующее положение занимали облигатно-планктонные и фитофильные виды. В водохранилищах и устьевых областях крупных рек преобладали облигатно-планктонные виды, тогда как в малых реках с развитой макрофитной растительностью доминировал фитофильный комплекс.

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.

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

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

Оценка показателей смертности зоопланктона является критически важным, но часто недооцениваемым аспектом гидробиологических исследований. В то время как изучение численности и биомассы дает представление о состоянии сообщества, анализ доли погибших организмов позволяет оценить реальную сукцессионную динамику и, что особенно актуально для антропогенно нарушенных экосистем, уровень техногенного воздействия. Игнорирование показателей смертности может приводить к существенному завышению оценок продуктивности и искажению представлений о трофической структуре водоемов (Dubovskaya et al., 2003; Gladyshev et al., 2003). В зарубежной литературе подчеркивается, что учет мёртвых особей зоопланктона является обязательным условием для точного расчета вторичной продукции и энергетических потоков в пелагических сообществах (Weisse, 1991; Hessen & Rukke, 2000; Elliott, 2012).

Абиотические условия, включая температурный режим, ветровое перемешивание, содержание растворенного кислорода, величину pH, мутность и скорость стокового течения воды, как правило, действуют эпизодически и локально, и зоопланктон способен к быстрому восстановлению после кратковременных стрессов (Дубовская, 2009). Однако в условиях антропогенно нарушенных экосистем, каковыми являются водохранилища волжского каскада, возрастает роль антропогенных факторов. Прохождение планктонных организмов через гидротурбины ГЭС является мощным травмирующим воздействием, вызывающим дополнительную смертность в нижних бьефах за счет турбулентности и резких перепадов давления (Cada, 2007; Larinier, 2008; Шурганова и др., 2011; Шурганова и др., 2024). Кроме этого, поступление токсикантов с промышленными и бытовыми стоками, а также токсическое действие «цветущих» цианобактерий могут оказывать существенное, хотя и не всегда прямое, влияние на смертность зоопланктона (Дубовская, 2009; Копылов и др., 2012). В связи с этим, количественная оценка вклада различных факторов –

как природных, так и антропогенных – в формирование уровня смертности зоопланктона в системе Горьковского и Чебоксарского водохранилищ является необходимой для понимания механизмов функционирования этих экосистем под комплексным антропогенным прессом.

5.1. Оценка показателей смертности зоопланктона

основных планктонных сообществ исследуемых водохранилищ

Для оценки показателей смертности зоопланктона использовался метод прижизненного окрашивания проб анилиновым голубым, позволяющий надёжно дифференцировать живые и мёртвые организмы (Dubovskaya et al., 2003; Bickel et al., 2008; Семенова, 2010) (Глава 3). Анализ количественных показателей смертности проводился в рамках пяти акваторий водохранилищ, занимаемых выделенными зоопланктонными сообществами (Глава 4, рисунок 4.2.5). Такой подход обеспечил межгодовую сопоставимость результатов и позволил количественно оценить уровень смертности, характерный для каждой из пяти акваторий, занимаемых выделенными зоопланктоценозами (озёрным и приплотинным ценозами Горьковского водохранилища, зоны речной гидравлики, левобережным и правобережным речными ценозами Чебоксарского водохранилища), сопоставить показатели смертности с видовой структурой и комплексом доминирующих видов, установленным для каждого зоопланктоценоза (Глава 4), выявить участки водохранилищ с наибольшими показателями смертности и проследить межгодовую динамику этих показателей.

Учёт общей численности зоопланктона предполагает одновременное включение в анализ как живых, так и погибших организмов. Поскольку пространственное распределение зоопланктона может определяться не только исходными гидролого-гидрохимическими условиями обитания сообщества, но и посмертным гидродинамическим переносом (снос течением, аккумуляция в зонах замедленной циркуляции), представляло интерес оценить, в какой мере выявленная пространственная структура зоопланктоценозов определяется живой

частью сообщества и насколько на неё влияет исключение погибших особей из расчёта.

Для оценки вклада погибших организмов в количественные характеристики зоопланктона были сопоставлены общая численность и биомасса сообществ с численностью и биомассой живых особей в пяти выделенных зоопланктоценозах за 2023-2025 гг. Общие показатели включали как живые, так и погибшие организмы, тогда как показатели живой части сообщества рассчитывали только для живых особей. Различия между соответствующими показателями позволяют оценить вклад мёртвой части зоопланктона в общую численность и биомассу сообществ (таблица 5.1.1).

Таблица 5.1.1

Количественные показатели развития зоопланктона (общая численность и общая биомасса зоопланктона, численность и биомасса живых особей) в Горьковском и Чебоксарском водохранилищах в 2023-2025 гг.

Зоопланктоценоз		Общая численность, тыс. экз/м ³	Численность живых особей, тыс. экз/м ³	Общая биомасса, г/м ³	Биомасса живых особей, г/м ³
Озерный	2023	64,3±8,8	62,0±6,0	5,010±2,412	4,803±2,274
	2024	58,0±22,8	57,4±22,6	5,729±4,195	5,640±4,111
	2025	35,7±10,8	35,4±10,8	3,859±1,769	3,822±1,764
Приплотинный	2023	33,5±27,8	31,3±26,6	11,677±6,549	10,870±6,005
	2024	18,5±12,2	17,4±11,6	10,276±7,322	9,613±6,843
	2025	61,6±7,3	58,1±6,6	5,728±1,154	5,359±1,099
Зона речной гидравлики	2023	86,3±26,9	73,1±22,5	16,039±4,724	13,521±4,070
	2024	41,0±12,5	32,3±11,3	5,782±3,865	5,346±2,755
	2025	54,5±18,2	44,8±13,6	4,146±2,360	3,037±1,534
Левобережный	2023	227,9±37,9	220,9±34,7	21,356±11,759	20,637±11,625
	2024	12,7±7,1	11,9±6,7	15,090±9,375	14,158±8,769
	2025	127,5±28,8	121,1±27,0	8,596±3,837	8,075±3,582
Правобережный	2023	277,3±73,1	265,9±54,6	13,657±4,153	12,948±4,049
	2024	16,1±9,8	15,2±9,2	1,580±0,610	1,483±0,495
	2025	134,7±46,9	128,0±49,5	3,990±0,990	3,646±1,038

Полученные данные показывают, что соотношение общей и живой частей зоопланктона изменялось как между ценозами, так и между годами наблюдений.

В большинстве случаев численность и биомасса живых особей были близки к соответствующим общим значениям, что свидетельствует о преобладании жизнеспособных организмов в структуре зоопланктона. Наиболее заметные расхождения между общей и живой частью сообщества наблюдались в зоне речной гидравлики Чебоксарского водохранилища, а также в правобережном речном зоопланктоценозе в отдельные годы. Это указывает на повышенную пространственную неоднородность смертности зоопланктона в участках, испытывающих воздействие интенсивного течения, перемешивания и транзитного переноса водных масс.

Озёрный зоопланктоценоз Горьковского водохранилища характеризовался наиболее близким соответствием общей и живой численности и биомассы. Следовательно, в условиях относительно стабильного лимнического режима вклад погибших организмов в количественные показатели сообщества был минимальным. В приплотинном ценозе различия между общей и живой частью были более выраженными и варьировали по годам, что согласуется с изменчивостью гидродинамического режима и периодическим усилением воздействия течения. В зоне речной гидравлики расхождения между общей и живой численностью и особенно биомассой были наиболее заметными. Это связано с постоянным перемещением водных масс, высокой турбулентностью. Снижение показателей живой части относительно общих значений свидетельствует о существенном вкладе мёртвых организмов в суммарные количественные характеристики данного ценоза. Левобережный и правобережный речные зоопланктоценозы также отличались выраженной межгодовой изменчивостью. В левобережном ценозе в разные годы наблюдались значительные колебания общей численности и биомассы, сопровождавшиеся изменением вклада мёртвой части сообщества. Правобережный ценоз характеризовался особенно высокой общей численностью, однако доля живых организмов при этом могла заметно снижаться. Это отражает влияние окского потока, повышенной минерализации, мутности и гидродинамической активности на состояние зоопланктона.

В целом полученные данные (таблица 5.1.1) показывают, что учёт только общей численности и биомассы может завышать оценку фактического состояния зоопланктонных сообществ, прежде всего на акваториях подверженных сильному антропогенному воздействию. Вместе с тем в большинстве случаев основные закономерности пространственного размещения зоопланктоценозов сохранялись при переходе от общих показателей к показателям живой части. Это подтверждает, что выделенные зоопланктоценозы отражают устойчивую пространственную организацию сообществ, а мёртвая часть зоопланктона влияет, главным образом, на абсолютные количественные характеристики и степень выраженности различий между отдельными участками.

Для проверки устойчивости выявленной пространственной структуры был выполнен ординационный анализ на основе матриц обилия только живых особей. Результаты этого анализа подтвердили, что в целом пространственная неоднородность сообществ сохраняется и при исключении мертвых организмов из расчета.

В 2023 г. модель, построенная по численности живых особей, объясняла 25,87 % изменчивости видовой структуры сообществ ($p = 0,001$) (рисунок 5.1.1), что близко к показателям полной модели, построенной по общей численности (глава 4, рисунок 4.2.1). Ведущими факторами среды оставались скорость течения (WS), мутность (TBD), электропроводность (EC) и содержание фикоцианина (PC). Положение станций на ординационной диаграмме практически не изменилось по сравнению с полной моделью: пробы Горьковского водохранилища сохраняли обособленное положение в отрицательной части оси RDA1, а станции Чебоксарского водохранилища – разделение на группу, ассоциированную со скоростью течения, и группу, тяготеющую к градиенту мутности и электропроводности; видимых переходов станций между кластерами при исключении мёртвых особей не отмечено. Разница в объяснённой дисперсии между моделями (4,93 %) указывает на то, что смертность зоопланктона в 2023 г. вносила лишь ограниченный вклад в общую пространственную структуру сообществ.

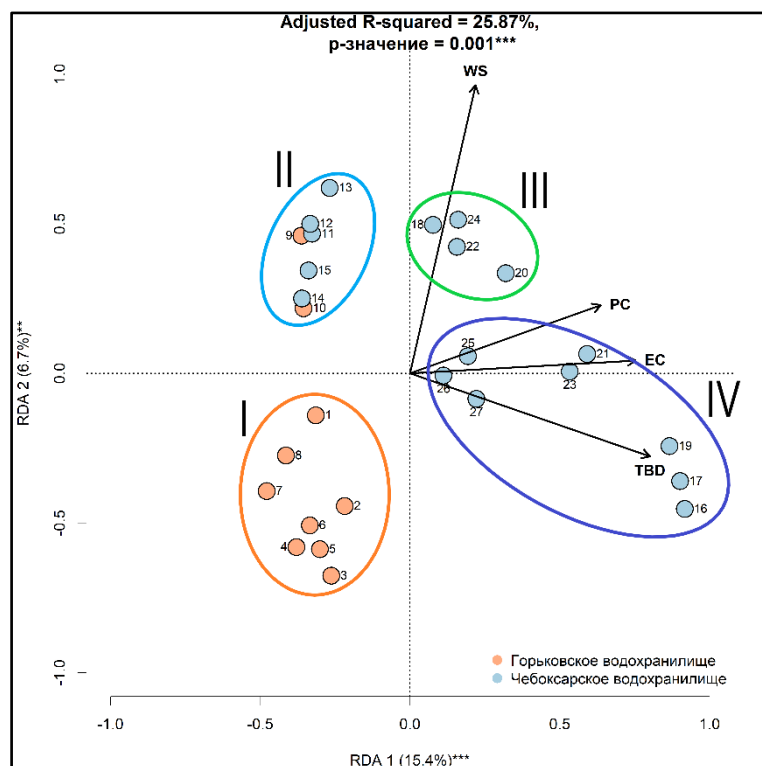


Рисунок 5.1.1. Ординационная диаграмма станций отбора проб зоопланктона (рассчитанная по численности живых особей) Горьковского и Чебоксарского водохранилищ и их связь с факторами среды (WS – скорость течения; TBD – мутность; PC – содержание фикоцианина; EC – электропроводность) в 2023 г. Кластер I (оранжевый): 1 – г. Юрьевец, левый берег; 2 – г. Юрьевец, правый берег; 3 – п. Сокольское, левый берег; 4 – п. Сокольское, правый берег; 6 – г. Пучеж, левый берег; 6 – г. Пучеж, правый берег; 7 – г. Чкаловск, левый берег; 8 – г. Чкаловск, правый берег. Кластер II (голубой): 9 – приплотинный плес Горьковского водохранилища, левый берег; 10 – приплотинный плес Горьковского водохранилища, правый берег; 11 – г. Городец; 12 – выше г. Балахна; 13 – ниже г. Балахна; 14 – п. Большое Козино; 15 – Сормово, г. Нижний Новгород. Кластер III (зеленый): 18 – г. Нижний Новгород, левый берег; 20 – выше г. Кстово, левый берег; 22 – г. ниже Кстово, левый берег; 24 – с. Работки, левый берег. Кластер IV (синий): 16 – р. Ока (Канавинский мост); 17 – р. Ока (Молитовский мост); 19 – г. Нижний Новгород, правый берег; 21 – выше г. Кстово, правый берег; 23 – г. ниже Кстово, правый берег; 25 – с. Работки, правый берег; 26 – г. Лысково, левый берег; 27 – г. Лысково, правый берег.

В 2024 г. объяснительная способность модели по живым особям (36,52 %, $p = 0,001$) (рисунок 5.1.2) была близка к показателю полной модели за этот год (глава 4, рисунок 4.2.2), а состав ведущих факторов (WS, DO, TBD, PC, EC) почти полностью совпадал. Вместе с тем при анализе только живых особей выявлены изменения в пространственной конфигурации ценозов. Если в полной модели станции правобережного и левобережного участков Чебоксарского водохранилища формировали самостоятельные группы, то при учёте только живой части зоопланктона значительная часть станций правобережного участка перешла в кластер, соответствующий левобережному ценозу. В самостоятельном правобережном кластере сохранились, преимущественно, станции, расположенные непосредственно на участке влияния р. Оки и в непосредственной близости к её устью. Таким образом, при исключении мёртвых особей пространственная дифференциация правобережного участка становится более локальной и определяется, главным образом, станциями, непосредственно связанными с поступлением вод Оки. Более выраженное перераспределение станций между левобережным и правобережным речными ценозами, по-видимому, связано с максимальной за весь период исследований долей погибших особей, зарегистрированной в 2024 г.

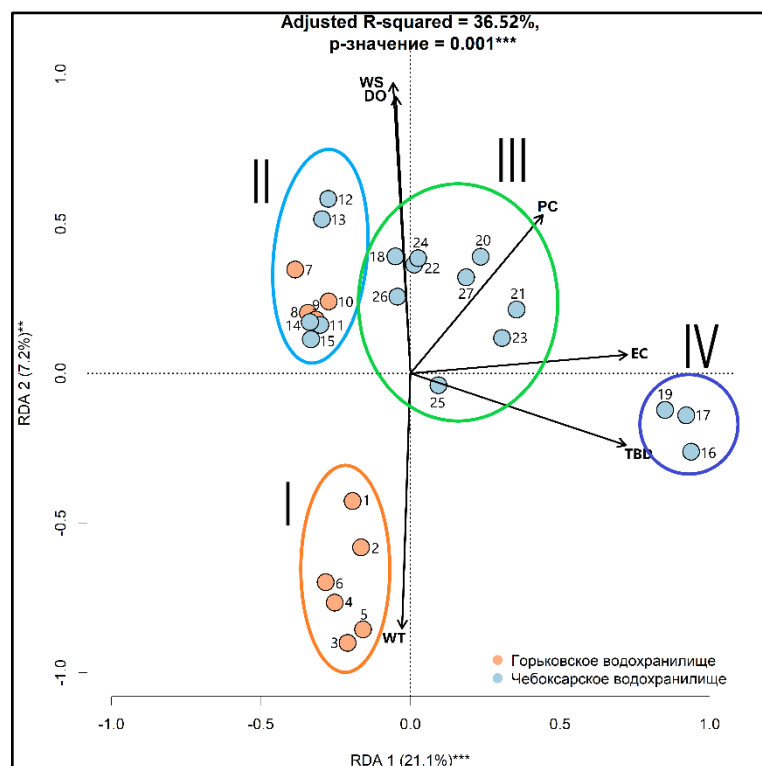


Рисунок 5.1.2. Ординационная диаграмма станций отбора проб зоопланктона (рассчитанная по численности живых особей) Горьковского и Чебоксарского водохранилищ и их связь с факторами среды (WS – скорость течения; DO – содержание растворенного кислорода в воде; TBD – мутность; PC – содержание фикоцианина; EC – электропроводность; WT – температура воды) в 2024 г. Кластер I (оранжевый): станции 1-6. Кластер II (голубой): станции 7-15. Кластер III (зеленый): станции 18, 20-27. Кластер IV (синий): станции 16, 17, 19. Нумерация точек отбора представлена на рисунке 5.1.1.

В 2025 г. модель, построенная на основании анализа численности живых особей, объясняла 55,78 % изменчивости видовой структуры сообществ ($p = 0,001$) (рисунок 5.1.3), что практически совпадает с показателем полной модели (глава 4, рисунок 4.2.3). Пространственная конфигурация кластеров полностью повторяла структуру, полученную для полной модели: выделялись те же четыре кластера станций, соответствующие озерному участку Горьковского водохранилища, приплотинному участку Горьковского водохранилища и зоне речной гидравлики Чебоксарского водохранилища, а также левобережному и правобережному речным участкам Чебоксарского водохранилища. Ведущими

факторами, как и в полной модели, выступали электропроводность (ЕС), мутность (ТВД), скорость течения (WS), содержание растворённого кислорода (DO) и фикоцианина (РС). Таким образом, в 2025 г. исключение мёртвых особей из расчёта не привело к изменению пространственной структуры зоопланктоценозов.

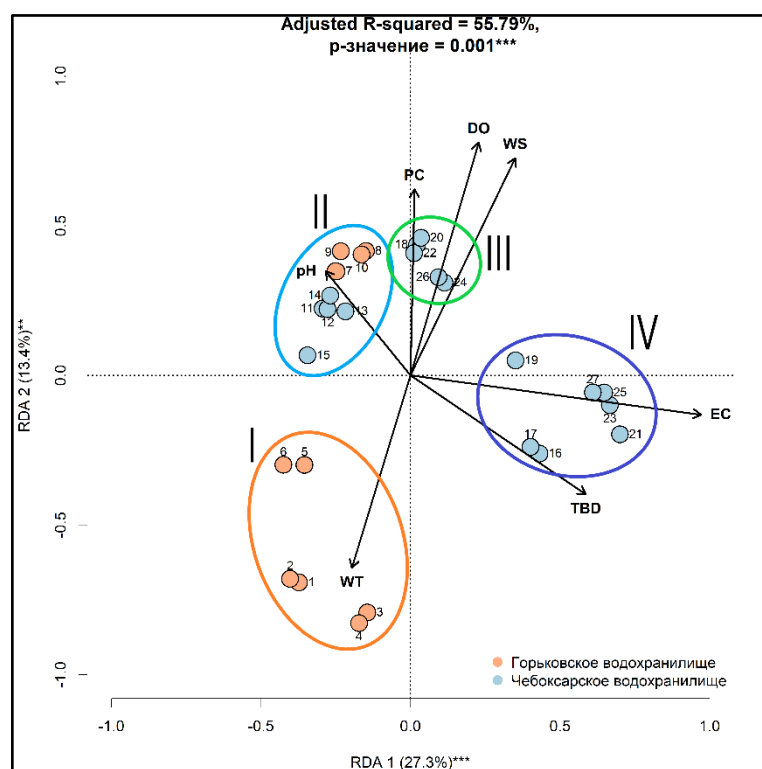


Рисунок 5.1.3. Ординационная диаграмма станций отбора проб зоопланктона (рассчитанная по численности живых особей) Горьковского и Чебоксарского водохранилищ и их связь с факторами среды (WS – скорость течения; DO – содержание растворенного кислорода в воде; TBD – мутность; РС – содержание фикоцианина; ЕС – электропроводность; WT – температура воды; pH – водородный показатель) в 2025 г. 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. Нумерация точек отбора представлена на рисунке 5.1.1.

Ординационный анализ, выполненный по численности только живых особей, подтвердил устойчивость выявленной пространственной структуры

зоопланктоценозов. Во все годы исследований основные направления пространственной дифференциации станций и ведущая роль скорости течения, электропроводности и мутности воспроизводились независимо от включения погибших организмов в общую численность. По результатам ординационного анализа во все годы было выделено 4 кластера станций. Поскольку кластер II объединяет станции, расположенные по обе стороны от физической преграды – плотины Нижегородской ГЭС, нельзя считать одним ценозом все станции, входящие в этот кластер. В итоге, выделенных зоопланктоценозов оказалось пять. Наиболее выраженные изменения пространственного размещения станций отбора проб наблюдались в 2024 г., когда была зарегистрирована максимальная доля мёртвых особей (рисунок 5.1.2; рисунок 5.1.4). В 2023 и 2025 гг. результаты моделей по общей численности и по численности живых особей были близки.

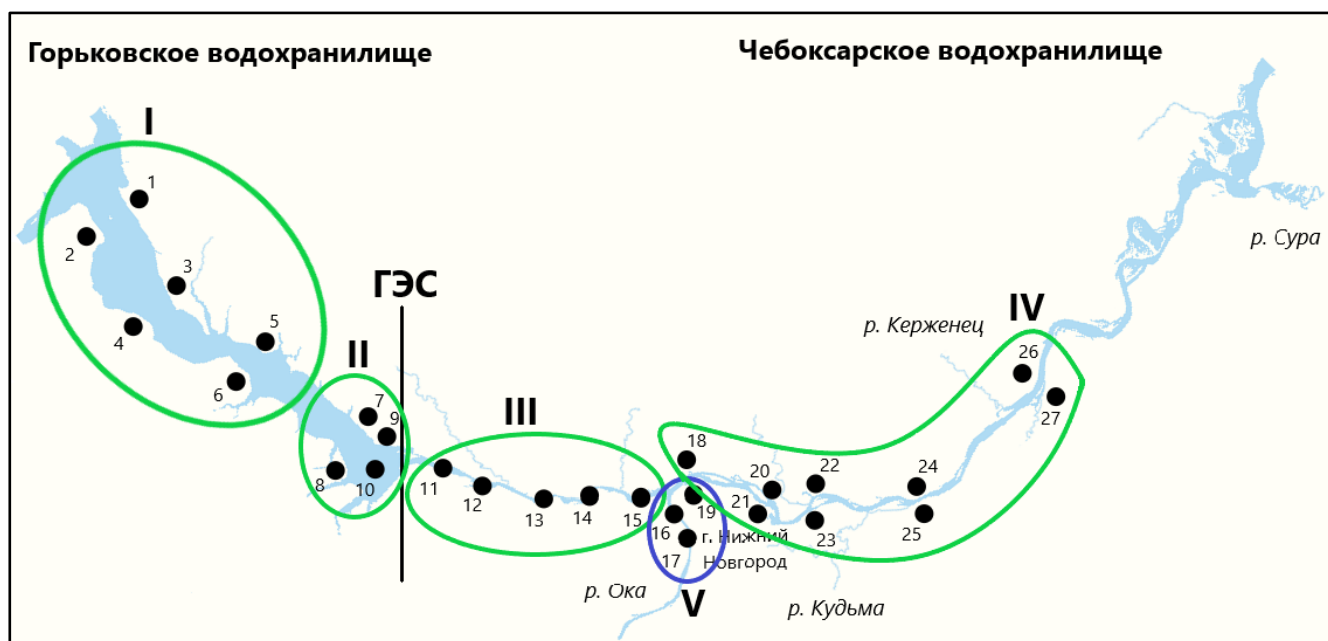


Рисунок 5.1.4. Основные планктонные сообщества Горьковского и Чебоксарского водохранилищ и занимаемые ими акватории в 2024 г., рассчитанные по численности живых особей.

Ценоз I – озёрный зоопланктоценоз Горьковского водохранилища;

Ценоз II – приплотинный зоопланктоценоз Горьковского водохранилища; Ценоз

III – зоопланктоценоз зоны речной гидравлики Чебоксарского водохранилища;

Ценоз IV – левобережный речной зоопланктоценоз Чебоксарского водохранилища; Ценоз V – правобережный речной зоопланктоценоз Чебоксарского водохранилища.

Нумерация точек отбора представлена на рисунке 5.1.1.

В 2024 г. значительная часть станций правобережного речного участка Чебоксарского водохранилища при анализе только живой части сообщества переместилась в кластер, соответствующий левобережному речному ценозу, тогда как обособленным в правобережном кластере осталось лишь ограниченное число станций, расположенных непосредственно в зоне влияния вод р. Оки и вблизи её устья. Подобная перестройка пространственного размещения сообществ зоопланктона, по-видимому, связана с особенностями гидрологического режима 2024 г. Изменение режима попусков воды через Нижегородскую ГЭС в этот период сопровождалось ростом скоростей течения и, соответственно,

интенсивности перемешивания и переноса водных масс на исследуемом участке (аналогичный эффект в тот же год был отмечен и при анализе полной модели – смещение станций 7-8 из озёрного кластера в приплотинный, глава 4). Усиление гидродинамической нагрузки могло привести к более интенсивному перемещению погибших и повреждённых организмов, а также к сглаживанию различий в живой части сообществ левобережного и правобережного участков, ранее в большей степени разграниченных по гидрохимическим показателям волжских и окских водных масс. Не случайно именно 2024 год характеризовался максимальной за весь период наблюдений долей мёртвых особей зоопланктона: возросшая смертность, по всей видимости, сопровождалась и наиболее выраженным перераспределением станций между ценозами по составу выживших организмов.

Акватория озерной части Горьковского водохранилища, занимаемая озерным зоопланктоценозом, во все годы исследования характеризовалась минимальными показателями смертности среди всех выделенных ценозов (таблица 5.1.2). Наибольшие значения были зафиксированы в 2023 г., тогда как в 2024 и 2025 гг. доля мёртвых особей снизилась до минимальных за весь период наблюдений величин, что указывает на стабильные и благоприятные условия на этой акватории. Столь низкий уровень смертности, вероятно, обусловлен отсутствием сильного течения, минимальным прямым антропогенным воздействием и гидрологическим режимом, характерным для озёрного плеса.

Таблица 5.1.2

Показатели смертности зоопланктона в различных зоопланктоценозах
Горьковского и Чебоксарского водохранилищ в 2023-2025 гг.

Зоопланктоценоз	Доля мертвых особей, рассчитанная по общей численности, %			Доля мертвых особей, рассчитанная по общей биомассе, %		
	2023 г.	2024 г.	2025 г.	2023 г.	2024 г.	2025 г.
Озерный плес	4,6±2,1	1,0±0,6	1,0±0,4	5,8±3,6	1,4±0,9	1,0±0,7
Приплотинный участок	8,1±3,3	6,2±0,7	5,7±0,7	6,6±0,8	6,4±0,6	6,5±0,8
Зона речной гидравлики	15,3±1,7	23,3±2,6	16,8±3,7	15,8±1,8	22,9±10,3	24,4±5,7
Левобережный речной участок	4,6±0,4	5,5±0,9	5,0±0,4	4,3±0,9	4,9±2,0	5,9±0,6
Правобережный речной участок	7,1±3,4	5,5±0,5	6,2±5,1	7,4±3,3	5,7±1,2	9,4±6,1

При анализе смертности по отдельным таксономическим группам установлено, что даже в условиях минимального общего стресса сохраняется дифференциация между таксонами зоопланктона. Наиболее уязвимыми в озёрном плесе были ветвистоусые (Cladocera) и веслоногие (Copepoda) ракообразные: их смертность в 2023 г. достигала 3,1-4,5 %. Напротив, у коловраток (Rotifera) этот показатель не превышал 0,8-2,6 %, что согласуется с литературными данными об их высокой устойчивости к неблагоприятным факторам за счёт малых размеров и высокой скорости размножения (Дубовская, 2009). Таким образом, даже на фоне минимальной общей смертности прослеживается закономерность: ракообразные, как более крупные и сложно организованные организмы, оказываются более чувствительными, чем коловратки даже в условиях минимального антропогенного воздействия. По данным анализа численности живых особей, в 2023 г. доля мёртвых организмов во всех таксономических группах озёрного ценоза не превышала 1% от общей численности. Это подтверждает устойчиво благоприятные условия, характерные для данной акватории на протяжении периода наблюдений.

Приплотинный участок Горьковского водохранилища на протяжении всего трёхлетнего периода наблюдений характеризовался умеренным уровнем

смертности зоопланктона, который был стабильно выше, чем в озёрном плесе, но при этом демонстрировал незначительную межгодовую вариабельность (таблица 5.1.2). Наибольшие значения смертности были зафиксированы в 2023 г., тогда как в 2024 и 2025 гг. они снизились, сохраняя относительную стабильность. Такая динамика указывает на действие постоянного стрессового фактора. Умеренный и стабильный уровень смертности в приплотинной зоне, обусловлен непосредственной близостью к плотине и постоянным воздействием турбулентных потоков, создающих нагрузку на планктонные организмы. Детализация видового состава погибших организмов показала, что повышенная смертность на приплотинном участке была связана преимущественно с ветвистоусыми ракообразными, в том числе *Daphnia galeata*, и *Bosmina longirostris*. Эти виды, характеризующиеся относительно крупными размерами тела и наличием карапакса, более уязвимы к постоянному турбулентному воздействию вблизи плотины. Дополнительный вклад в смертность вносили ювенильные стадии веслоногих ракообразных, однако их доля была ниже, чем у ветвистоусых.

Зона речной гидравлики Чебоксарского водохранилища отличалась максимальными показателями смертности среди всех исследованных акваторий на протяжении всего трёхлетнего периода исследований (таблица 5.1.2). При этом динамика показателей смертности отличалась выраженной межгодовой изменчивостью: наиболее высокие значения для численности зоопланктона зафиксированы в 2024 г., тогда как в 2023 и 2025 гг. уровень смертности снижался, и при этом оставался существенно выше, чем в других ценозах. Особого внимания заслуживает устойчивое превышение показателей смертности, рассчитанных по биомассе, над таковыми по численности (особенно выраженное в 2025 г.), что однозначно указывает на избирательную гибель преимущественно крупных форм зоопланктона, вносящих основной вклад в биомассу сообщества. Высокая межгодовая изменчивость показателей (коэффициент вариации, рассчитанный по общей численности достигал 25,7 % в 2025 г.) свидетельствует о том, что доля мертвых особей зоопланктона в зоне речной гидравлики

Чебоксарского водохранилища в значительной степени зависит от текущих гидрологических условий и интенсивности скорости течения. Стабильно высокий уровень смертности в этой зоне объясняется совокупным действием травмирующих факторов: непосредственным повреждением организмов при прохождении через гидротурбины ГЭС, турбулентностью потока в нижнем бьефе, а также кумулятивным эффектом, при котором ослабленные особи погибают, дрейфуя вниз по течению. Кроме того, повторяющиеся сбросы воды из Горьковского водохранилища, приводящие к изменению уровней, необходимые для прохождения судов на этом мелководном участке водохранилища, и дноуглубительные работы, сопровождающиеся повышением мутности воды, также способствуют повышению показателей смертности зоопланктона. Травмирующее действие гидродинамических и динамических факторов среды на зоопланктон отмечено также в ряде публикаций (Cada, 2007; Larinier, 2008; Дубовская, 2009).

На видовом уровне наиболее устойчиво повышенная смертность в зоне речной гидравлики наблюдалась у *Daphnia galeata*: доля погибших особей этого вида составляла 4,52% в 2023 г., достигала максимума 8,46% в 2024 г. и снижалась до 3,62% в 2025 г. В 2023 и 2024 гг. повышенная смертность также была характерна для ранних стадий Cyclopoida. В 2025 г. наряду с *D. galeata* повышенные значения отмечались у *Chydorus sphaericus* и *Synchaeta pectinata*. Устойчивое преобладание *D. galeata* по доле погибших особей указывает на высокую уязвимость этого вида к совокупному воздействию повышенной скорости течения, турбулентности, механического травмирования и мутности воды. Вместе с тем изменение видового состава наиболее уязвимых форм в разные годы свидетельствует о том, что смертность определяется не одним фактором, а сочетанием гидродинамических условий и устойчивостью таксонов.

Особого внимания заслуживает обнаружение в зоне речной гидравлики *Leptodora kindtii* – крупного хищного ветвистоусого ракообразного, для которого доля погибших особей достигала 100 %. Столь экстремально высокая смертность этого вида обусловлена комплексом морфофизиологических и экологических

особенностей. *L. kindtii* характеризуется наиболее крупными среди кладоцер размерами тела (до 12-18 мм) и удлинённой формой, что определяет его повышенную уязвимость к механическому травмированию при прохождении через гидроагрегаты и при высоких скоростях течения. Активный хищный образ жизни, связанный с быстрыми вертикальными и горизонтальными перемещениями в толще воды, дополнительно повышает вероятность столкновения с турбулентными потоками и конструктивными элементами гидротехнических сооружений. Тонкий, прозрачный и легко повреждаемый панцирь не обеспечивает защиты от резких перепадов давления и кавитации. Низкая численность и относительно медленные темпы размножения не позволяют популяции быстро компенсировать потери, что приводит к почти полной элиминации вида в зоне речной гидравлики Чебоксарского водохранилища.

Левобережный ценоз речной части Чебоксарского водохранилища характеризовался стабильными показателями смертности на протяжении всех трёх лет исследований (таблица 5.1.2). Минимальные значения стандартного отклонения (0,4-0,9 % от общей численности во все годы исследования) свидетельствуют о высокой однородности пространственного распределения мёртвых особей в пределах данной зоны. Низкие показатели смертности в левобережной части, обусловлены меньшими скоростями течения и отсутствием прямого воздействия турбулентных потоков, характерных для зоны речной гидравлики. Негативным фактором, повышающим смертность зоопланктонных организмов этого сообщества, могут являться стоки промышленных предприятий г. Бор, а также проводящиеся здесь дноуглубительные работы.

Правобережный ценоз речного участка Чебоксарского водохранилища демонстрировал более высокие и переменные показатели смертности по сравнению с левобережным ценозом. В 2023 г. доля мёртвых особей составляла $7,1 \pm 3,4$ % от общей численности и $7,4 \pm 3,3$ % от общей биомассы. В 2024 г. показатели снизились до $5,5 \pm 0,5$ % и $5,7 \pm 1,2$ % соответственно. В 2025 г. отмечен рост показателей смертности до $6,2 \pm 5,1$ % (рассчитанный по общей численности зоопланктона) и $9,4 \pm 6,1$ % (рассчитанный по общей биомассе зоопланктона)

(таблица 5.1.2). Наибольший интерес представляет высокое стандартное отклонение в 2025 г. (5,1 % от общей численности и 6,1 % от общей биомассы), что указывает на выраженную пространственную неоднородность распределения мёртвых особей в пределах правобережного речного участка Чебоксарского водохранилища в этот год. Это обусловлено влиянием водных масс, поступающих из р. Оки, которая характеризуется повышенной мутностью и содержанием взвешенных веществ, создающих дополнительный стресс для зоопланктона. Превышение показателей смертности, рассчитанных по биомассе над показателями смертности, рассчитанными по численности (особенно в 2025 г.: 9,4 % против 6,2 %) свидетельствует о гибели преимущественно крупных форм зоопланктона, которые более чувствительны к механическому воздействию и повышенной мутности. Видовой анализ показал, что устойчиво повышенная смертность в правобережном ценозе во все годы наблюдений была характерна для *Brachionus calyciflorus*, являющегося вертикатором по способу питания: её доля достигала 5,07% в 2023 г. и 4,30% в 2025 г. Эти значения превышали фоновый уровень смертности коловраток в большинстве других ценозов и указывают на повышенную чувствительность данного вида к условиям, формирующимся под влиянием окского стока. Вероятно, сочетание повышенной мутности и содержания взвешенных веществ усиливает стрессовую нагрузку на популяцию *B. calyciflorus*.

Сравнение доли мертвых особей зоопланктона левобережного и правобережного ценозов показывает, что зоопланктоценоз правобережной речной части Чебоксарского водохранилища в целом характеризуется более высокими показателями смертности и большей пространственной неоднородностью по сравнению с левобережным ценозом, что обусловлено значительной антропогенной нагрузкой, связанной с поступлением вод р. Оки, несущей повышенное количество взвешенных веществ и загрязняющих компонентов.

Анализ полученных результатов выявил устойчивую таксономическую закономерность, прослеживающуюся на протяжении всех трёх лет наблюдений во всех выделенных зоопланктоценозах: наиболее высокая смертность, рассчитанная

по численности, отмечалась у ветвистоусых ракообразных (Cladocera), особенно в зоне речной гидравлики, где в отдельные годы она превышала 30 %. Это объясняется, прежде всего, более крупными размерами тела ветвистоусых, наличием легко повреждаемого карапакса, а также их образом жизни. Веслоногие ракообразные (Copepoda) занимали промежуточное положение по уровню смертности между ветвистоусыми ракообразными и коловратками. Их смертность была ниже, чем у ветвистоусых ракообразных, что, вероятно, связано с наличием плотного хитинового панциря и способностью к более активному плаванию (Дубовская, 2009). Их доля среди мёртвых особей в озёрном плесе не превышала 2-3 % по численности, в зоне речной гидравлики в отдельные годы достигала 10-20 %, а в правобережном речном ценозе – достигала лишь 4-5 %. В зоне речной гидравлики смертность копепод также существенно возрастала, что указывает на то, что даже наличие хитинового покрова не является защитой при прохождении через гидротурбины. Наиболее низкая смертность была характерна для коловраток (Rotifera), доля которых среди мёртвых особей в большинстве ценозов оставалась низкой, несколько возрастая в зоне речной гидравлики (до 4 % в 2023 и 2025 гг. и до 6 % в 2025 г.) и достигая наиболее высоких значений в правобережном речном ценозе (5-6 %). Устойчивость коловраток к действию неблагоприятных факторов объясняется их малыми размерами и высокой скоростью размножения, что позволяет популяции быстро восстанавливаться после стрессовых воздействий (Дубовская, 2009).

Отдельного внимания заслуживает анализ смертности чужеродных видов, поскольку их физиологические и 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*. Наибольшая доля травмированных особей среди них отмечена у *K. tropica* и *A. americanus* и достигала 0,3 %, тогда как для *K. bostoniensis* данный показатель не превышал 0,1 %. Остальные

зарегистрированные чужеродные виды – *Thermocyclops vermifer*, *T. taihokuensis*, *Eurytemora caspica* и *E. velox* – среди мёртвых особей представлены не были.

Полученные данные свидетельствуют о том, что чужеродные виды в целом характеризуются низкой долей мёртвых особей в общем пуле погибшего зоопланктона. Это может объясняться как их относительно невысокой численностью в сообществах, так и, по всей видимости, особенностями экологической стратегии и адаптационного потенциала отдельных видов. Для ряда чужеродных видов успешность расселения и натурализации связывают с широким диапазоном экологической толерантности и способностью адаптироваться к различным условиям среды (Alekseev, 2021). Наличие *K. tropica* и *A. americanus* в числе травмированных особей, хотя и с низкой долей (0,3 %), говорит о том, что вселенцы не полностью защищены от антропогенного воздействия, особенно в зонах с экстремальными гидрологическими условиями. Таким образом, чужеродные виды не только встраиваются в сообщества, но и демонстрируют определенную устойчивость в условиях антропогенного пресса. Их низкая представленность среди мёртвых особей может свидетельствовать как о физиологической устойчивости, так и о недостаточной численности для статистически значимой оценки.

Полученные нами результаты однозначно указывают на то, что Нижегородская ГЭС является ключевым антропогенным фактором, формирующим зону повышенной смертности зоопланктона в нижнем бьефе. Наибольший интерес представляет стабильное превышение показателей смертности в зоне речной гидравлики Чебоксарского водохранилища, особенно на станциях, расположенных на удалении от плотины (станции 11-15) (рисунок 5.1.5). Это позволяет говорить о кумулятивном эффекте травмирования. Кроме того, усиление турбулентности и дефицит пищевых ресурсов могут приводить к повышению уязвимости ослабленных организмов к механическим воздействиям. Корреляция уровня смертности с содержанием фикоцианина указывает на возможный вклад цианотоксинов, концентрация которых в озерных

плесах может возрастать в периоды снижения проточности и повышения температуры, что ослабляет организмы перед прохождением через гидроагрегаты.

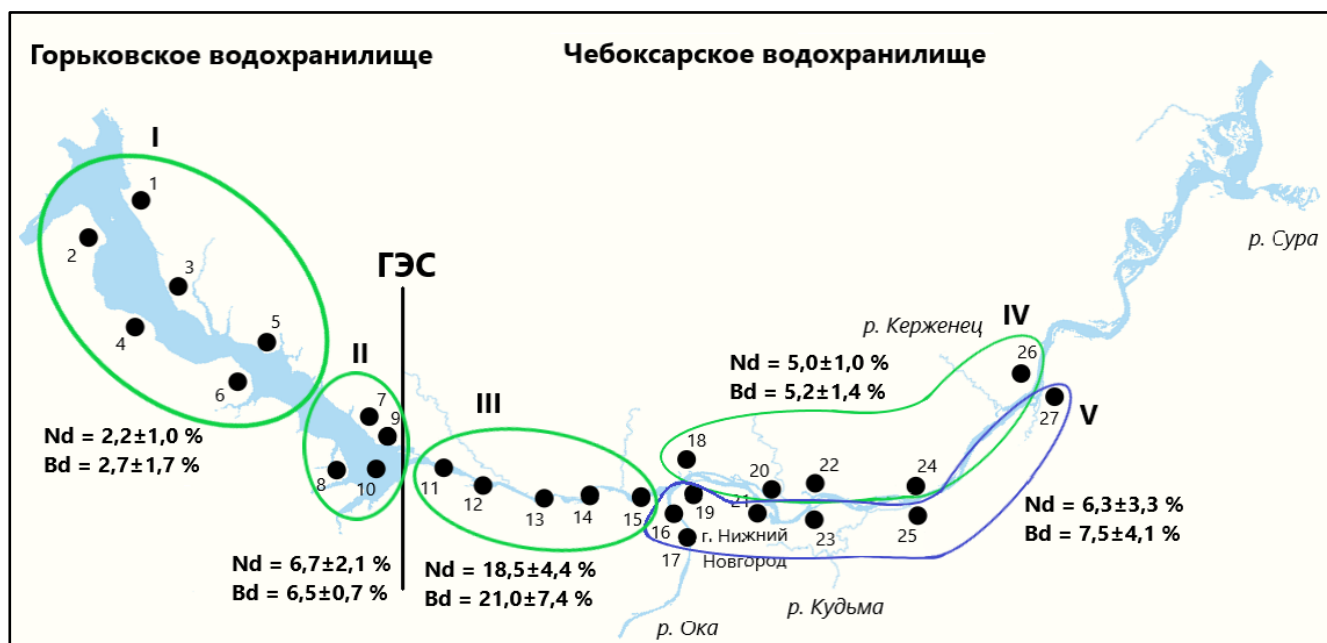


Рисунок 5.1.5. Показатели смертности зоопланктона основных планктонных сообществ Горьковского и Чебоксарского водохранилищ в 2023-2025 гг.

Ценоз I – озёрный зоопланктоценоз Горьковского водохранилища;

Ценоз II – приплотинный зоопланктоценоз Горьковского водохранилища; Ценоз

III – зоопланктоценоз зоны речной гидравлики Чебоксарского водохранилища;

Ценоз IV – левобережный речной зоопланктоценоз Чебоксарского водохранилища; Ценоз V – правобережный речной зоопланктоценоз

Чебоксарского водохранилища.

Нумерация точек отбора представлена на рисунке 5.1.1.

Наряду с исследованием зоопланктоценозов самих водохранилищ, оценка показателей смертности проводилась в устьевых участках некоторых притоков Горьковского (р. Юг, р. Троца, р. Санахта, р. Белая) и Чебоксарского (р. Ока, р. Керженец, р. Сундовик, р. Сура) водохранилищ. Эти водотоки различаются по гидрологическому режиму, степени антропогенной трансформации и трофическому статусу, что позволило оценить, как естественный уровень смертности в условиях минимального антропогенного пресса, так и

охарактеризовать уровень смертности в притоках, испытывающих техногенную нагрузку, воды которых являются дополнительным источником загрязняющих веществ для водохранилищ.

В устьевых участках рек Юг, Троца, Санахта и Белая показатели смертности были стабильно низкими и варьировали в узком диапазоне. Доля мёртвых особей от общей численности составляла от 1,2 % до 3,4 %, а от общей биомассы – от 1,5 % до 3,9 %.

Минимальные показатели смертности отмечены в устье р. Керженец, где доля мёртвых особей, рассчитанная по численности и биомассе зоопланктона, не превышала соответственно 0,3 % и 0,5 %, что свидетельствует о благоприятных условиях для развития зоопланктона в этом водотоке.

В реке Сура показатели смертности были выше (4,8 % рассчитанная по численности зоопланктона и 5,6 % рассчитанная по биомассе зоопланктона) и сопоставимы с верхней границей значений характерных для фоновых условий (Семенова, 2010; Семенова, 2013).

Более высокие показатели смертности зоопланктона зафиксированы в устьевом участке реки Ока, где доля мёртвых особей, рассчитанная по численности и биомассе зоопланктона, достигала 7,1 % и 8,2 % соответственно. Это обусловлено комплексом факторов, связанных с высокой антропогенной нагрузкой на этот крупный приток. Воды р. Оки, поступающие в Чебоксарское водохранилище, характеризуются повышенной минерализацией, высокой мутностью и значительным содержанием взвешенных веществ (Лазарева и др., 2018), что создаёт значительный стресс для планктонных организмов. Механическое воздействие абразивных частиц может повреждать тонкие покровы ракообразных, а высокая мутность снижает эффективность фильтрационного питания. Кроме того, р. Ока принимает значительный объём промышленных и бытовых стоков от крупных промышленных предприятий городов (включая Нижний Новгород, Дзержинск и др.), что приводит к накоплению в её водах широкого спектра поллютантов – от тяжёлых металлов до органических загрязнителей. Этот комплексный токсический пресс, налагающийся на

естественные стресс-факторы, и определяет повышенную смертность зоопланктона в устье р. Ока, что согласуется с литературными данными о высокой антропогенной трансформации этой реки (Копылов и др., 2012).

На акватории устьевого участка реки Сундовик, где были проведены детальные исследования в зоне действия очистных сооружений (Раздел 5.5), фоновые значения показателей смертности, рассчитанные по численности и биомассе зоопланктона, были сопоставимы с таковыми других притоков и не превышали 2,6 % и 4,0 % соответственно.

Таким образом, в большинстве устьевых участков притоков Горьковского и Чебоксарского водохранилищ, не испытывающих прямого техногенного воздействия, показатели смертности зоопланктона соответствуют естественному фоновому уровню (Семенова, 2010; Семенова, 2013). Исключением является акватория устьевого участка р. Оки, где наблюдается повышение показателей смертности зоопланктона.

Полученные значения служат надёжным контрольным критерием для выявления зон антропогенного стресса на акватории исследуемых водохранилищ и их притоков, где под влиянием комплекса антропогенных факторов показатели смертности существенно возрастают.

Заключение по разделу 5.1.

Исследования 2023-2025 гг. позволили оценить пространственную дифференциацию показателей смертности зоопланктона на акваториях Горьковского и Чебоксарского водохранилищ и её связь с антропогенными факторами.

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.

Основным техногенным фактором в зоне речной гидравлики является Нижегородская ГЭС. Устойчивое возрастание показателей смертности на станциях, удалённых 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.

По уровню показателей смертности таксономические группы зоопланктона располагаются в следующем порядке: Cladocera > Copepoda > Rotifera. В зонах стресса смертность, рассчитанная по биомассе, стабильно превышала таковую по численности, что указывает на избирательную гибель крупных форм зоопланктона.

В устьевых участках притоков, не испытывающих прямого техногенного воздействия, показатели смертности соответствуют фоновому уровню; исключением является р. Ока, где они закономерно возрастают под влиянием комплекса антропогенных факторов.

5.2. Влияние Нижегородской ГЭС на видовую структуру сообществ и показатели смертности зоопланктона

В период с 2021 по 2024 год на акватории приплотинного участка Нижегородского гидроузла был проведен комплекс мониторинговых исследований, направленных на оценку воздействия гидроэлектростанции на сообщества зоопланктона. Отбор проб осуществлялся на шести станциях, три из которых (станции 1-3) располагались в верхнем бьефе (Горьковское водохранилище), а три (станции 4-6) – в нижнем бьефе (Чебоксарское водохранилище) (рисунок 5.2.1). Такая схема отбора, предполагающая синхронный сбор материала в пелагической зоне обоих бьефов в течение одних суток, позволила минимизировать влияние временных факторов и обеспечить

высокую сопоставимость получаемых данных, что является необходимым условием для корректной количественной оценки антропогенного воздействия.

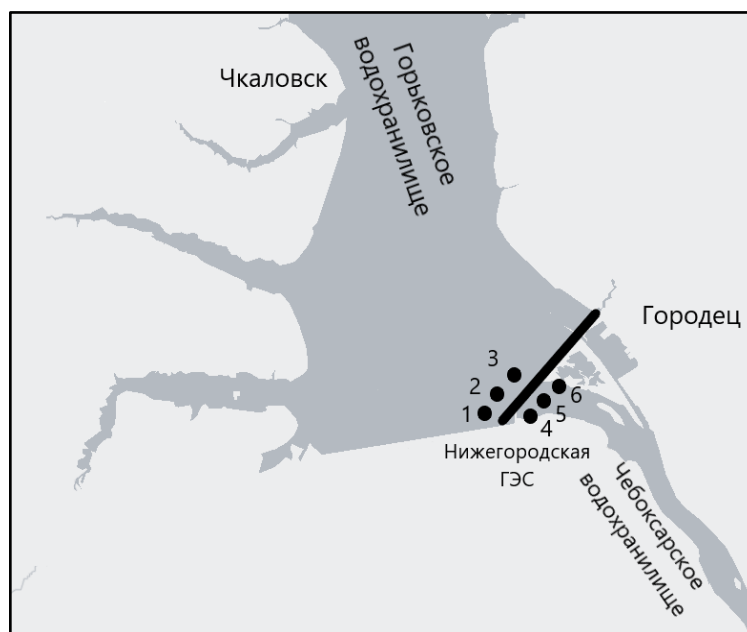


Рисунок 5.2.1. Расположение станций отбора проб зоопланктона в верхнем и нижнем бьефах Нижегородской ГЭС в 2021-2024 гг.: станции 1-3 – верхний бьеф, станции 4-6 – нижний бьеф.

В ходе камеральной обработки 72 проб было идентифицировано 48 видов зоопланктона, относящихся к трем основным таксономическим группам: коловратки (Rotifera) – 25 видов, ветвистоусые ракообразные (Cladocera) – 16 видов и веслоногие ракообразные (Copepoda) – 7 видов. Анализ экологической приуроченности выявленных таксонов показал, что в обоих бьефах основу фаунистического спектра формируют облигатно-планктонные виды, доля которых варьирует в пределах 57-64 %. Вместе с тем обнаружены существенные различия в представленности фитофильно-планктонных видов: в то время как в верхнем бьефе их вклад в общее видовое богатство составляет лишь 11 %, в нижнем бьефе эта доля возрастает до 39 %.

Наряду со стандартным учетом численности и биомассы, для оценки смертности зоопланктона в верхнем и нижнем бьефах был применен метод прижизненного окрашивания (Гладышев и др., 2003; Дубовская, 2008; Семенова,

2009) (Глава 3). Это позволило впервые для Нижегородской ГЭС получить сопряженные количественные характеристики состояния зоопланктона в обоих бьефах (таблица 5.2.1).

Таблица 5.2.1

Общая численность, общая биомасса и показатели смертности зоопланктона в верхнем и нижнем бьефах Нижегородской ГЭС в 2021-2024 гг.

Показатель		Численность, тыс. экз./м ³	Биомасса, г/м ³	Численность мертвых особей, тыс. экз./м ³	Биомасса мертвых особей, г/м ³	Доля мертвых особей от общей численности, %	Доля мертвых особей от общей биомассы, %
2021	Верхний бьеф	75,5±42,3	1,832±0,984	1,3±1,0	0,053±0,040	1,5±0,5	2,9±0,7
	Нижний бьеф	45,0±18,8	1,094±0,228	1,9±1,0	0,423±0,049	4,0±0,4	38,7±6,4
2022	Верхний бьеф	48,9±28,2	1,426±1,064	2,8±2,2	0,192±0,137	5,1±1,5	13,5±1,2
	Нижний бьеф	23,0±0,6	0,837±0,179	2,0±0,5	0,342±0,082	8,6±2,0	40,9±3,6
2023	Верхний бьеф	49,9±26,8	0,612±0,365	1,9±0,8	0,017±0,007	3,9±0,9	3,3±1,3
	Нижний бьеф	32,8±6,9	0,187±0,029	2,8±0,9	0,062±0,013	8,6±2,2	33,3±4,2
2024	Верхний бьеф	61,1±33,7	1,146±0,584	2,0±1,3	0,105±0,090	3,1±0,5	8,2±3,6
	Нижний бьеф	42,3±8,2	0,815±0,242	2,2±0,6	0,384±0,208	5,2±0,3	45,2±10,7

На всем протяжении периода наблюдений абсолютные величины общей численности и биомассы зоопланктона в нижнем бьефе были устойчиво ниже, чем в верхнем. Доля погибших особей демонстрировала статистически значимое и неизменное превышение в нижнем бьефе во все годы исследований ($p < 0,05$). 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, которое по своему масштабу сопоставимо с максимальными сезонными показателями смертности зоопланктона, зарегистрированными для высоконапорных ГЭС (Герасимов и др., 2023).

Для проверки устойчивости обнаруженных закономерностей был выполнен многомерный статистический анализ. С помощью метода анализа избыточности (RDA) построена ординационная модель, объединяющая матрицы обилия зоопланктона за 2021-2024 гг. и основные абиотические параметры (температура, электропроводность, pH, содержание растворенного кислорода, скорость течения).

Предварительная оценка значимости отдельных факторов показала, что статистически значимое влияние на структуру сообществ ($p < 0,05$) оказывали три из них: температура воды, концентрация растворенного кислорода и скорость течения (таблица 5.2.2). Скорость течения и содержание кислорода традиционно рассматриваются как ключевые лимитирующие факторы, определяющие развитие и выживаемость планктонных ракообразных (Дубовская, 2009).

Таблица 5.2.2

Результаты анализа избыточности (RDA) влияния абиотических факторов на структуру сообществ зоопланктона верхнего и нижнего бьефов

Нижегородской ГЭС

Фактор среды	Adjusted R ² , %		pseudo-F		P	
	N	B	N	B	N	B
Температура воды (WT)	26,83	21,80	9,43	7,41	0,001***	0,003**
Электропроводность (EC)	3,29	2,74	0,26	0,38	0,968	0,804
Водородный показатель (pH)	3,19	2,71	1,75	1,64	0,132	0,174
Содержание растворенного кислорода (DO)	22,35	10,54	7,62	3,71	0,001***	0,023*
Скорость течения (WS)	5,81	11,09	2,41	3,86	0,050*	0,023*

Примечание: Анализ проведён отдельно на основе двух матриц обилия видов: по численности (N, тыс. экз./м³) и по биомассе (B, г/м³). Adjusted R² – скорректированная доля изменчивости, которая объясняет каждый фактор; pseudo-F – тестовая статистика перестановочного теста; P – вероятность случайного влияния фактора. Факторы, оказывающие статистически значимое влияние, в таблице отмечены «*».

Результаты анализа избыточности (RDA) зафиксировали статистически значимое обособление станций верхнего и нижнего бьефов Нижегородской ГЭС по оси ординат (объяснённая доля дисперсии – 8,9 %, $p < 0,05$). При наличии межгодовой изменчивости внутри каждого из бьефов, точки отбора нижнего бьефа за весь период 2021-2024 гг. образуют единый кластер, чётко дифференцированный от совокупности станций верхнего бьефа (рисунок 5.2.2).

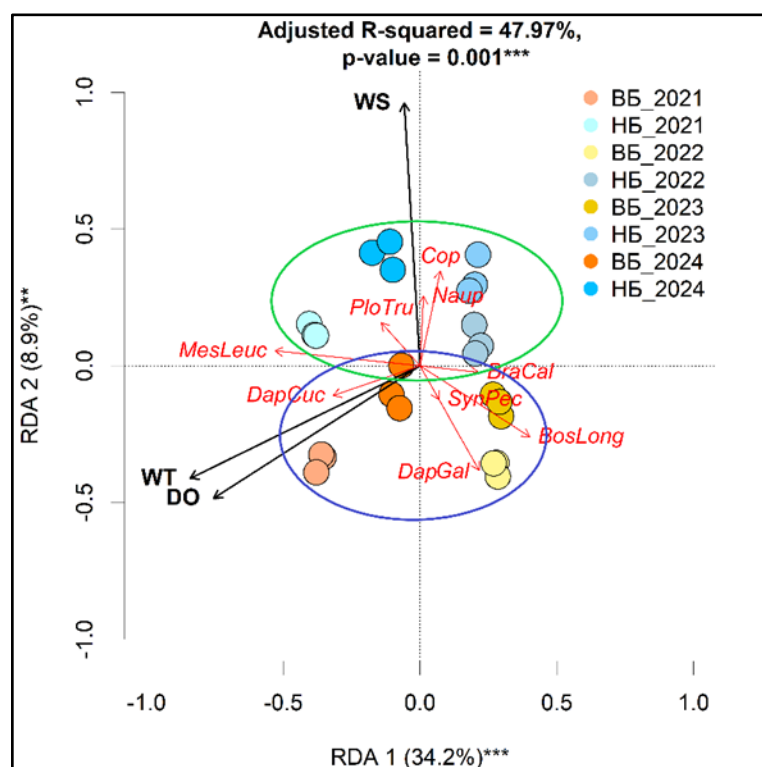


Рисунок 5.2.2. Ординационная диаграмма станций отбора проб зоопланктона (рассчитанная по численности) и виды-доминанты в верхнем (синий) и нижнем (зеленый) бьефах Нижегородской ГЭС и их связь с факторами среды (WS – скорость течения; WT – температура воды; DO – содержание растворенного кислорода в воде) (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.

Анализ матрицы биомассы (рисунок 5.2.3) воспроизводит ту же картину: пробы нижнего бьефа устойчиво сепарируются от проб верхнего бьефа, причём ведущим разделяющим фактором вновь выступает скорость течения. Совпадение результатов ординационного анализа для матриц численности и биомассы свидетельствует о том, что воздействие гидроагрегатов приводит к однонаправленным изменениям в структуре сообщества. Это подтверждает приоритетную роль гидродинамического фактора в трансформации зоопланктонного сообщества нижнего бьефа.

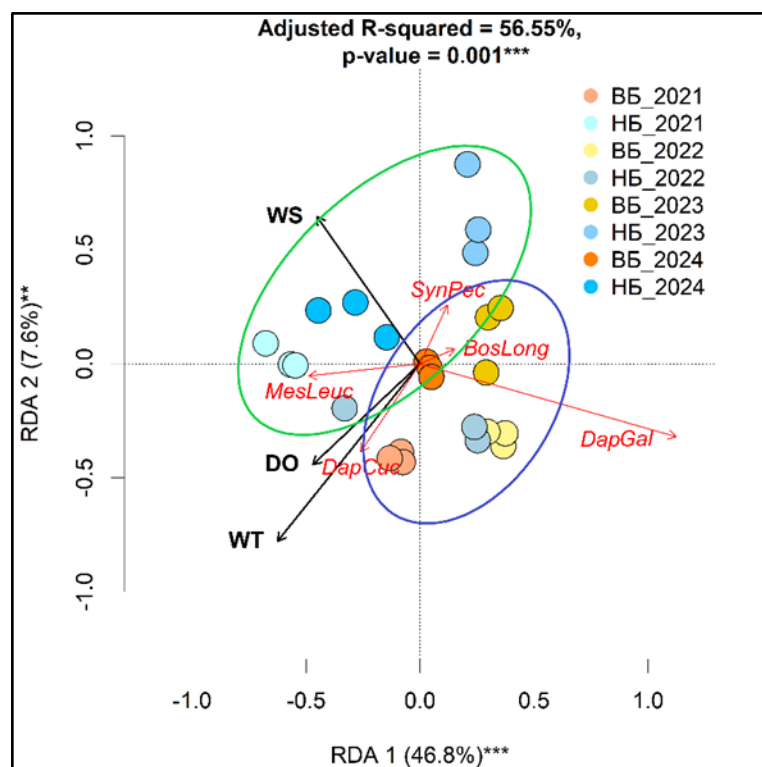


Рисунок 5.2.3. Ординационная диаграмма станций отбора проб зоопланктона (рассчитанная по биомассе) и виды-доминанты в верхнем (синий) и нижнем (зеленый) бьефах Нижегородской ГЭС и их связь с факторами среды (WS – скорость течения; WT – температура воды; DO – содержание растворенного кислорода в воде) (2021-2024 гг.). Виды-доминанты: SynPec –

Synchaeta pectinata; BosLong – *Bosmina longirostris*; DapCuc – *Daphnia cucullata*;
DapGal – *Daphnia galeata*; MesLeuc – *Mesocyclops leuckarti*.

Максимальный вклад в дифференциацию кластеров вносила скорость течения, что подчеркивает определяющую роль гидродинамического фактора. В то же время температура и содержание кислорода, хотя и были статистически значимы, служили индикаторами межгодовых климатических изменений, а не факторами, различающими два бьефа. Таким образом, основная причина структурных различий между сообществами верхнего и нижнего бьефов связана с изменением гидрологического режима при прохождении воды через гидроагрегаты. Аналогичное утверждение согласуется с общей концепцией о негативном воздействии гидротурбин на водные биологические ресурсы, согласно которой гидродинамический фактор (резкое изменение скорости и направления потока) является одним из ключевых механизмов повреждающего действия (Логинов, Гелашвили, 2016). Кроме того, как справедливо отмечают эти авторы, изменение гидрологического режима при прохождении воды через турбины является неотъемлемой и постоянно действующей причиной структурной перестройки сообществ гидробионтов в нижнем бьефе.

Детальный анализ таксономических групп подтвердил, что негативное воздействие гидроагрегатов носит избирательный характер (таблица 5.2.3; рисунок 5.2.4).

Таблица 5.2.3

Численность и показатели смертности основных таксономических групп
зоопланктона в двух бьефах Нижегородской ГЭС в 2021-2024 гг.

Показатель		Численность, тыс. экз/м ³ (N)			Доля мертвых особей от общей численности, %		
		Rotifera	Cladocera	Copepoda	Rotifera	Cladocera	Copepoda
2021	Верхний бьеф	15,2±7,8	25,8±14,8	34,6±19,8	0,1±0,1	0,9±0,5	0,6±0,3
	Нижний бьеф	8,6±3,1	10,3±4,0	26,2±11,8	0,1±0,1	2,3±0,3	1,7±0,3
2022	Верхний бьеф	13,5±7,3	18,3±10,0	17,2±11,2	0,6±0,3	1,6±0,3	2,9±1,6
	Нижний бьеф	5,2±0,8	5,7±0,2	12,2±1,0	2,0±0,6	4,2±1,4	2,5±1,4
2023	Верхний бьеф	12,7±6,1	17,6±9,4	19,7±11,6	0,1±0,1	1,3±0,9	2,6±1,0
	Нижний бьеф	6,6±1,9	7,8±2,2	18,4±3,0	0,1±0,1	5,5±1,8	3,2±0,8
2024	Верхний бьеф	18,4±10,2	15,3±7,8	27,4±15,9	0,4±0,2	1,6±0,3	1,1±0,5
	Нижний бьеф	13,3±1,1	6,9±0,4	22,2±7,1	0,3±0,1	3,4±2,2	1,6±0,5

На протяжении всего периода наблюдений максимальные различия между бьефами зафиксированы для ветвистоусых ракообразных (Cladocera). Их средняя за четыре года численность в нижнем бьефе оказалась в 2,3 раза ниже, чем в верхнем, а биомасса – в 2,7 раза ниже. Для веслоногих ракообразных (Copepoda) выявленные различия были менее выраженными, тогда как для коловраток (Rotifera) в течение большей части периода наблюдений различия смертности между бьефами отсутствовали. Исключение составил 2022 г., когда в нижнем бьефе зарегистрировано повышение доли мертвых особей среди коловраток (таблица 5.2.3). Однако из-за высокой внутригрупповой вариативности эти различия не достигли статистической значимости ($p > 0,05$). Таким образом, в целом за четырехлетний период наблюдений статистически значимых различий смертности коловраток между бьефами не установлено (рисунок 5.2.4А).

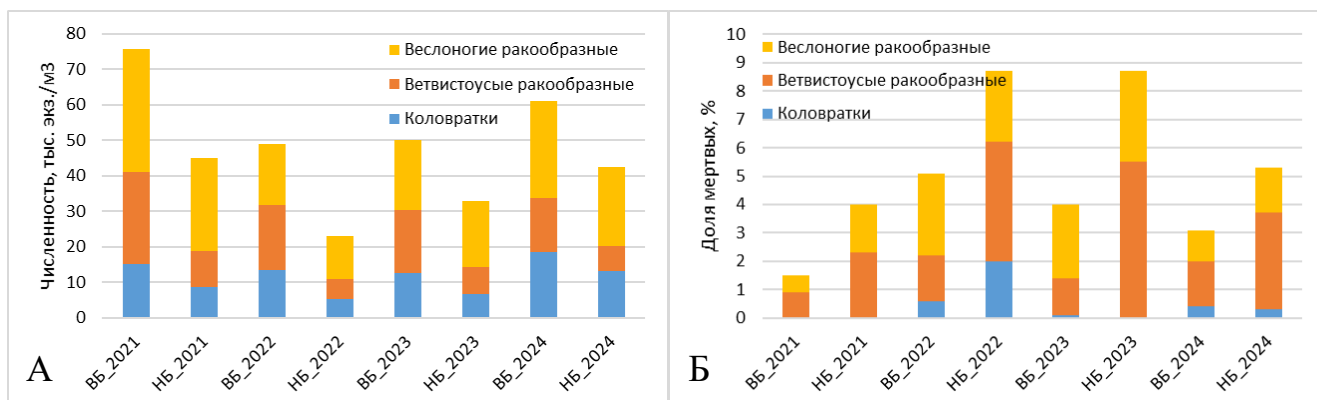


Рисунок 5.2.4. Межгодовая динамика численности и смертности основных таксономических групп зоопланктона верхнего и нижнего бьефов Нижегородской ГЭС (2021-2024 гг.): А – численность; Б – доля мертвых от общей численности.

В течение всех лет наблюдений доля погибших коловраток в нижнем бьефе не превышала 2,0 % и оставалась на уровне, сопоставимом с верхним бьефом. Таким образом, статистически значимых различий по данному показателю для Rotifera не установлено. Принципиально иная ситуация характерна для ракообразных. Для ветвистоусых ракообразных (Cladocera) доля мертвых особей в нижнем бьефе стабильно превышала соответствующие значения верхнего бьефа во все годы наблюдений, достигая максимальной величины в 2023 г. – $5,5 \pm 1,8$ % против $1,3 \pm 0,9$ % в верхнем бьефе. Для веслоногих ракообразных (Copepoda) также ежегодно фиксировалось превышение показателей смертности, рассчитанных по численности, однако оно носило менее контрастный характер: наибольшие показатели смертности, рассчитанные по численности отмечены в 2023 г. ($3,2 \pm 0,8$ % в нижнем бьефе против $2,6 \pm 1,0$ % в верхнем бьефе).

В структуре показателей общей смертности, рассчитанной по численности зоопланктона, в нижнем бьефе доминирующее положение занимали ракообразные (рисунок 5.2.4Б). Сопоставление с общей структурой сообщества (рисунок 5.2.4А) демонстрирует, что коловратки, составляя заметную долю среди живых организмов, в структуре смертности практически не представлены. Данный факт свидетельствует о высокой устойчивости коловраток к гидравлическим нагрузкам при транзите через гидроагрегаты, что согласуется с имеющимися в литературе сведениями о большей толерантности коловраток к

физическим воздействиям, обусловленной их мелкими размерами, эластичными покровами и высокими темпами размножения (Дубовская, 2009). Механизмы повреждающего действия, включающие баротравму и кавитацию, описаны в литературных источниках (Cada, 2001; Логинов, Гелашвили, 2016).

Еще более контрастные различия между бьефами выявлялись при анализе смертности, рассчитанной по биомассе (таблица 5.2.4; рисунок 5.2.5).

Таблица 5.2.4

Биомасса основных таксономических групп зоопланктона и показатели смертности зоопланктона в двух бьефах Нижегородской ГЭС в 2021-2024 гг.

Показатель		Биомасса, г/м ³			Доля мертвых особей от общей биомассы, %		
		Rotifera	Cladocera	Copepoda	Rotifera	Cladocera	Copepoda
2021	Верхний бьеф	0,060±0,033	1,339±0,719	0,434±0,233	0,1±0,1	2,8±0,9	1,0±0,4
	Нижний бьеф	0,035±0,012	0,593±0,094	0,255±0,113	0,1±0,1	34,1±3,8	5,2±0,5
2022	Верхний бьеф	0,069±0,044	1,236±0,956	0,123±0,079	0,7±0,7	5,5±1,2	7,4±3,7
	Нижний бьеф	0,021±0,004	0,537±0,149	0,109±0,022	3,1±1,3	21,0±2,9	16,9±1,5
2023	Верхний бьеф	0,055±0,029	0,439±0,263	0,119±0,078	0,4±0,3	2,0±0,6	1,0±0,4
	Нижний бьеф	0,029±0,009	0,086±0,008	0,042±0,011	0,1±0,1	17,2±5,7	16,1±5,1
2024	Верхний бьеф	0,058±0,030	0,953±0,519	0,282±0,158	0,5±0,4	5,6±2,3	2,2±0,9
	Нижний бьеф	0,032±0,010	0,406±0,140	0,153±0,057	0,7±0,3	31,4±7,2	13,1±5,6

Анализ структуры биомассы зоопланктона (Рис. 5.2.5А) свидетельствует о том, что в верхнем бьефе доминирующее положение в сообществе занимали ветвистоусые ракообразные. В среднем за период исследований их вклад составлял 68-72 % от общей биомассы. На долю веслоногих ракообразных приходилось 18-22 %, тогда как доля коловраток не превышала 5-8 %. В нижнем бьефе, на фоне общего снижения абсолютных величин биомассы, сохранялось численное превосходство ветвистоусых (62-68 %), при этом наблюдалось

увеличение доли веслоногих (24-30 %). Этот рост обеспечивался преимущественно за счёт копеподитных и науплиальных стадий, которые характеризуются более высокой устойчивостью к гидравлическим нагрузкам по сравнению со взрослыми формами веслоногих и большинством ветвистоусых ракообразных. Возрастание доли молоди в сообществах, испытывающих стрессовое воздействие, рассматривается в литературе как универсальная реакция зоопланктона на неблагоприятные условия (Дубовская и др., 2009).

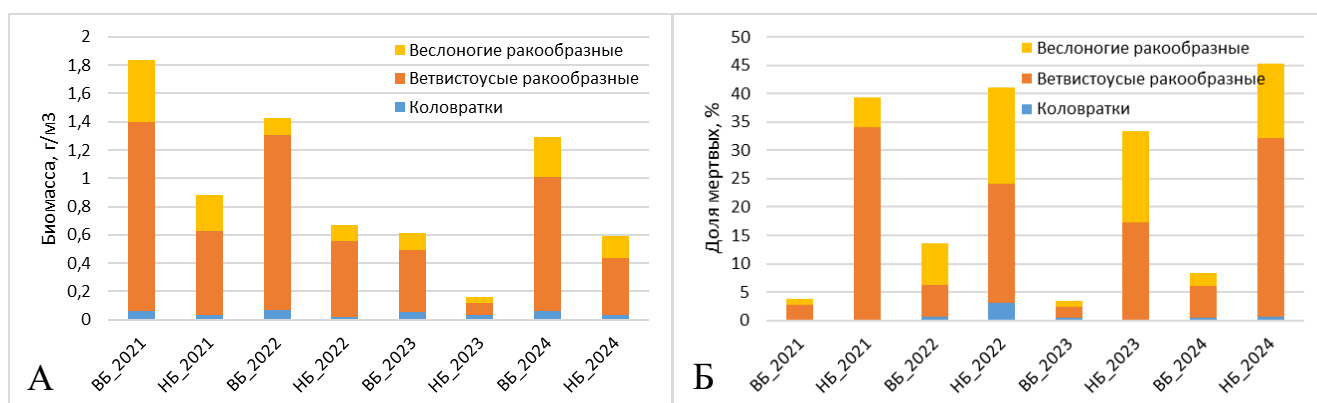


Рисунок 5.2.5. Межгодовая динамика биомассы и смертности основных таксономических групп зоопланктона верхнего и нижнего бьефов Нижегородской ГЭС (2021-2024 гг.): А – биомасса; Б – доля мертвых от общей биомассы.

Аналогично результатам, полученным при анализе численности, статистически значимых различий между бьефами по доле мертвых коловраток, рассчитанной по биомассе, не выявлено. В большинстве лет наблюдений данный показатель в обоих бьефах не превышал 1,0 %, за исключением 2022 г., когда в нижнем бьефе зарегистрировано значение $3,1 \pm 1,3$ %.

Для ветвистоусых ракообразных во все годы исследований доля мертвых особей, рассчитанная по биомассе зоопланктона в нижнем бьефе, значительно превосходила соответствующие показатели верхнего бьефа. Минимальное превышение отмечено в 2022 г. ($21,0 \pm 2,9$ % против $5,5 \pm 1,2$ % в верхнем бьефе), максимальное – в 2021 и 2024 гг. В указанные периоды показатели смертности от общей биомассы ветвистоусых в нижнем бьефе составлял $34,1 \pm 3,8$ % и $31,4 \pm 7,2$ %

соответственно, тогда как в верхнем бьефе этот показатель составлял лишь $2,8 \pm 0,9$ % и $5,6 \pm 2,3$ %, соответственно.

Устойчивое превышение показателей смертности веслоногих ракообразных, рассчитанных по биомассе, наблюдалось в нижнем бьефе по сравнению с верхним. Наибольшие величины были отмечены в 2022 и 2023 гг. ($16,9 \pm 1,5$ % и $16,1 \pm 5,1$ % соответственно), что в 2-16 раз выше значений верхнего бьефа в те же годы.

Сравнение результатов работы, представленных на рисунках 5.2.5А и 5.2.5Б позволяет наглядно представить ключевой эффект воздействия гидроэлектростанции на зоопланктонное сообщество. В верхнем бьефе распределение общей биомассы по таксономическим группам и биомассы погибших организмов принципиально не различалось. Напротив, в нижнем бьефе наблюдалась кардинальная перестройка: на фоне общего снижения биомассы, в структуре смертности доминирующее положение занимали ветвистоусые ракообразные. Именно эта группа, формирующая основу биомассы сообщества, подвергалась максимальной деструкции при прохождении через гидроагрегаты. Чрезвычайно высокая уязвимость крупных ветвистоусых ракообразных к гидравлическому воздействию хорошо известна и связывается с их размерами, а также, вероятно, с особенностями строения карапакса (Дубовская, 2009; Семенова, 2010). Выявленное на уровне таксономических групп доминирование ветвистоусых ракообразных в структуре смертности нижнего бьефа закономерно ставит вопрос о видовом составе этой группы: чувствительность к гидравлическому травмированию может существенно различаться даже у близкородственных видов *Cladocera* и *Copepoda* в зависимости от размеров тела, строения покровов и особенностей жизненного цикла. Видоспецифичность реакции в нижнем бьефе в целом согласуется с пространственным размещением зоопланктоценозов, установленным в разделе 5.1: наибольшую смертность здесь закономерно демонстрируют наиболее крупные виды зоопланктона – прежде всего *Daphnia galeata*, устойчиво лидирующая по доле погибших особей в зоне речной гидравлики на протяжении всего периода наблюдений, а также *Bosmina*

longirostris. Совпадение видового состава, наиболее уязвимого к гидравлическому воздействию, с составом, характерным для приплотинного участка и зоны речной гидравлики (раздел 5.1), подтверждает ведущую роль размеров тела и строения карапакса в определении устойчивости ветвистоусых ракообразных к транзиту через гидроагрегаты.

Полученные в работе данные свидетельствуют о том, что показатель смертности, рассчитанный по биомассе, является наиболее адекватным индикатором воздействия гидроэлектростанции на зоопланктон. Если оценка, смертности зоопланктона, рассчитанная по численности, фиксирует гибель 2-5 % ракообразных, то расчёт показателей смертности по биомассе обнаруживает катастрофические потери – до одной трети и более.

Таким образом, в 2021-2024 гг. впервые для Нижегородской ГЭС методом прижизненного окрашивания количественно оценена зона повышенной смертности зоопланктона в нижнем бьефе. Установлено, что наиболее информативным показателем воздействия низконапорной ГЭС является доля мертвых особей, рассчитанная по биомассе: в нижнем бьефе она составляет 33,3-45,2 %, что в 3,2-14,6 раза выше значений верхнего бьефа ($p < 0,05$). Воздействие носит селективный характер – элиминируются преимущественно крупные ракообразные (Cladocera, Copropoda), тогда как коловратки (Rotifera) устойчивы к гидравлическим нагрузкам. Плотина служит устойчивым разделом между лимнофильными сообществами верхнего и нижнего бьефов, а сообщество нижнего бьефа находится в состоянии постоянного техногенного воздействия, выражающегося в накоплении трупного детрита.

Заключение по разделу 5.2.

Впервые для Нижегородской ГЭС методом прижизненного окрашивания получены прямые количественные оценки смертности зоопланктона при транзите через гидроагрегаты. Абсолютные значения численности и биомассы зоопланктона в непосредственной близости от плотины в нижнем бьефе устойчиво ниже, чем в верхнем, тогда как доля мёртвых особей в нижнем бьефе

статистически значимо превышала фоновые значения верхнего бьефа во все годы наблюдений.

Наиболее информативным показателем воздействия ГЭС на зоопланктон является доля мёртвых 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 съёмках ошибочно учитываются как живые.

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

Регулирование речного стока гидроэлектростанциями (ГЭС) влечет за собой комплексное изменение гидрологического режима, что оказывает значительное воздействие на гидробионтов. Прохождение водных масс через турбины ГЭС является мощным стрессовым фактором, вызывающим прямую травматизацию и гибель зоопланктона вследствие баротравмы, кавитации и механических ударов о лопасти (Отченаш, Медведева, 2021). Однако воздействие гидротехнических сооружений на планктонные сообщества не ограничивается зоной непосредственно за плотиной. Сброшенные воды сохраняют повышенные скорости течения на значительном удалении от створа ГЭС, что может выступать в роли самостоятельного и постоянно действующего фактора дополнительной смертности. 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).

Для Горьковского и Чебоксарского водохранилищ проблема оценки влияния скоростного режима на зоопланктон ранее детально не изучалась. В работах по водохранилищам Средней Волги внимание акцентировалось на сукцессионных процессах и пространственном распределении сообществ под влиянием ряда факторов среды, в том числе изменения гидрологического режима водоема (Подшивалина, 2021; Shurganova et al., 2025). В то же время в ряде исследований показано, что высокая скорость течения (критической считается величина 0,25 м/с) может выступать лимитирующим фактором для развития лимнического планктона (Дубовская, 2006).

В 2022 г. нами совместно с коллегами из Института прикладной физики РАН и Московского государственного университета были проведены комплексные измерения гидрофизических параметров в верхнем и нижнем бьефах Нижегородской ГЭС (Molkov et al., 2023; рисунок 5.3.1). Установлено, что при среднесуточном расходе воды около 2260 м³/с (типичный летний режим) в верхнем бьефе формируется сложная циркуляционная структура. На горизонте 0,6 м над русловой частью Волги скорости течения составляли около 20 см/с, тогда как над поймой наблюдался устойчивый круговорот масштабом в несколько километров со скоростями до 10-12 см/с.

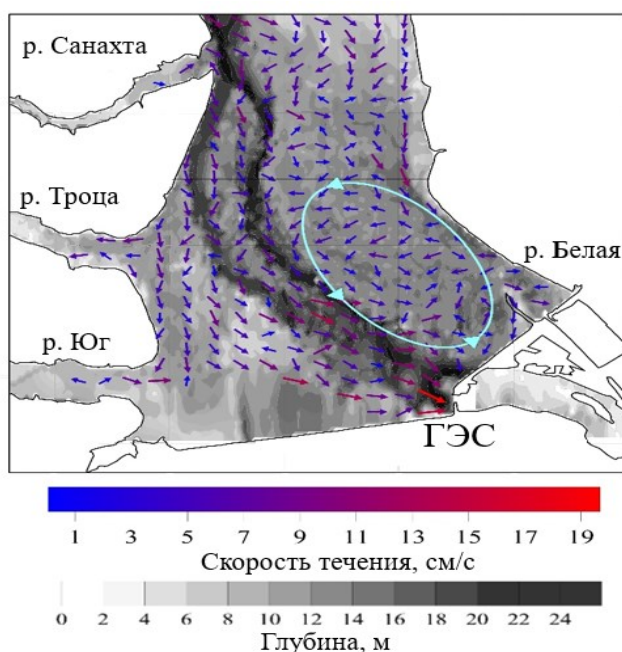


Рисунок 5.3.1. Распределение характеристик течения в вертикальном разрезе перед Нижегородской ГЭС, усредненное течение для слоя 3-6 м.

Вертикальное распределение скоростей (трансект АС, рисунок 5.3.2А) характеризовалось относительной однородностью в русле (~ 10 см/с). Вблизи подводящего канала ГЭС на горизонтах глубже 16 м скорости возрастали до 35-40 см/с. В нижнем бьефе (400 м ниже плотины, рисунок 5.3.2Б) текущие скорости были существенно выше: в слое 0-4 м – 0,1-0,5 м/с, а на отдельных участках достигали 1 м/с.

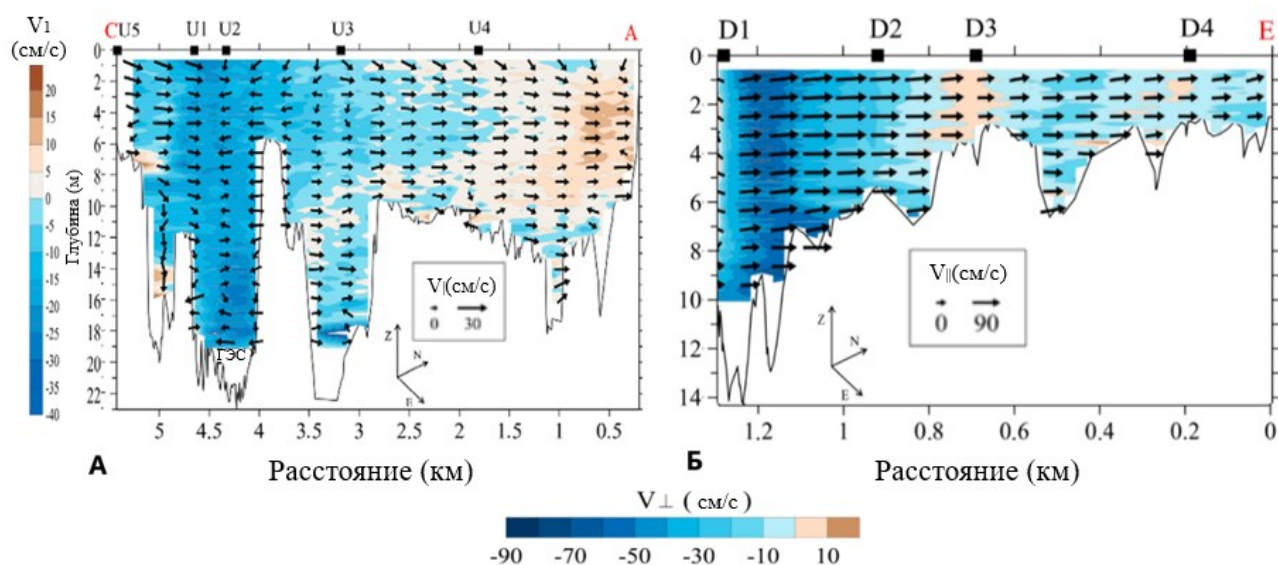


Рисунок 5.3.2. Распределение характеристик течения в вертикальном разрезе перед Нижегородской ГЭС (А) и в 400 м ниже Нижегородской ГЭС (Б).

Таким образом, градиент скоростей между верхним и нижним бьефом, а также между русловой и пойменной частями создает принципиально разные условия обитания зоопланктона, что позволяет оценить влияние скорости как самостоятельного фактора, определяющего показатели смертности.

На карте-схеме (рисунок 5.3.3) показано пространственное расположение станций отбора проб зоопланктона, которые разделены на две основные группы. Первая группа включает станции, расположенные в верхнем бьефе, то есть в приплотинной части Горьковского водохранилища выше Нижегородской ГЭС. Эти станции были распределены по всей акватории, охватывая как глубоководное русло с глубинами более 20 метров, так и прибрежные мелководные зоны. Таким образом, пробы из верхнего бьефа позволяют оценить исходные количественные показатели и структуру сообщества зоопланктона до его прохождения через гидроузел. Вторая группа станций находилась в нижнем бьефе Нижегородской ГЭС и зоне речной гидравлики Чебоксарского водохранилища непосредственно после плотины. Отбор проб в этой зоне даёт информацию о воздействии гидротехнических сооружений на зоопланктон, включая его выживаемость и изменение состава после сброса воды через турбины.



Рисунок 5.3.3. Схематическая карта района работ по исследованию течений в приплотинном участке Горьковского водохранилища и зоне речной гидравлики Чебоксарского водохранилища (2022 г.): 1-16 – верхний бьеф Нижегородской ГЭС (Горьковское водохранилище); 17-19 – нижний бьеф Нижегородской ГЭС (Чебоксарское водохранилище); 20 – г. Городец; 21 – выше г. Балахна; 22 – ниже г. Балахна; 23 – п. Большое Козино; 24 – Сормово, г. Нижний Новгород.

Сопоставление количественных параметров зоопланктона в приплотинном плесе Горьковского водохранилища и зоне речной гидравлики Чебоксарского водохранилища (таблица 5.3.1) служит основой для оценки масштабов воздействия гидроузла.

Таблица 5.3.1

Численность (тыс. экз/м³), биомасса (г/м³) и показатели смертности (%)
зоопланктона двух бьефов Нижегородской ГЭС в 2022 году

№ Стан- ции	Числен- ность	Биомасса	Численнос- ть мертвых особей	Биомасса мертвых особей	Доля мертвых особей от общей числен- ности	Доля мертвых особей от общей биомассы
1	71,6±3,2	0,774± 0,066	2,2±0,2	0,022± 0,02	3,1	2,8
2	17,3±0,8	0,121± 0,010	0,8±0,1	0,008± 0,001	4,8	6,9
3	20,1±0,9	0,182± 0,015	1,0±0,1	0,009± 0,001	4,8	4,9
4	55,3±2,5	0,325± 0,028	2,3±0,2	0,021± 0,002	4,1	6,4
5	52,5±2,4	0,822± 0,070	2,3±0,2	0,019± 0,002	4,3	2,4
6	35,2±1,6	0,416± 0,035	1,5±0,1	0,007± 0,001	4,4	1,7
7	30,0±1,4	0,410± 0,035	1,3±0,1	0,007± 0,001	4,3	1,7
8	31,2±1,4	0,428± 0,036	1,5±0,1	0,027± 0,003	4,7	6,3
9	24,8±1,1	0,405± 0,034	1,2±0,1	0,008± 0,001	4,8	2,1
10	34,4±1,5	0,445± 0,038	1,7±0,1	0,011± 0,001	5,0	2,5
11	43,2±1,9	0,727± 0,062	2,1±0,1	0,011± 0,001	4,8	1,5
12	37,3±1,7	0,570± 0,048	1,7±0,1	0,016± 0,002	4,5	2,8
13	33,1±1,5	0,437± 0,037	1,7±0,1	0,010± 0,001	5,1	2,3
14	45,4±2,0	0,584± 0,050	2,3±0,2	0,015± 0,002	5,1	2,6
15	40,9±1,8	0,640± 0,054	2,0±0,1	0,020± 0,002	4,9	3,1
16	43,8±2,0	0,312± 0,027	2,1±0,1	0,024± 0,003	4,9	7,8
17	34,0±2,8	0,119± 0,018	3,7±0,4	0,036± 0,007	10,9	30,7

Продолжение таблицы 5.3.1

18	22,5±1,8	0,107± 0,016	2,5±0,3	0,024± 0,005	10,9	22,8
19	66,3±5,4	0,199± 0,030	6,3±0,7	0,028± 0,005	9,5	14,2
20	60,2±2,9	0,753± 0,056	14,7±0,8	0,204± 0,015	24,5	27,1
21	108,9±4,2	1,312± 0,088	10±0,4	0,209± 0,017	9,2	15,9
22	109,4±4,5	1,700± 0,138	8,5±0,4	0,242± 0,023	7,8	14,2
23	111,3±3,9	1,708± 0,117	7,0±0,3	0,137± 0,012	6,3	8,0
24	130,7±5,0	1,564± 0,107	9,4±0,4	0,193± 0,017	7,2	12,4

Примечание: Нумерация станций соответствует карте-схеме, представленной на рисунке 5.3.3. Станции 1-16 расположены в верхнем бьефе Нижегородской ГЭС, станции 17-24 – в нижнем бьефе Нижегородской ГЭС и зоне речной гидравлики Чебоксарского водохранилища.

Общая численность и биомасса зоопланктона не обнаруживали значимых различий между бьефами. Средние значения численности в верхнем и нижнем бьефах были сопоставимы (38,8 и 40,9 тыс. экз./м³ соответственно). В нижнем бьефе отмечалось снижение биомассы зоопланктона по сравнению с верхним (в среднем 0,14 против 0,48 г/м³), однако эта разница не является статистически значимой.

Принципиальные различия выявляются при анализе показателей смертности, рассчитанных по численности и биомассе зоопланктона. Доля мёртвых особей, рассчитанная по общей численности, в нижнем бьефе возрастает до 9,5-10,9 % по сравнению с этим показателем в верхнем бьефе, где доля мертвых особей не превышает 4,6 %. Ещё более контрастные изменения фиксируются для доли мёртвых, рассчитанной по общей биомассе зоопланктона: в нижнем бьефе этот показатель достигает 14,2-30,7 %, тогда как в верхнем бьефе его среднее значение составляет лишь 3,6 %. Таким образом, если по численности

превышение смертности в нижнем бьефе над верхним составляет 2-2,5 раза, то по биомассе оно становится многократным.

Для оценки связи между гидродинамическими условиями и количественными показателями развития основных групп зоопланктона и показателями их смертности зоопланктона проведён корреляционный анализ Спирмена (таблица 5.3.2).

Таблица 5.3.2

Зависимость количественных показателей зоопланктона от скорости течения

Показатель	Коэффициент корреляции Спирмена	p-value	Показатель	Коэффициент корреляции Спирмена	p-value
Общая численность	0,262	> 0,05	Доля мёртвых от общей численности	0,726	< 0,05
Численность коловраток	0,130	> 0,05	Доля мёртвых коловраток от общей численности	0,082	> 0,05
Численность ветвистоусых	0,055	> 0,05	Доля мёртвых ветвистоусых от общей численности	0,670	< 0,05
Численность веслоногих	0,529	< 0,05	Доля мёртвых веслоногих от общей численности	0,642	< 0,05
Общая биомасса	0,034	> 0,05	Доля мёртвых от общей биомассы	0,756	< 0,05
Биомасса коловраток	0,134	> 0,05	Доля мёртвых коловраток от общей биомассы	0,145	> 0,05
Биомасса ветвистоусых	0,001	> 0,05	Доля мёртвых ветвистоусых от общей биомассы	0,646	< 0,05
Биомасса веслоногих	0,129	> 0,05	Доля мёртвых веслоногих от общей биомассы	0,798	< 0,05

Установлено, что скорость течения статистически значимо ($p < 0,05$) коррелирует с долей мертвых особей от общей численности (коэффициент Спирмена $r = 0,726$) и от общей биомассы ($r = 0,756$). Наиболее сильная связь обнаружена для доли мертвых веслоногих ракообразных, рассчитанной по биомассе ($r = 0,798$), а также для доли мертвых ветвистоусых и веслоногих, рассчитанных по численности зоопланктона ($r = 0,670$ и $r = 0,642$ соответственно). При этом численность и биомасса коловраток, а также доля их мертвых особей не показали значимой зависимости от скорости течения. Это подтверждает предположение о том, что крупные ракообразные более уязвимы к гидродинамическому воздействию, тогда как мелкие коловратки проявляют относительную устойчивость. Общая численность и общая биомасса зоопланктона не коррелируют со скоростью течения ($r = 0,262$ и $r = 0,034$ соответственно, $p > 0,05$), что указывает на компенсаторные механизмы в сообществе: снижение численности одних групп может замещаться другими, тогда как смертность избирательно поражает крупные формы.

Визуализация выявленных зависимостей представлена на рисунках 5.3.4-5.3.7. Общая численность (рисунок 5.3.4) и общая биомасса (рисунок 5.3.5) зоопланктона не обнаруживают чёткой связи со скоростью течения: точки, соответствующие станциям верхнего и нижнего бьефов, распределены по всему полю графиков без выраженной закономерности. Это согласуется с данными корреляционного анализа (таблица 5.3.2) и указывает на то, что абсолютные значения численности и биомассы не являются чувствительными индикаторами гидродинамического воздействия.

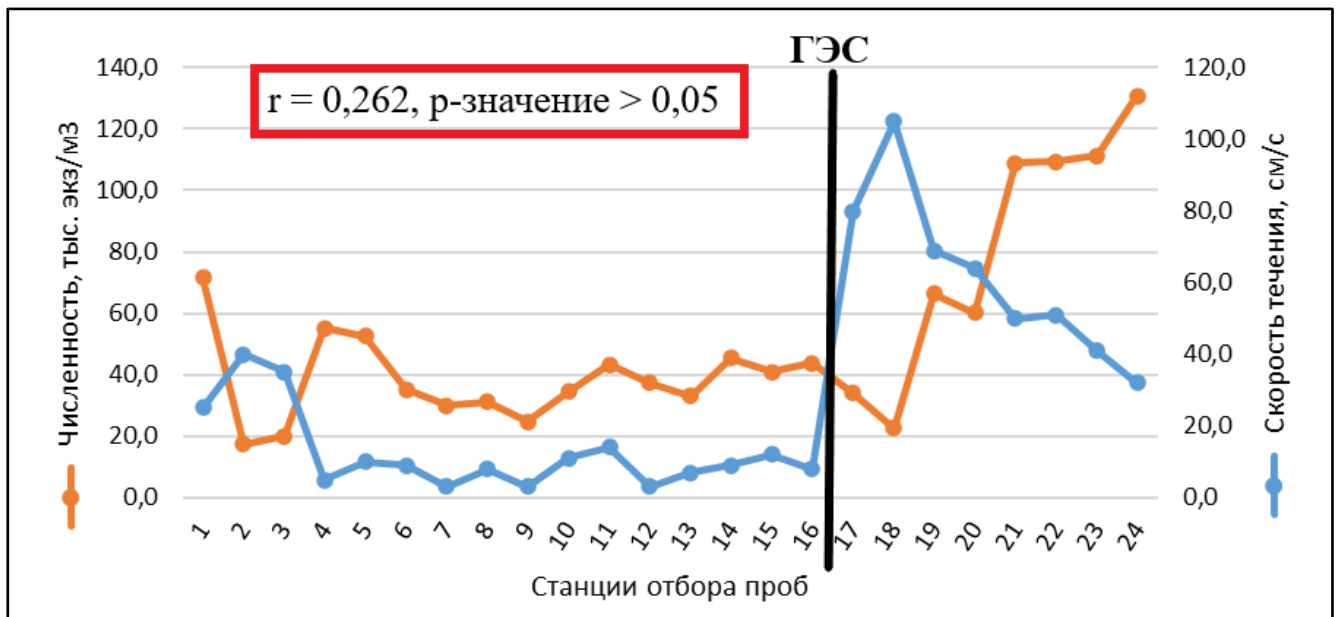


Рисунок 5.3.4. Зависимость общей численности зоопланктона от скорости течения в приплотинном плесе Горьковского водохранилища (станции 1-16) и зоне речной гидравлики Чебоксарского водохранилища (станции 17-24)

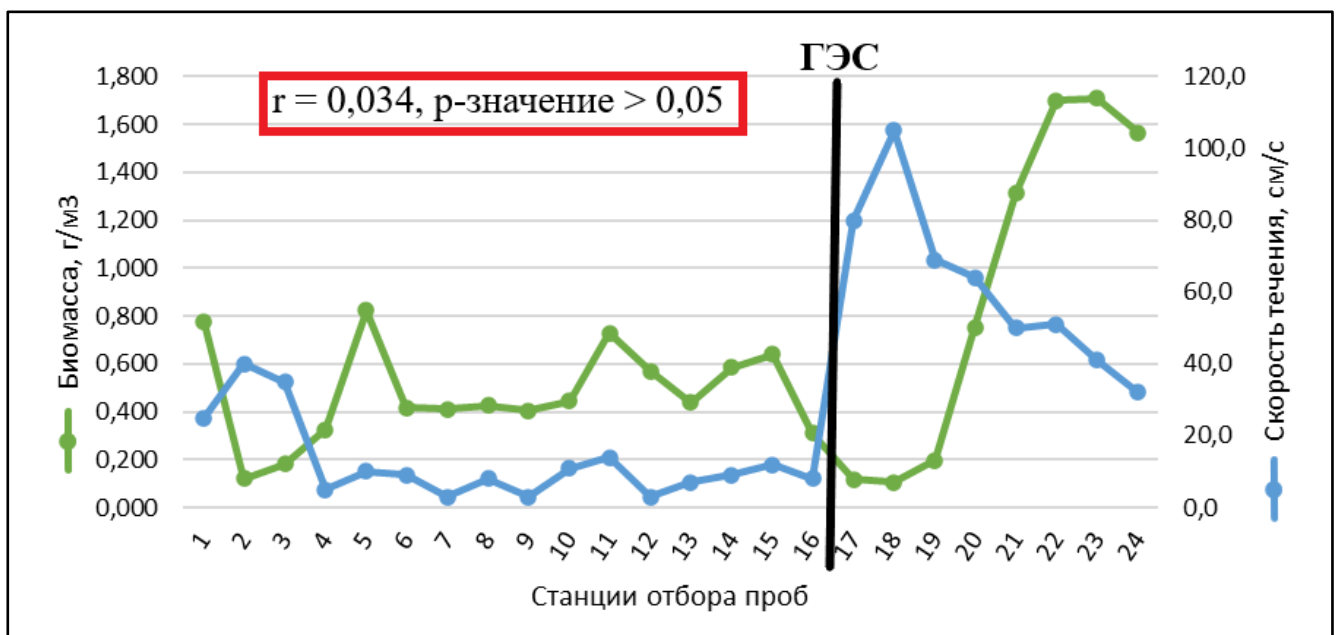


Рисунок 5.3.5. Зависимость общей биомассы зоопланктона от скорости течения в приплотинном плесе Горьковского водохранилища (станции 1-16) и зоне речной гидравлики Чебоксарского водохранилища (станции 17-24)

В то же время на рисунках 5.3.6 и 5.3.7 прослеживается отчётливая положительная зависимость доли мёртвых особей от скорости течения. На рисунке 5.3.6 чётко выделяются две группы станций: значения показателей

смертности станций верхнего бьефа не превышают 5-6 %, тогда как значения показателей смертности станции нижнего бьефа (№ 17-19) значительно смещены вверх (до 10-11 %). Ещё более контрастная картина наблюдается на рисунке 5.3.7: если рассчитанный по численности рост смертности умеренный, то по биомассе точки станций нижнего бьефа поднимаются до 14-30 %, что подтверждает гибель преимущественно крупных организмов, составляющих основу биомассы.

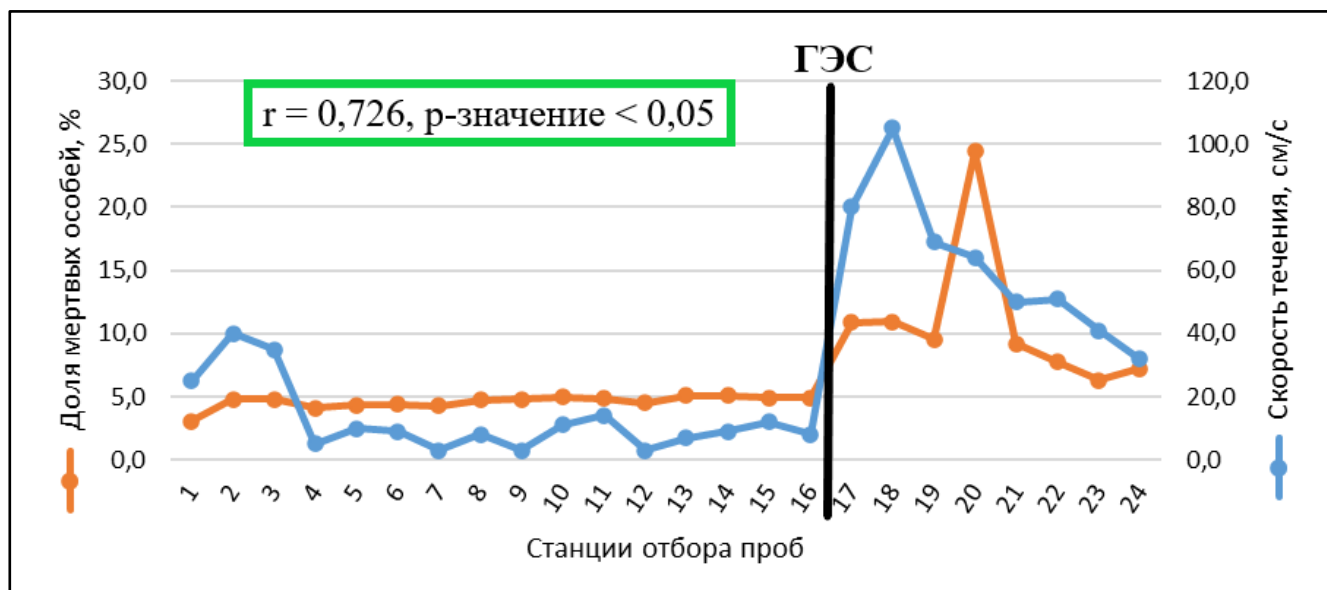


Рисунок 5.3.6. Доля мертвых особей от общей численности организмов зоопланктона в приплотинном плесе Горьковского водохранилища (станции 1-16) и зоне речной гидравлики Чебоксарского водохранилища (станции 17-24)

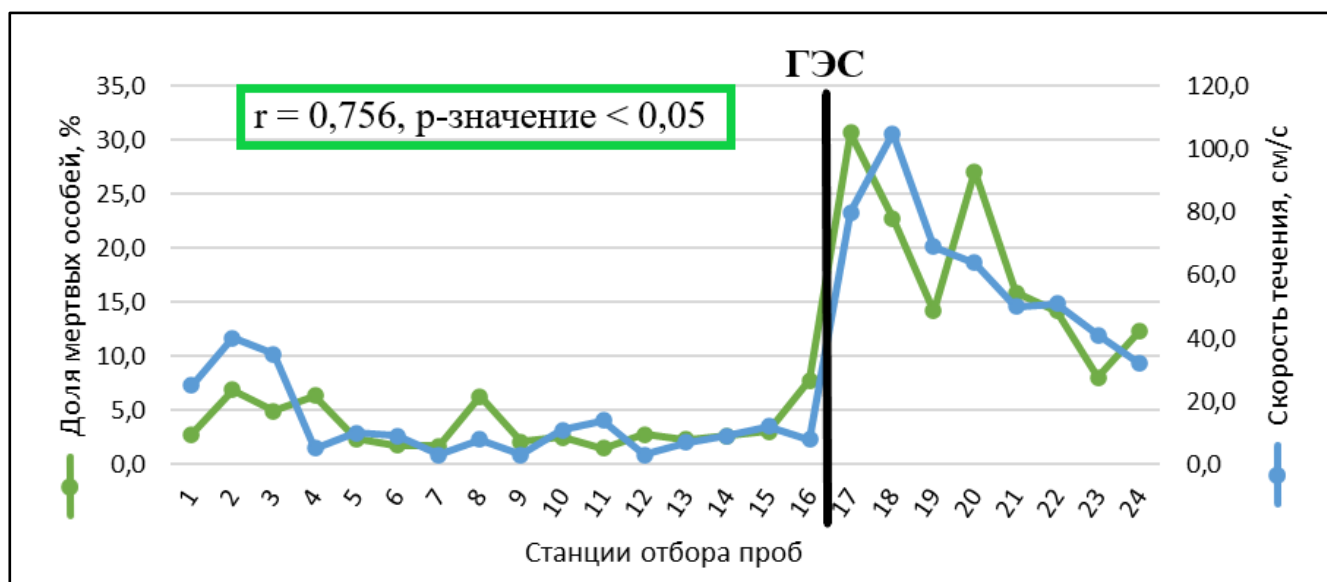


Рисунок 5.3.7. Доля мертвых особей от общей биомассы организмов зоопланктона в приплотинном плесе Горьковского водохранилища (станции 1-16) и зоне речной гидравлики Чебоксарского водохранилища (станции 17-24)

Влияние гидроэлектростанции на смертность зоопланктона носит не точечный, а протяжённый и накопительный характер. Сброшенные через турбины водные массы сохраняют повышенные скорости течения на значительном удалении от плотины. Именно это обстоятельство превращает гидродинамический фактор из разового шокового воздействия в постоянно действующий стрессор, влияние которого суммируется по мере перемещения водных масс вниз по течению. Иными словами, зоопланктон попадает не в одномоментную «зону гибели», а в область с хронически повышенным уровнем турбулентности и скоростей, где травмирование продолжается на протяжении нескольких километров. Прямым подтверждением этого служат данные таблицы 5.3.1 и рисунки 5.3.6-5.3.7, где представлена динамика состояния зоопланктонного сообщества по мере удаления от Нижегородской ГЭС вдоль зоны речной гидравлики Чебоксарского водохранилища (станции 20-24).

Заключение по разделу 5.3.

Проведённые исследования показали, что скорость течения — значимый гидродинамический фактор смертности зоопланктона в нижнем бьефе Нижегородской ГЭС. Повышенные показатели смертности сохраняются на

десятки километров ниже плотины, что указывает на хронический, а не разовый шоковый характер воздействия ГЭС.

Установлено, что показатели смертности зоопланктона возрастали при увеличении скорости течения: при низких скоростях (0,2 м/с) доля мёртвых 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.

Второе положение, выносимое на защиту: *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, вызывающим селективную гибель крупных ракообразных при относительной устойчивости коловраток.*

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

Взвешенные частицы, имеющие как естественное (водная эрозия, паводки), так и антропогенное происхождение (стоки с сельскохозяйственных угодий, взвеси при гидромеханизированных работах и др.), изменяют световой режим водоемов, сорбируют и переносят загрязняющие вещества, включая биогенные элементы и тяжелые металлы, приводят к сокращению численности гидробионтов, изменению способности водоемов к самоочищению (Вандыш и др., 2014; Зиновьев, Китаев, 2015). Однако традиционные методы гидробиологического анализа, основанные на учете общей численности и биомассы, не позволяют дифференцировать живые и мертвые организмы, что может скрывать реальное угнетение сообщества (Dubovskaya et al., 2003; Diniz et

al., 2021). Как отмечается в литературе, реакция зоопланктонного сообщества на повышение концентрации взвеси носит сложный и неоднозначный характер: наряду с элиминацией фильтраторов при высоких концентрациях, при средних уровнях мутности может наблюдаться стимуляция развития отдельных групп за счет адсорбированного на частицах органического вещества (Chapman et al., 2017; Hart, 1990). Эти противоречия указывают на то, что итоговый эффект зависит не только от концентрации, но и от комплекса факторов, включая гранулометрический и химический состав взвеси (Goździejewska et al., 2019). В связи с этим, оценка показателей смертности с использованием метода прижизненного окрашивания позволяет объективно дифференцировать эти эффекты, в отличие от традиционных интегральных показателей. Задача оценки показателей смертности зоопланктона как индикатора воздействия повышенной мутности воды представляется нам актуальной.

Материалом для работы послужили результаты исследований, выполненных в 2025 году на верхней речной части Чебоксарского водохранилища (зона речной гидравлики) и на устьевом участке его притока – реки Оки (таблица 5.4.1).

Таблица 5.4.1

Условия проведения исследований на водных объектах в 2025 г.

Характеристика водного объекта	Чебоксарское водохранилище	р. Ока
Тип водного объекта	водохранилище (лимнофильный)	река (реофильный)
Характер проводимых работ	дноуглубление	берегоукрепление
Период исследований	сентябрь 2025 г.	апрель-сентябрь
Фоновая мутность	3,2±0,4 мг/л	10,1-15,2 мг/л
Максимальная мутность	до 12,4 мг/л	до 92 мг/л

Исследования на Чебоксарском водохранилище проводились на акватории зоны речной гидравлики в районе повышения мутности при дноуглубительных работах (единовременная съемка). Схема расположения станций на данном участке представлена на рисунке 5.4.1.



Рисунок 5.4.1. Карта-схема района исследований в верхней речной части Чебоксарского водохранилища в зоне дноуглубительных работ (2025 г.).
 Зоны отбора проб: фоновая зона – станции 3, 4, 9, 12, 13, 18; смежная зона – станции 5, 7, 11, 15, 16; зона влияния земснаряда – станции 1, 2, 6, 8, 10, 14, 17.

В устьевом участке реки Оки исследования выполнялись в зоне повышения мутности при берегоукрепительных работах. Пробы отбирались в течение всего вегетационного сезона (апрель-октябрь), что позволило проследить сезонное влияние мутности на показатели зоопланктона. Схема расположения станций на данном участке представлена на рисунке 5.4.2.

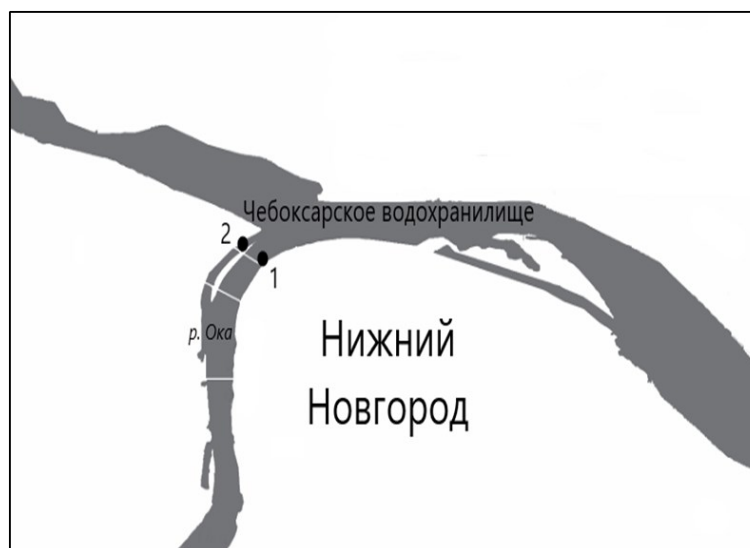


Рисунок 5.4.2. Карта-схема района исследований в устьевом участке р. Ока в зоне берегоукрепительных работ (2025 г.):

- 1 – правобережье устьевое участка р. Ока (зона повышенной мутности);
- 2 – левобережье устьевое участка р. Ока (фоновый участок)

Верхняя речная часть Чебоксарского водохранилища

Формирование лимнофильного зоопланктоценоза верхней речной части Чебоксарского водохранилища происходит за счет водных масс Горьковского водохранилища с характерным для него лимнофильным планктонным комплексом.

Для оценки пространственного распределения взвешенного вещества на акватории исследования были выделены три зоны, различающиеся по степени антропогенной нагрузки: фоновая (вне зоны влияния работ), смежная зона и зона влияния земснаряда (в непосредственной близости проведения дноуглубительных работ). Ключевым различием между выделенными 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 земснаряда достигала наибольших значений – $8,4 \pm 2,4$ 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 земснаряда. Другие абиотические параметры (температура, электропроводность, pH, содержание растворенного кислорода, скорость течения) не имели столь выраженных различий между выделенными зонами и варьировали в пределах сезонных норм для данного района водохранилища.

Средние значения общей численности и общей биомассы зоопланктона демонстрировали высокую вариабельность внутри каждой из зон, и не обнаруживали статистически значимых различий между фоновой зоной, смежной зоной и зоной влияния земснарядов ($p > 0,05$) (таблица 5.4.2). Так, в зоне влияния земснаряда средняя численность зоопланктона составила $2,5 \pm 2,3$ тыс. экз./м³, что сопоставимо с фоновыми значениями ($2,3 \pm 1,9$ тыс. экз./м³). Сходная картина наблюдалась и для биомассы (таблица 5.4.2). Данный факт согласуется с результатами исследований, которые показали, что традиционные интегральные показатели часто не отражают реального угнетения сообщества зоопланктона при воздействии взвешенных веществ, так как погибшие, но еще не разложившиеся организмы продолжают учитываться в пробах наравне с живыми (Dubovskaya et al., 2003; Diniz et al., 2021). Это особенно критично при оценке воздействия дноуглубительных работ, где стрессовый фактор действует эпизодически (Tang et al., 2014).

Таблица 5.4.2

Средняя численность (тыс. экз./м³), средняя биомасса (г/м³)
и показатели смертности (%) зоопланктона
в верхней речной части Чебоксарского водохранилища в 2025 г.

Зона влияния	Общая численность	Общая биомасса	Численность мертвых	Биомасса мертвых	Доля мертвых от общей численности	Доля мертвых от общей биомассы
Фоновая зона	$2,3 \pm 1,9$	$0,033 \pm 0,018$	$0,1 \pm 0,1$	$0,001 \pm 0,001$	$3,3 \pm 2,0$	$3,9 \pm 3,9$
Смежная зона	$2,8 \pm 1,7$	$0,027 \pm 0,020$	$0,3 \pm 0,2$	$0,005 \pm 0,004$	$11,9 \pm 5,5$	$16,2 \pm 2,8$
Зона влияния земснаряда	$2,5 \pm 2,3$	$0,037 \pm 0,025$	$0,4 \pm 0,4$	$0,006 \pm 0,005$	$15,1 \pm 5,3$	$16,4 \pm 4,0$

В отличие от показателей общей численности и биомассы, доля мертвых особей продемонстрировала четкую и статистически значимую зависимость от концентрации взвешенных веществ (таблица 5.4.2). В фоновой зоне доля мертвых особей, рассчитанная как по численности, так и по биомассе зоопланктона, была минимальной, составляя в среднем $3,3 \pm 2,0 \%$ и $3,9 \pm 3,9 \%$ соответственно. Значения находятся в диапазоне, характерном для водоемов, не испытывающих значительного антропогенного пресса (Семенова, 2011).

В смежной зоне показатели смертности, рассчитанные по численности и биомассе зоопланктона, возросли более чем в три раза, достигнув $11,9 \pm 5,5 \%$ и $16,2 \pm 2,8 \%$. Наибольшие значения смертности были зафиксированы в зоне прямого влияния земснарядов, где мертвые организмы составляли $15,1 \pm 5,3 \%$ от общей численности и $16,4 \pm 4,0 \%$ от общей биомассы зоопланктона. Полученные значения сопоставимы с данными, полученными в других исследованиях с использованием метода прижизненного окрашивания, где доля мертвых организмов в условиях антропогенной нагрузки достигала 26-49 % (Семенова, 2011; Diniz et al., 2021).

Установлено, что доля мертвых особей (рассчитанная как по численности, так и по биомассе зоопланктона) 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, по доле мертвых особей статистически значимых различий между смежной зоной и зоной влияния не выявлено. ($p > 0,05$). Данный «доза-эффект» согласуется с результатами обобщенных исследований, показавших непропорциональный характер зависимости биологических эффектов от концентрации взвешенных веществ (Newcombe, MacDonald, 1991; Wilber, Clark, 2001).

Результаты корреляционного анализа выявили принципиальные различия в характере связей абиотических факторов среды с традиционными показателями обилия зоопланктона и с показателями смертности. Общая численность и общая биомасса зоопланктона не обнаруживали 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 показателей количественного развития зоопланктона (численности и биомассы) 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 зоопланктона: $r = 0,43$; 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: $r = 0,65$.

Показатели смертности слабо коррелируют с температурой воды и содержанием растворенного кислорода, что позволяет исключить гипоксию или температурный стресс в качестве основных причин гибели организмов. Полученные коэффициенты корреляции согласуются с данными натурных исследований, выявивших прямую зависимость смертности зоопланктона, особенно ветвистоусых ракообразных, от концентрации взвешенных веществ в шлейфе мутности (Морева и др., 2014).

Общая численность (рисунок 5.4.3А) и общая биомасса (рисунок 5.4.4А) зоопланктона не обнаруживали значимой корреляции с мутностью (коэффициенты корреляции близки к нулю, $p > 0,05$).

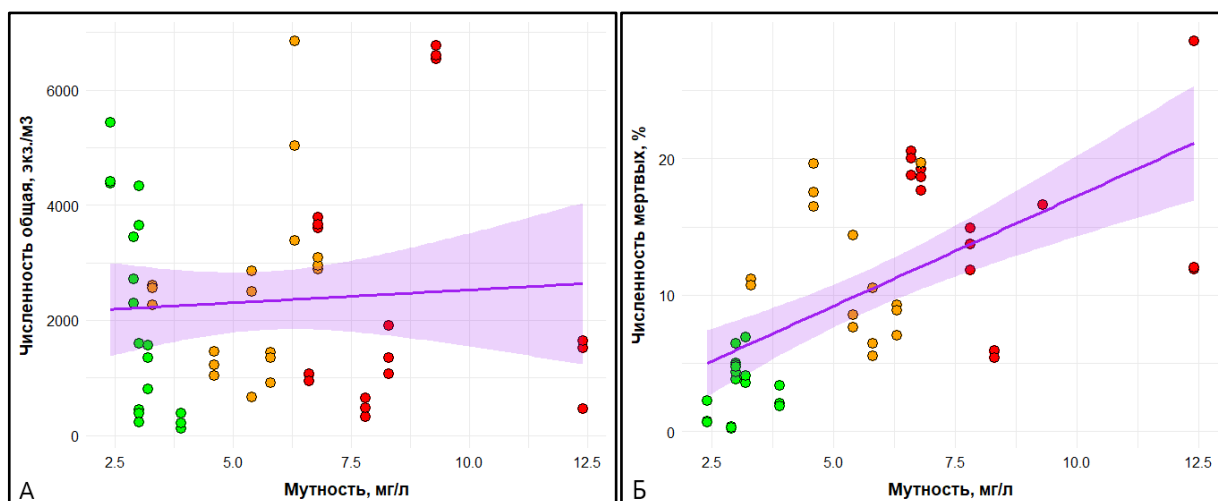


Рисунок 5.4.3. Корреляция общей численности (А) и численности мертвых особей (Б) зоопланктона с показателями мутности воды на акватории зоны повышенной гидравлики Чебоксарского водохранилища в 2025 г.

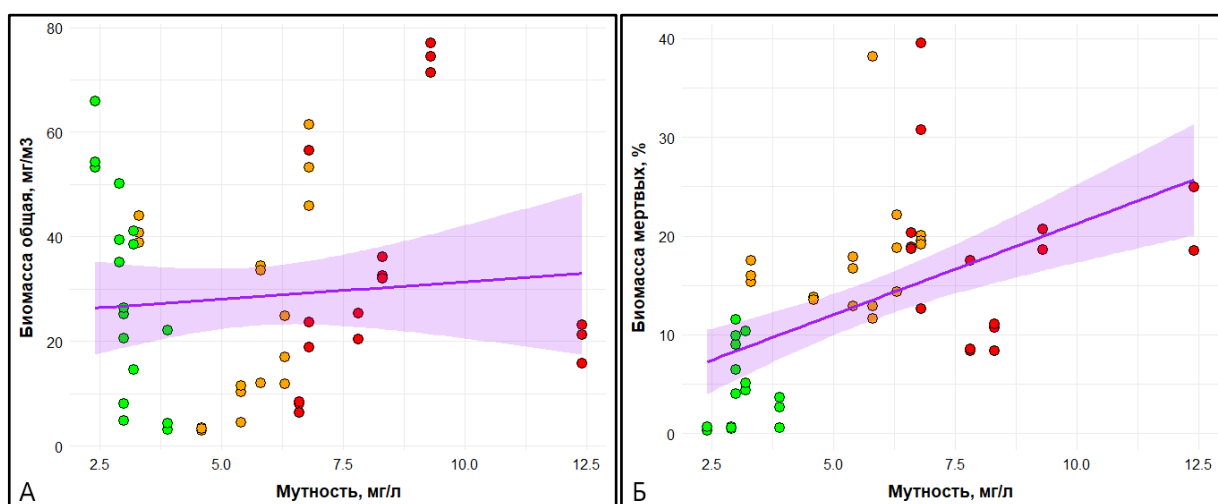


Рисунок 5.4.4. Корреляция общей биомассы (А) и биомассы мертвых особей (Б) зоопланктона с показателями мутности воды на акватории зоны повышенной гидравлики Чебоксарского водохранилища в 2025 г.

Доля мертвых особей от общей численности (рисунок 5.4.3Б) и доля мертвых особей от общей биомассы (рисунок 5.4.4Б) демонстрировали отчетливую положительную корреляцию с концентрацией взвешенных веществ ($p < 0,05$). Это убедительно доказывает, что увеличение мутности не приводит к немедленному и тотальному снижению обилия зоопланктона, но вызывает значительный рост показателей 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 неоднозначный результат.

Детальный анализ таксономических групп зоопланктона подтвердил гипотезу о том, что воздействие взвеси носит избирательный характер (таблица 5.4.3).

Таблица 5.4.3

Показатели численности (тыс. экз./м³), биомассы (г/м³) и смертности (%) основных таксономических групп зоопланктона в градиенте мутности зоны речной гидравлики Чебоксарского водохранилища

Показатель		Зона влияния земснаряда	Смежная зона	Фоновая зона
Концентрация взвешенных веществ, мг/л		8,4±2,4	5,4±1,3	3,2±0,4
Численность основных систематических групп	Rotifera	0,9±0,5	1,4±1,3	0,8±0,7
	Cladocera	0,7±0,6	0,4±0,3	0,6±0,6
	Copepoda	1,3±1,1	1,0±0,8	0,9±0,8
Биомасса основных систематических групп	Rotifera	0,002±0,001	0,002±0,001	0,001±0,001
	Cladocera	0,022±0,017	0,008±0,008	0,014±0,008
	Copepoda	0,013±0,011	0,019±0,017	0,018±0,002
Доля мертвых от численности основных систематических групп	Rotifera	4,5±4,3	5,0±3,7	0,4±0,2
	Cladocera	5,4±1,9	4,6±3,2	2,0±1,3
	Copepoda	5,4±2,8	3,6±2,7	1,1±0,5
Доля мертвых от биомассы основных систематических групп	Rotifera	1,6±1,1	2,0±1,2	0,1±0,1
	Cladocera	8,2±3,3	7,9±3,4	2,4±2,1
	Copepoda	7,1±2,0	7,1±1,8	1,7±1,6

Коловратки продемонстрировали высокую толерантность к повышению мутности. Доля мертвых коловраток от общей численности в зоне влияния земснаряда составляла в среднем 4,5±4,3 %, по биомассе – 1,6±1,1 %, что превышает фоновые значения, однако абсолютные величины оставались невысокими. Согласно результатам дисперсионного анализа (ANOVA), доля мертвых коловраток (как по численности, так и по биомассе) в фоновой зоне статистически значимо отличалась от показателей в смежной зоне и зоне влияния

земснарядов ($p < 0,05$), тогда как между смежной зоной и зоной влияния значимых различий не обнаружено ($p > 0,05$). Высокая устойчивость коловраток объясняется мелкими размерами, эластичными покровами и особенностями питания. Полученные данные согласуются с результатами исследований других авторов, отмечавших способность коловраток сохранять высокую численность и даже доминировать в сообществах при повышении мутности (Kirk, Gilbert, 1990; Макушенко и др., 2008; Вандыш и др., 2014).

Ветвистоусые ракообразные являются наиболее уязвимой группой зоопланктона, особенно при оценке смертности по показателю биомассы. В фоновой зоне доля мертвых ветвистоусых, рассчитанная по биомассе, составляла $2,4 \pm 2,1$ %, тогда как в смежной зоне этот показатель возрастал более чем в три раза – до $7,9 \pm 3,4$ %, а в зоне влияния достигал $8,2 \pm 3,3$ %. Статистический анализ подтвердил, что различия между фоновой зоной и двумя другими зонами значимы ($p < 0,05$), в то время как смежная зона и зона влияния не различались между собой ($p > 0,05$). Полученные данные являются прямым подтверждением механизма, описанного в литературе: ветвистоусые ракообразные, будучи активными фильтраторами, заглатывают минеральные частицы, что приводит к забиванию фильтрующего аппарата, нарушению пищеварения, травматизации и гибели (Hart, 1986; Chapman et al., 2017). Высокая доля смертности, рассчитанная по биомассе, подчеркивает, что элиминации подвергаются, в первую очередь, крупные, половозрелые особи, вносящие основной вклад в воспроизводство популяции. Полученные результаты также согласуются с наблюдениями О.А. Моревой с соавторами (2014 г.), которые при исследовании воздействия земснаряда в устьевой области р. Везлома отметили наибольшую смертность ветвистоусых ракообразных, в частности, видов рода *Daphnia* (Морева и др., 2014).

Значительный рост показателей смертности веслоногих ракообразных зарегистрирован в зонах с повышенной мутностью. Доля мертвых особей возрастала от фоновых значений к зоне влияния земснаряда как по численности, так и по биомассе. Статистически значимые различия выявлены между фоновой

зоной и двумя другими зонами ($p < 0,05$), тогда как смежная зона и зона влияния не различались между собой ($p > 0,05$). Показатели смертности ветвистоусых и веслоногих ракообразных в зоне влияния оказались близки, статистически значимых различий между группами не обнаружено ($p > 0,05$). Таким образом, в условиях проведённых исследований обе группы ракообразных в равной степени уязвимы к воздействию повышенной мутности.

Полученные результаты частично расходятся с данными экспериментальных работ, в которых воздействие взвешенных веществ в концентрациях до 100 мг/л не сопровождалось статистически значимым повышением смертности копепод. Выявленные различия могут быть обусловлены качественными характеристиками взвеси, длительностью воздействия и комплексным действием сопутствующих абиотических факторов. Вместе с тем литературные данные свидетельствуют о том, что даже при отсутствии острой летальности взвешенные вещества способны негативно влиять на физиологическое состояние копепод, что в условиях дефицита пищевых ресурсов может усиливать стрессовую нагрузку на популяцию (Kang et al., 2012). Это указывает на необходимость учёта не только показателей смертности, но и сублетальных эффектов при комплексной оценке последствий антропогенного воздействия на популяционном уровне.

Избирательная гибель крупных ветвистоусых и веслоногих ракообразных, зафиксированная по показателям смертности, приводит к заметной перестройке структуры сообщества. В зоне влияния земснарядов их вклад в общую численность и биомассу лимнофильного зоопланктоценоза имеет тенденцию к снижению. Одновременно с этим возрастает относительная роль коловраток и, в меньшей степени, копеподитных стадий веслоногих, которые проявляют большую устойчивость к повышенной мутности. Подобная перестройка структуры зоопланктона при воздействии взвешенных веществ может сопровождаться изменением соотношения между отдельными таксономическими и функциональными группами сообщества (Schallenberg, Burns, 2003). Полученные на уровне таксономических групп закономерности отражают лишь

общий вектор реакции сообщества на повышение мутности, тогда как чувствительность отдельных видов зоопланктона к воздействию взвешенных частиц может существенно различаться. В связи с этим представляло интерес выявить виды, для которых в зоне влияния земснаряда и прилегающей к ней акватории отмечалась наиболее высокая доля погибших особей. Наиболее выраженная смертность наблюдалась у *Daphnia galeata* и *Mesocyclops leuckarti*, для которых доля мёртвых особей достигала наиболее высоких значений. Повышенная доля погибших особей также отмечена у отдельных представителей ветвистоусых ракообразных, прежде всего, *D. cucullata*, *Diaphanosoma brachyurum* и *Chydorus sphaericus*. Также возросшая доля мертвых особей была отмечена среди коловраток: *Synchaeta pectinata* и *Euchlanis dilatata*. Таким образом, воздействие повышенной мутности характеризовалось видоспецифичной реакцией на смертность отдельных компонентов зоопланктонного сообщества.

Важно отметить, что согласно с приказом Росрыболовства от 26.05.2025 № 296 «Об утверждении нормативов качества воды водных объектов рыбохозяйственного значения, в том числе нормативов предельно допустимых концентраций загрязняющих веществ в водах водных объектов рыбохозяйственного значения», для водных объектов с фоновой концентрацией взвешенных веществ в межень до 30 мг/л, установлены требования, не допускающие значимого увеличения содержания взвеси в зонах антропогенного воздействия. Зафиксированное в наших исследованиях статистически значимое увеличение смертности зоопланктона на Чебоксарском водохранилище происходило при концентрациях взвешенных веществ (в среднем до 8,4 мг/л), которые не превышают установленные рыбохозяйственные нормативы. Это свидетельствует о высокой чувствительности зоопланктонного сообщества даже к умеренному повышению мутности и указывает на необходимость пересмотра подходов к экологическому нормированию или использования более чувствительных показателей, таких как смертность зоопланктона.

Устьевой участок реки Оки

Зоопланктонное сообщество устьевого участка реки Оки характеризуется выраженной сезонной динамикой количественных показателей с единым интегральным пиком, приуроченным к середине июня – началу июля и связанным с массовым размножением реофильных коловраток (Шурганова и др., 2015). Всего в составе зоопланктона было выявлено 44 таксона из трёх систематических групп (Rotifera, Cladocera, Copepoda); на долю коловраток пришлось 23 вида (52 %), ветвистоусых ракообразных – 16 (36 %), веслоногих – 5 (12 %). Существенных различий видового состава между левобережьем и правобережьем устьевого участка не обнаружено, тогда как по сезонам видовой состав менялся заметно: наибольшее видовое богатство отмечалось весной с постепенным его снижением к осени. Доминирующий комплекс формировали *Brachionus angularis*, *Brachionus calyciflorus*, *Keratella quadrata*, *Bosmina coregoni* и науплиальные стадии веслоногих ракообразных, при этом коловратки сохраняли доминирующее положение на протяжении всего периода наблюдений. Кроме этого, в пробах были отмечены чужеродные для региона виды – *Diaphanosoma orghidani* и *Acanthocyclops americanus*.

Диапазон мутности воды за период наблюдений существенно различался между берегами: в правобережье, где велись берегоукрепительные работы, значения варьировали от 45,5 до 92 мг/л, тогда как на фоновом левобережном участке – от 10,1 до 15,2 мг/л.

Результаты анализа избыточности (RDA) зафиксировали статистически значимое обособление станций левобережья и правобережья по оси ординат ($p < 0,05$). При наличии сезонной изменчивости внутри каждого из сообществ, точки отбора в правобережье за весь период образуют единый кластер, чётко дифференцированный от совокупности станций левобережья (рисунок 5.4.5).

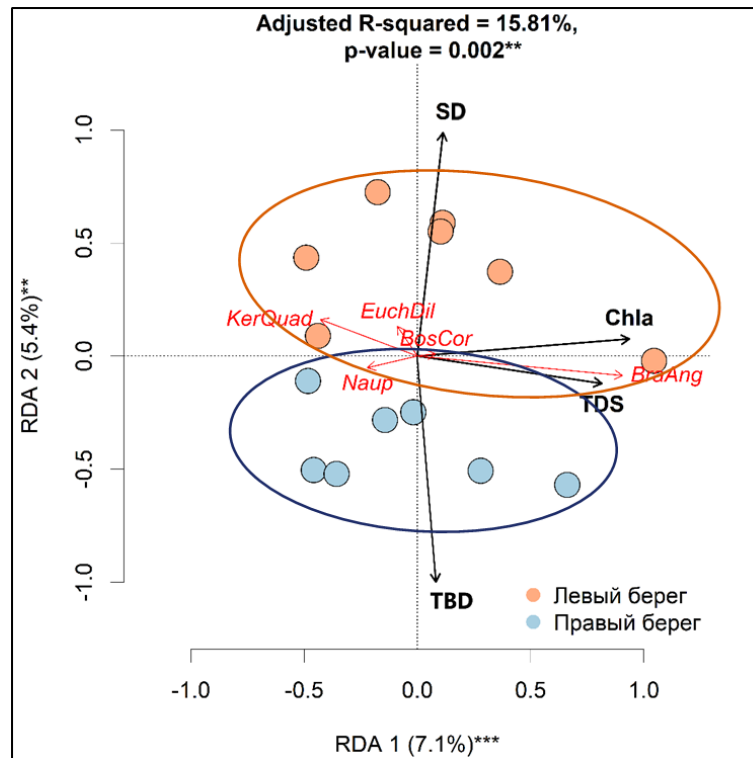


Рисунок 5.4.5. Ординационная диаграмма станций отбора проб зоопланктона (рассчитанная по численности) и виды-доминанты в левобережье (оранжевый) и правобережье (синий) устьевого участка р. Оки и их связь с факторами среды (TBD – мутность воды; TDS – минерализация; Chla – содержание хлорофилла-а в воде; SD – прозрачность воды) (2025 г.). Виды-доминанты: BraAng – *Brachionus angularis*; EuchDil – *Euchlanis dilatata*; KerQuad – *Keratella quadrata*; BosCor – *Bosmina coregoni*, Naup – Nauplii Cyclopoida.

Исследования показали, что максимальные значения общей численности и биомассы зоопланктона как в левобережье (21,4 тыс. экз/м³ и 0,088 г/м³ соответственно), так и в правобережье (18,6 тыс. экз/м³ и 0,081 г/м³ соответственно) р. Оки наблюдались летом (рисунок 5.4.6). В правобережье доминировали коловратки, а в левобережье наряду с ними – ветвистоусые ракообразные рода *Bosmina*. К сентябрю происходил общий спад численности всех групп зоопланктона, характерный для осеннего периода, и в целом нарушений естественной сезонной динамики зоопланктона не выявлено. При этом в правобережье количественные показатели развития зоопланктона были ниже,

чем в левобережье, практически на всём протяжении исследуемого периода. При сравнении с многолетними данными (Шурганова, 2007) в правобережной зоне устьевое участка реки Оки в 2025 г. отмечено снижение как видового богатства, так и количественных показателей развития зоопланктона, что соответствует представлениям ряда других авторов об обеднении планктонных сообществ при техногенном повышении мутности воды (Макушенко и др., 2008).

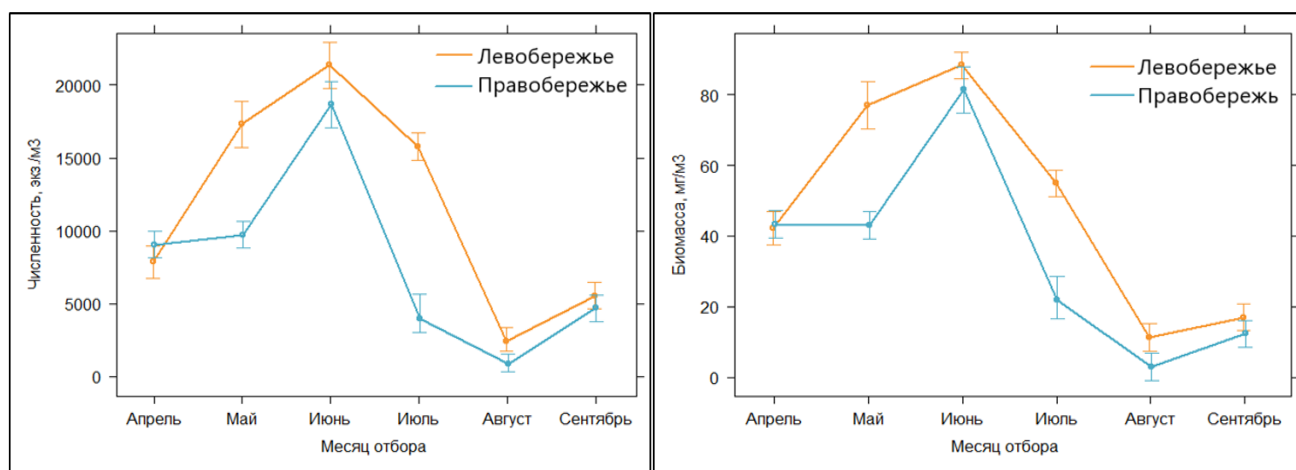


Рисунок 5.4.6. Сезонная динамика общей численности (А) и общей биомассы (Б) зоопланктона левобережья и правобережья устьевого участка р. Оки в 2025 г.

Сезонные различия количественных показателей зоопланктона между левым и правым побережьями р. Оки оценивались с применением ковариационного анализа (ANOVA). Он выявил статистически значимые различия между датами отбора проб ($p\text{-value} < 0,01$), что закономерно отражает сезонную динамику параметров среды. При этом анализ влияния мутности на численность и биомассу зоопланктона показал, что на большей части периода исследований статистически значимых различий между левобережьем и правобережьем не наблюдалось; исключение составили май и июль, когда такие отличия были выявлены. Это говорит о том, что, несмотря на повышенную мутность воды в правобережье, связанную с берегоукрепительными работами, она не оказывала выраженного влияния на количественные показатели развития зоопланктона на протяжении большей части сезона.

Принципиально другая картина выявлена при анализе смертности зоопланктона под действием техногенного фактора: динамика доли погибших особей в двух прибрежьях реки за весь период наблюдений представлена на рисунке 5.4.7. Анализ доли мёртвых особей относительно общей численности и биомассы подтвердил, что в правобережье показатели смертности зоопланктона были статистически значимо выше ($p\text{-value} < 0,05$) на протяжении всего периода исследования. В период проведения технических работ доля погибших организмов в правобережье возрастала, достигая максимума в июле (13,9 % от общей численности) и в июне (17,2 % от общей биомассы). В левобережье уровень смертности оставался низким и стабильным в течение всего периода наблюдений (2,2 % от общей численности и 3,7 % от общей биомассы), что указывает на существенное стрессовое воздействие антропогенного фактора на выживаемость зоопланктона в зоне проведения работ.

Выявленный рост доли погибших особей в зоне повышенной мутности хорошо согласуется с данными других натурных наблюдений. Так, применение метода прижизненного окрашивания в шлейфе работающего земснаряда в устьевом участке притока Чебоксарского водохранилища также выявило заметную гибель зоопланктона, в первую очередь фильтраторов (Морева и др., 2014). Сходные закономерности получены и в ходе настоящего исследования в верхней речной части Чебоксарского водохранилища (Колесников, Шурганова, 2026): несмотря на более низкие концентрации взвеси в воде (до 12,4 мг/л против 92 мг/л на р. Оке), доля мёртвых по биомассе в зоне влияния земснаряда достигала 16,4 %, что сопоставимо со значением на р. Оке (17,2 %). Совпадение этих величин при разных абсолютных уровнях мутности свидетельствует о том, что даже умеренное, но продолжительное повышение мутности способно вызывать стресс, сопоставимый с кратковременным воздействием высоких концентраций взвеси.

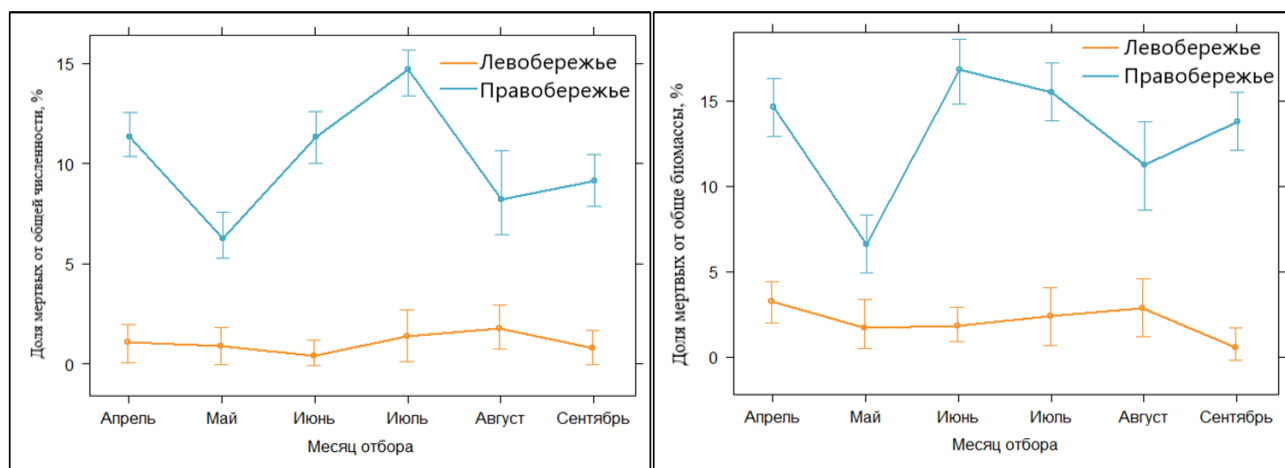


Рисунок 5.4.7. Сезонная динамика доли мертвых особей зоопланктона относительно общей численности (А) и общей биомассы (Б) зоопланктона левобережья и правобережья устьевого участка р. Ока в 2025 г.

Таким образом, показатель смертности зоопланктона оказался более чувствительным индикатором техногенного воздействия мутности, чем традиционные интегральные показатели количественного развития зоопланктоценоза. Полученные показатели смертности отражают реакцию сообщества устьевого участка р. Оки в целом, тогда как доминирующий комплекс видов (*Brachionus angularis*, *B. calyciflorus*, *Keratella quadrata*, *Bosmina coregoni*) заведомо неоднороден по устойчивости к абразивному воздействию взвеси. В связи с этим представляло интерес оценить, у каких из перечисленных видов доля погибших особей была максимальной и в наибольшей степени определяла зафиксированный рост общего показателя смертности. Наиболее выраженная реакция отмечена у коловраток *Brachionus calyciflorus*, *B. angularis*, *Conochilus unicornis* и *Euchlanis dilatata*, характеризовавшихся наиболее высокими значениями доли мёртвых особей. Среди других коловраток повышение показателя смертности отмечено у *Synchaeta pectinata* и *Filinia longiseta*. У ракообразных наиболее заметная реакция наблюдалась у науплиальных и копеподитных стадий *Cyclopoida*. Таким образом, воздействие повышенной мутности характеризовалось видовой избирательностью, причём наиболее

уязвимыми компонентами сообщества в условиях непосредственного влияния мутности являлись отдельные виды коловраток.

Чувствительность зоопланктона к повышенной мутности воды в значительной степени определяется способом захвата пищи. Коловратки (Rotifera) в целом характеризуются высокой толерантностью к воздействию неблагоприятных факторов за счёт мелких размеров тела, эластичных покровов и высокой скорости размножения, что отмечалось выше при анализе показателей смертности в зоне речной гидравлики Чебоксарского водохранилища. Вместе с тем внутри этой группы существует заметная неоднородность по способу питания: значительная часть массовых видов коловраток относится к вертикаторам, создающим постоянный ток воды для улавливания взвешенных в ней водорослей и детрита (*Brachionus calyciflorus*, *B. angularis*, *B. diversicornis*, *Euchlanis dilatata* и др.). При повышении концентрации минеральной взвеси неорганические частицы снижают эффективность создания пищевого тока и могут травмировать покровы, что и объясняет избирательно повышенную смертность именно этих видов на фоне общей толерантности группы (Kirk, Gilbert, 1990; Hart, 1988, 1990). Таким образом, наблюдаемая на устьевом участке р. Оки, где наиболее уязвимыми компонентами сообщества оказались отдельные виды коловраток, не противоречит представлению об их высокой устойчивости как таксона, а отражает частный случай общей закономерности: избирательному воздействию взвеси подвержены прежде всего организмы, использующие вертикационный способ питания.

Аналогичный механизм лежит в основе повышенной чувствительности ветвистоусых ракообразных, являющихся облигатными фильтраторами и не способных избирательно отделять минеральные частицы от пищевых: взвесь забивает фильтрующий аппарат, травмирует мягкие ткани и нарушает питание, что и обуславливает их высокую уязвимость (Arruda et al., 1983; Kirk, 1991). Определённое сходство характера питания на ранних этапах онтогенеза отмечается и у веслоногих ракообразных: науплиальные и ранние копеподитные стадии многих видов используют преимущественно мелкие взвешенные пищевые

частицы, включая микроводоросли, тогда как по мере развития возрастает значение более крупных пищевых объектов и активного захвата пищи (Монаков, 1998). Этим объясняется повышенная смертность именно науплиальных и копеподитных стадий, зафиксированная в устьевом участке р. Оки, тогда как более толерантные взрослые особи, перешедшие к хищному типу питания, страдают в меньшей степени.

Таким образом, ключевым фактором уязвимости зоопланктона к повышенной мутности выступает не таксономическая принадлежность как таковая, а способ питания на конкретной стадии онтогенеза. Наиболее выражено избирательный характер воздействия взвеси проявился именно среди коловраток, у которых на фоне общей устойчивости группы выделились отдельные виды-вертикаторы с повышенной смертностью. Сходная, хотя и менее выраженная закономерность прослеживается и у ракообразных – как у облигатных фильтраторов *Cladocera*, так и *Copepoda* на ранних стадиях развития.

Таким образом, зоопланктонное сообщество устьевого участка реки Оки в вегетационный период 2025 года отличалось невысоким таксономическим разнообразием с устойчивым доминированием коловраток (*Rotifera*), а сезонная динамика его количественных показателей в целом соответствовала типичной для реофильных сообществ картине с выраженным пиком в июне. Антропогенное воздействие, связанное с работами по благоустройству набережной, привело к заметному повышению мутности воды, что повлекло за собой снижение общей численности зоопланктона и резкий рост его смертности в правобережье, тогда как в левобережье уровень смертности оставался стабильно низким в течение всего сезона. Более высокая чувствительность показателя смертности к антропогенному стрессу по сравнению с традиционными показателями численности и биомассы позволяет рекомендовать его в качестве оперативного биоиндикатора острого воздействия хозяйственной деятельности на водные экосистемы. В то же время, наиболее уязвимыми в условиях непосредственного влияния повышенной мутности являлись отдельные виды коловраток.

Повышенная чувствительность некоторых видов коловраток к воздействию повышенной мутности требует дальнейшего изучения.

Заключение по разделу 5.4.

В ходе исследований на двух водных объектах Средней Волги: Чебоксарском водохранилище (эпизодическое повышение мутности при дноуглублении) и устьевом участке р. Оки (длительное сезонное повышение мутности при берегоукреплении) оценена информативность показателей смертности зоопланктона как индикатора воздействия повышенной мутности воды.

Традиционные показатели общей численности и биомассы не отражают реального угнетения сообщества: на обеих исследованных акваториях они не демонстрировали значимой корреляции с концентрацией взвешенных веществ ($p > 0,05$), тогда как метод прижизненного окрашивания выявил скрытый стресс в виде роста показателей смертности.

Выявлено, что повышение мутности воды при дноуглубительных и берегоукрепительных работах, 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.

Таким образом, включение показателя смертности зоопланктона, определяемого методом прижизненного окрашивания, в программы экологического мониторинга позволит точнее оценивать скрытые последствия дноуглубительных, берегоукрепительных и иных работ, сопровождающихся изменением концентрации взвешенных веществ в воде.

5.5. Воздействие загрязненных сточных вод на показатели смертности зоопланктона

При поступлении в водоемы промышленных и бытовых сточных вод в зонах сброса наблюдаются закономерные изменения зоопланктонных сообществ. Так, многолетние исследования показывают, что длительное загрязнение стоками горнорудного производства, целлюлозно-бумажных комбинатов и коммунально-бытовыми водами приводит к упрощению структуры сообществ и снижению их устойчивости (Моисеенко и др., 2002; Моисеенко, Денисов, 2019). В наиболее загрязненных акваториях происходит сокращение видового состава, снижение численности и биомассы зоопланктона, а также трансформация таксономической структуры с преобладанием эврибионтных видов-индикаторов загрязнения – коловраток (*Rotifera*) (Моисеенко и др., 2009; Вандыш и др., 2014). Увеличение техногенной нагрузки на водоем неизбежно приводит к снижению видового разнообразия и уменьшению сложности структурной организации сообществ (Крылов, 2005). Чувствительные к ухудшению экологических условий виды (в первую очередь представители *Calanoida*, а также крупные *Cladocera*) исчезают из состава планктона, а их место занимают эврибионтные формы с простыми жизненными циклами и высокой скоростью размножения (Андроникова, 1996; Вандыш и др., 2012).

Важно отметить, что характер ответной реакции зоопланктонного сообщества на воздействие сточных вод не всегда однозначен. В ряде случаев, особенно при поступлении биогенных элементов и органических веществ с хозяйственно-бытовыми стоками, наблюдается стимулирующий эффект – увеличение численности и биомассы зоопланктона ниже сбросов, обусловленное эвтрофированием вод (Вандыш и др., 2015; Kondratieva et al., 2025). Содержание больших количеств биогенных элементов и органических веществ в воде может стимулировать развитие зоопланктона, маскируя токсическое действие загрязнителей (Крылов, 2005). При этом структурная перестройка сообщества (изменение соотношения таксономических групп, индексов разнообразия) нередко выявляет токсический эффект даже в тех случаях, когда общие

количественные показатели остаются на фоновом уровне или возрастают (Филенко и др., 2014; Вандыш и др., 2015). В связи с этим особый интерес представляет прямое определение смертности (доли мертвых особей) зоопланктона в зонах сброса сточных вод. В ряде работ убедительно показано, что этот показатель является чувствительным индикатором качества воды и позволяет выявлять зоны острого загрязнения. Так, в водоемах г. Калининграда прослежена четкая зависимость доли мертвых особей от содержания органических веществ (по БПК₅) и уровня антропогенной нагрузки: в наиболее загрязненных прудах она достигала 5,0-16,2 %, тогда как в водоемах, расположенных на окраинах города, не превышала 2,3 % (Семенова и др., 2016).

В прибрежной акватории Черного моря в районах, подверженных сбросу хозяйственно-бытовых вод, количество мертвых особей было в 1,5-2 раза выше, чем в условно чистых акваториях (Дубовская, 2009). Вместе с тем для Севастопольской бухты получены и противоположные данные: в интенсивно загрязнённых водах бухты доля живых *Copepoda* оказалась несколько выше, чем в более чистых открытых прибрежных водах, хотя различия были статистически недостоверными (Литвинюк и др., 2011). Последующие экспериментальные исследования показали, что такая закономерность не обязательно свидетельствует о более низкой смертности зоопланктона в загрязнённых водах и может быть обусловлена более высокой скоростью бактериального разложения погибших организмов, приводящей к сокращению количества сохраняющихся в воде трупов (Литвинюк, 2015). В эстуарии Bahía Blanca (Аргентина) в зоне сброса сточных вод зафиксирована максимальная смертность копепод (до 78 %) (Berasategui et al., 2024). Экспериментальные данные на морском зоопланктоне также подтверждают токсический эффект промышленных сточных вод (от судовых газоочистных систем): уже 1,5 %-ная концентрация промывной воды вызывает резкое снижение выживаемости и репродуктивного потенциала копепод, что согласуется с общей закономерностью о высокой чувствительности зоопланктона к загрязнению (Jönander et al., 2023). Как показано в исследованиях на оз. Имандра, максимальные значения численности и биомассы зоопланктона нередко

регистрируются именно в зонах сброса за счет эвтрофирующего эффекта, однако таксономическая структура сообщества при этом существенно трансформируется (Моисеенко и др., 2002; Вандыш и др., 2012).

Таким образом, анализ литературных данных свидетельствует о разнонаправленной динамике показателей численности и биомассы зоопланктона в районах ниже сброса сточных вод при изменении структуры сообществ зоопланктона. При этом наибольший интерес представляет определение показателей не связанной с хищничеством смертности зоопланктона под влиянием загрязненных сточных вод.

Материалом для работы послужили результаты натурных исследований 2024-2025 годов, охватывающих акватории, подверженные техногенной нагрузке: речной участок Чебоксарского водохранилища в районе действия Нижегородской станции аэрации (рисунок 5.5.1) и р. Сундовик в зоне сброса сточных вод Муниципальное унитарное предприятие «Биологические очистные сооружения» г. Лысково (рисунок 5.5.2).



Рисунок 5.5.1. Расположение станций отбора проб зоопланктона в зоне воздействия Нижегородской станции аэрации в 2024-2025 гг.: станция 1 – 100 м выше сброса, станция 2 – 100 м ниже сброса, 3 – 500 м ниже сброса.



Рисунок 5.5.2. Расположение станций отбора проб зоопланктона в зоне воздействия МУП «Биологические очистные сооружения» в 2024-2025 гг.: станция 1 – 150 м выше БОС, станция 2 – 150 м ниже БОС, 3 – 500 м ниже БОС, станция 4 – 1000 м ниже БОС.

Речная часть Чебоксарского водохранилища

В ходе анализа проб зоопланктона, собранных в 2024-2025 гг. в районе Нижегородской станции аэрации, было определено 49 видов, относящихся к трём систематическим группам: коловратки (Rotifera) – 28 видов, ветвистоусые ракообразные (Cladocera) – 16 видов, веслоногие ракообразные (Copepoda) – 5 видов.

В ходе выполнения работы на акватории речной части Чебоксарского водохранилища вблизи Нижегородской станции аэрации наряду с количественным учетом зоопланктона была использована прямая оценка смертности организмов методом прижизненного окрашивания. Полученные данные по общей численности, биомассе и смертности зоопланктона на станциях выше и ниже сброса за 2024-2025 гг. представлены в таблице 5.5.1.

Таблица 5.5.1

Общая численность (тыс.экз/м³), общая биомасса (г/м³) и показатели смертности (%) зоопланктона на акватории среднего речного участка Чебоксарского водохранилища вблизи Нижегородской станции аэрации в 2024-2025 гг.

Показатель		Численность	Биомасса	Численность мертвых особей	Биомасса мертвых особей	Доля мертвых особей от общей численности	Доля мертвых особей от общей биомассы
Выше сброса сточных вод (100 м)	2024	82,7± 3,4	4,453± 0,229	1,1± 0,1	0,095± 0,005	1,4± 0,1	2,1± 0,1
	2025	98,6± 4,0	6,322± 0,253	2,0± 0,1	0,132± 0,007	2,1± 0,1	2,4± 0,3
Ниже сброса сточных вод (100 м)	2024	62,4± 2,6	3,158± 0,171	4,0± 0,2	0,582± 0,035	8,2± 0,4	18,4± 2,9
	2025	98,9± 3,8	5,535± 0,272	6,3± 0,3	0,828± 0,044	6,4± 0,3	19,0± 3,5
Ниже сброса сточных вод (500 м)	2024	49,8± 2,0	3,030± 0,130	7,5± 0,4	0,220± 0,010	12,9± 0,6	7,2± 1,8
	2025	67,6± 2,5	4,363± 0,211	12,7± 0,6	0,468± 0,019	18,9± 0,9	7,4± 2,6

Анализ общей численности, биомассы и показателей смертности зоопланктонного сообщества на речном участке Чебоксарского водохранилища в районе воздействия Нижегородской станции аэрации выявил выраженную пространственную неоднородность исследуемых параметров, а также межгодовые различия в характере отклика сообщества на техногенную нагрузку (таблица 5.5.1).

На фоновом участке (станция 1), расположенном в 100 м выше по течению от места сброса сточных вод, зарегистрированы наиболее стабильные показатели (таблица 5.5.1). В 2024 г. значения численности и биомассы здесь составили 82,7 тыс. экз./м³ и 4,45 г/м³ соответственно, а доля мертвых особей не превышала 2,1 % (по биомассе), что соответствует естественному уровню отмирания в

условиях отсутствия прямого загрязнения. В 2025 г. отмечен рост численности и биомассы, однако показатели смертности оставались в пределах фоновых значений (2,4 % по биомассе), что связано с естественными сезонными колебаниями.

На станции 2 (100 м ниже сброса) выявлены наиболее существенные изменения исследованных показателей (таблица 5.5.1). В 2024 г. здесь отмечено снижение численности и биомассы по сравнению с фоном при одновременном росте смертности: доля мертвых особей от общей биомассы достигла 18,4 %, что является максимальным значением на исследованной акватории в этот год. В 2025 г. численность практически восстановилась до фонового уровня, однако биомасса оставалась заметно ниже фоновой, а доля мертвых особей от общей биомассы сохранилась на высоком уровне (19,0 %). Это указывает на то, что вблизи сброса в оба года исследования основное угнетение испытывали крупные ветвистоусые и веслоногие ракообразные, которые дают основной вклад в общую биомассу, тогда как более мелкие формы, в том числе коловратки, сохраняли относительную жизнеспособность.

При удалении от источника загрязнения на 500 м ниже по течению характер распределения показателей существенно изменился (таблица 5.5.1). В оба года исследования здесь зафиксированы минимальные значения численности, тогда как доля мертвых особей от общей численности была максимальной (до 18,9 % в 2025 г.). При этом доля мертвых особей от общей биомассы оставалась низкой (7,2-7,4 %). Такое расхождение указывает на то, что на данном расстоянии массовую гибель испытывают преимущественно мелкие формы (коловратки), тогда как крупные ракообразные не испытывают столь сильного угнетения.

Таким образом, на акватории Чебоксарского водохранилища в зоне влияния Нижегородской станции аэрации прослеживается четкая пространственная дифференциация ответных реакций зоопланктонного сообщества. Наиболее сильное угнетение крупных ракообразных (Cladocera и Copropoda), дающих основной вклад в биомассу, зафиксировано непосредственно в зоне сброса (100 м ниже выпуска). Коловратки (Rotifera), напротив, проявляли относительную

устойчивость вблизи источника загрязнения, но демонстрировали максимальную смертность (рассчитанную по численности) на удалении 500 м ниже сброса, что, вероятно, связано с накоплением токсических эффектов по мере трансформации загрязняющих веществ в водном потоке. Таким образом, воздействие сточных вод носило избирательный характер в отношении разных таксономических групп: крупные ракообразные гибнут в зоне непосредственного влияния сточных вод, тогда как коловратки дают отсроченную ответную реакцию на большем расстоянии от источника загрязнения. Выявленная избирательность угнетения крупных и мелких форм зоопланктона на разном удалении от сброса позволяет предположить, что и внутри каждой таксономической группы вклад отдельных видов в наблюдаемую картину смертности неравнозначен. Наиболее выраженная видовая реакция отмечена у крупных ракообразных: *Daphnia cucullata* и *Bythotrephes crassicaudus* (в зоне сброса). На удалении 500 м от сброса сточных вод наиболее уязвимыми видами коловраток были: *Brachionus calyciflorus*, *B. angularis*, *Conochilus unicornis* и *Euchlanis dilatata*.

Для проверки устойчивости закономерностей распределения видовой структуры зоопланктона ниже Нижегородской станции аэрации был выполнен многомерный статистический анализ. Методом анализа избыточности (RDA) построена ординационная модель, в которую были включены матрицы обилия зоопланктона за 2024-2025 гг. и комплекс абиотических факторов, измеренных на станциях отбора проб зоопланктона: водородный показатель, концентрация растворённого кислорода, удельная электропроводность, прозрачность по диску Секки, скорость течения, температура воды, содержание хлорида натрия и цветность по шкале КФК.

Предварительная оценка значимости отдельных факторов показала, что статистически значимое влияние на структуру сообществ ($p < 0,05$) оказывали шесть из них: водородный показатель, концентрация растворённого кислорода, прозрачность по диску Секки, скорость течения, цветность и содержание хлорида натрия (таблица 5.5.2). Все переменные были предварительно стандартизированы,

а статистическая значимость факторов оценена с помощью псевдо-F-критерия и скорректированного коэффициента детерминации (Adj. R²).

Таблица 5.5.2

Результаты анализа избыточности (RDA) влияния абиотических факторов на структуру сообществ зоопланктона на акватории среднего речного участка Чебоксарского водохранилища вблизи Нижегородской станции аэрации

Фактор среды	Adjusted R ²	pseudo-F	P
Температура воды (WT)	0,005	0,902	0,439
Водородный показатель (pH)	0,122	3,368	0,022*
Электропроводность (EC)	0,007	1,121	0,333
Содержание растворенного кислорода (DO)	0,177	4,660	0,011*
Скорость течения (WS)	0,131	3,569	0,037*
Прозрачность воды (SD)	0,118	3,279	0,030*
Хлорид натрия (NaCl)	0,198	5,207	0,010**
Цветность (CF)	0,507	18,493	0,001***

Примечание: Adjusted R² – скорректированная доля изменчивости, которая объясняет каждый фактор; pseudo-F – тестовая статистика перестановочного теста; P – вероятность случайного влияния фактора. Факторы, оказывающие статистически значимое влияние, в таблице отмечены «*».

Согласно полученным результатам, совокупная модель оказалась высокосignимой ($p = 0,001$) и объяснила 97,51 % (рисунок 5.5.3) общей дисперсии структуры сообществ (скорректированный R²). Это свидетельствует о том, что анализируемый набор абиотических факторов практически полностью детерминирует наблюдаемые изменения в видовой структуре зоопланктона, оставляя лишь 2,5 % неучтённой вариации.

На ординационной диаграмме (рисунок 5.5.3) представлены результаты анализа избыточности (RDA), визуализирующие взаимосвязь между структурой зоопланктонных сообществ на станциях отбора проб и комплексом абиотических факторов среды в зоне влияния Нижегородской станции аэрации. На диаграмме наблюдается чёткое разделение станций на три обособленных кластера, соответствующих трём точкам отбора (выше сброса, 100 м ниже и 500 м ниже

сброса). Это свидетельствует о наличии комплекса доминирующих экологических факторов, за счет которых происходит основная перестройка сообщества.

Первая ось (RDA 1) вносит наибольший вклад в дифференциацию кластеров, аккумулируя 59,3 % общей объяснённой дисперсии, тогда как вторая ось (RDA 2) объясняет 27,1 % вариабельности. Полученное распределение указывает на то, что пространственная неоднородность зоопланктонных сообществ в зоне влияния станции аэрации формируется под действием не одного, а целого комплекса взаимосвязанных абиотических факторов.

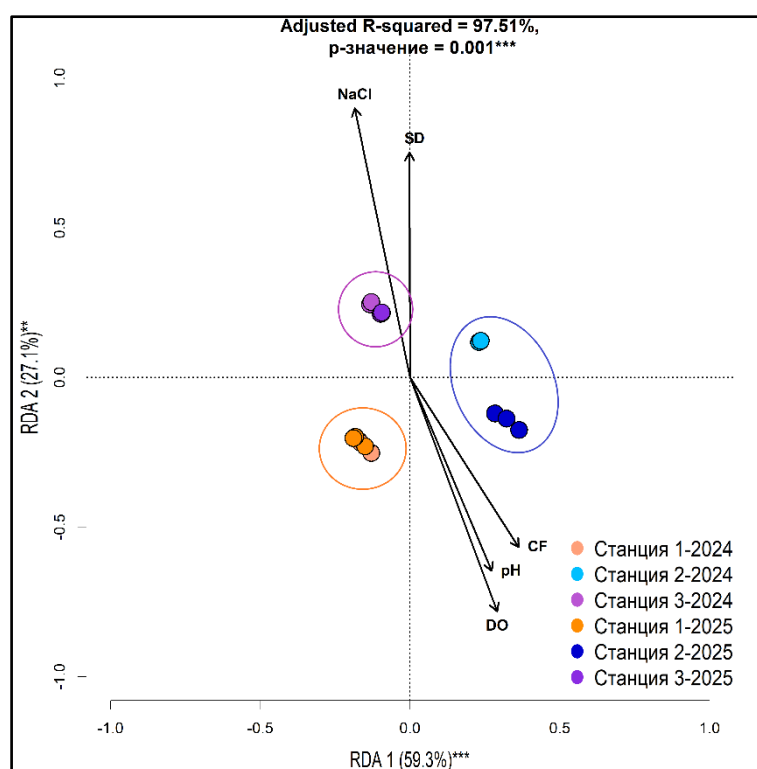


Рисунок 5.5.3. Ординационная диаграмма станций отбора проб зоопланктона (рассчитанная по численности) на акватории речной части Чебоксарского водохранилища в зоне влияния Нижегородской станции аэрации и их связь с факторами среды (DO – содержание растворенного кислорода; pH – водородный показатель; CF – цветность; SD – прозрачность; NaCl – содержание хлорида натрия) (2024-2025 гг.).

Анализ взаимного расположения факторов среды и кластеров станций позволяет выделить два комплекса абиотических предикторов, определяющих

пространственную дифференциацию сообществ. Первый комплекс объединяет такие факторы, как цветность (CF), водородный показатель (pH) и содержание растворённого кислорода (DO). Векторы данных факторов сгруппированы в нижней правой части ординационной диаграммы и ориентированы преимущественно в сторону отрицательных значений оси RDA 2, формируя градиент органической нагрузки и кислородно-щелочных условий. Вторым комплексом представлен хлорид натрия (NaCl) и прозрачностью воды (SD), векторы которых расположены в верхней части диаграммы и ориентированы преимущественно вдоль положительных значений оси RDA 2.

Характер распределения станций отбора проб относительно выделенных комплексов факторов позволяет проследить четкую закономерность. Станция 1, расположенная выше сброса сточных вод, занимает обособленное положение в левом нижнем секторе диаграммы, существенно удалённое от векторов обоих комплексов. Это подтверждает, что на фоновом участке, не испытывающем прямого влияния сточных вод, структура зоопланктонного сообщества формируется преимущественно под действием естественных абиотических факторов, не связанных с антропогенной нагрузкой. В непосредственной близости от сброса (станция 2, 100 м ниже) наблюдается резкое смещение кластера в правый сектор, в сторону первого комплекса факторов (CF, pH, DO); при этом наибольшее отклонение фиксируется в направлении вектора цветности (CF) ($\text{Adj. } R^2 = 0,507$), что свидетельствует о доминирующем вкладе органического загрязнения в зоне прямого влияния сточных вод. При удалении на 500 м от сброса (станция 3) кластер расположен в верхнем секторе диаграммы, по направлению увеличения влияния фактора NaCl ($\text{Adj. } R^2 = 0,198$). Данная конфигурация указывает на то, что на этом участке ведущую роль начинает играть хлоридное засоление, тогда как влияние органической нагрузки (CF, pH, DO) ослабевает, что, вероятно, связано с процессами трансформации и разбавления загрязняющих веществ в водном потоке.

Выявленная роль комплекса гидрохимических показателей, определяющих перестройку зоопланктонного сообщества, подтверждается данными других

исследователей. В работах на озере Имандра показано, что увеличение антропогенной нагрузки приводит к сокращению видового состава и преобладанию эврибионтных коловраток (Моисеенко и др., 2002; Моисеенко и др., 2009). В свою очередь, исследования на малых реках демонстрируют, что трансформация сообществ зоопланктона определяется именно комплексным воздействием абиотических факторов, а не действием какого-либо одного из них (Крылов, 2005). Полученные нами результаты (97,51 % объясненной дисперсии) подтверждают, что анализируемый набор факторов практически полностью детерминирует наблюдаемые изменения в зоопланктонном сообществе, что также согласуется с исследованиями на речной части Чебоксарского водохранилища (Шурганова и др., 2015, 2016; Кудрин и др., 2016).

Река Сундовик

В ходе анализа проб зоопланктона, собранных в 2024-2025 гг. в зоне воздействия биологических очистных сооружений, было определено 32 вида зоопланктона, относящихся к трём систематическим группам: коловратки (Rotifera) – 18 видов, ветвистоусые ракообразные (Cladocera) – 10 видов, веслоногие ракообразные (Copepoda) – 4 вида.

Наряду со стандартным учетом численности и биомассы зоопланктона в зоне воздействия МУП «Биологические очистные сооружения» (БОС) г. Лысково, была применена прямая оценка смертности методом прижизненного окрашивания. Это позволило получить сопоставимые количественные характеристики состояния зоопланктона для р. Сундовик на станциях выше и ниже сброса сточных вод.

Оценка общей численности, биомассы и смертности зоопланктона выявила выраженную пространственную неоднородность в зоне воздействия БОС г. Лысково (таблица 5.5.3). На фоновой станции (выше сброса, 150 м) отмечены относительно стабильные показатели, а доля мертвых особей здесь не превышала фоновых значений (менее 3 % по численности и 4 % по биомассе).

Таблица 5.5.3

Общая численность (тыс.экз/м³), общая биомасса (г/м³) и показатели смертности (%) зоопланктона р. Сундовик в 2024-2025 гг.

Показатель		Численность	Биомасса	Численность мертвых особей	Биомасса мертвых особей	Доля мертвых особей от общей численности	Доля мертвых особей от общей биомассы
Выше БОС (150 м)	2024	16,1±0,8	0,936±0,055	0,4±0,1	0,022±0,001	2,4±0,1	2,4±0,1
	2025	23,9±1,1	2,050±0,102	0,6±0,1	0,082±0,005	2,6±0,1	4,0±0,3
Ниже БОС (150 м)	2024	20,8±2,9	0,622±0,063	7,6±0,9	0,320±0,028	36,6±4,1	51,4±4,4
	2025	19,8±2,2	1,120±0,076	7,9±0,7	0,706±0,044	40,0±3,3	63,0±3,9
Ниже БОС (500 м)	2024	0,9±0,1	0,066±0,005	0,1±0,1	0,001±0,001	0,9±0,1	1,1±0,1
	2025	2,3±0,1	0,418±0,031	0,2±0,1	0,093±0,008	11,0±0,5	22,3±2,0
Ниже БОС (1000 м)	2024	9,5±0,5	0,559±0,032	0,2±0,1	0,014±0,001	2,4±0,1	2,4±0,1
	2025	14,6±0,7	1,249±0,061	0,3±0,1	0,034±0,002	2,4±0,1	2,7±0,1

На станции 2 (150 м ниже сброса) при сопоставимых с фоном значениях общей численности доля мертвых особей, рассчитанная по численности, возрастала до 36,6-40,0 % и до 51,4-63,0 %, рассчитанная по биомассе. На этой станции были обнаружены виды, представленные исключительно мертвыми особями: *Euchlanis dilatata*, *Filinia longiseta*, виды родов *Bosmina*, *Ceriodaphnia*, *Chydorus*, *Daphnia*, *Diaphanosoma*, а также копепоидитные и науплиальные стадии веслоногих ракообразных. Зафиксированные в зоне сброса высокие значения доли мертвых особей свидетельствуют о выраженном неблагоприятном воздействии на зоопланктонное сообщество. Полученные значения значительно превышают характерный для относительно благополучных условий уровень смертности (около 5-6 % от общей численности), отмечаемый для зоопланктонных сообществ

при отсутствии выраженного стрессового воздействия (Семенова, 2010; Толмеев и др., 2025). При интерпретации данных важно учитывать, что высокая смертность зоопланктона может быть обусловлена не только прямым токсическим действием загрязнителей, но и косвенными последствиями эвтрофирования. Массовое развитие и последующее отмирание фитопланктона сопровождаются активизацией бактериальной деструкции органического вещества, что приводит к снижению содержания растворенного кислорода и в отдельных случаях формированию анаэробных условий, способных вызывать дополнительную гибель гидробионтов (Дмитриева и др., 2023). Однако резкий рост доли мертвых особей непосредственно в зоне сброса при одновременном снижении общей численности зоопланктона указывает на выраженное неблагоприятное воздействие сточных вод и позволяет предполагать преобладание прямого токсического эффекта.

По мере удаления от сброса до 500 м наблюдалось резкое падение общей численности (до 0,9-2,3 тыс. экз./м³) и биомассы (до 0,066-0,418 г/м³), что свидетельствует о глубокой деградации сообщества. При этом на станции 500 м в 2025 году доля мертвых особей, рассчитанная по численности, снизилась до 11,0 %, рассчитанная по биомассе – до 22,3 %.

На удалении 1000 м ниже сброса показатели частично восстанавливались: численность достигла 14,6 тыс. экз./м³, биомасса – 1,249 г/м³, а доля мертвых особей снизилась до фоновых значений (2,4 % по численности и 2,7 % по биомассе). Восстановление происходило за счет поступления зоопланктона из акватории Чебоксарского водохранилища, воды которого оказывают разбавляющее и стабилизирующее влияние на сообщество в нижнем устьевом участке р. Сундовик.

Выявленная пространственная динамика гибели зоопланктона с максимумом в зоне сброса сточных вод согласуется с литературными данными, согласно которым наиболее сильное угнетение испытывают крупные ракообразные (Cladocera и Copropoda), что подтверждает их меньшую устойчивость к загрязнению по сравнению с коловратками (Rotifera), которые

более толерантны и способны быстро восстанавливать численность за счет высокой скорости размножения (Андроникова, 1996; Вандыш и др., 2012).

Дифференциация ответных реакций, при которой на станции, расположенной на 500 м ниже сброса сточных вод, наблюдается пик смертности, рассчитанной по численности при снижении смертности по биомассе, ранее отмечалась в ряде исследований (Дубовская, 2008; Tang et al., 2014). Это подтверждает различные механизмы воздействия загрязненных сточных вод на разные таксономические группы: крупные ракообразные гибнут в зоне непосредственного воздействия сточных вод, тогда как коловратки дают ответную реакцию на более удаленном участке, что связано с накоплением токсических эффектов при эвтрофировании (Kondratieva et al., 2025).

Для проверки устойчивости обнаруженных закономерностей был выполнен многомерный статистический анализ. С помощью метода анализа избыточности (RDA) построена ординационная модель, объединяющая матрицы обилия зоопланктона за 2024-2025 гг. и основные абиотические параметры (температура, электропроводность, pH, содержание растворённого кислорода, скорость течения, прозрачность воды, химическая и биологическая потребность в кислороде, взвешенные вещества, ион аммония, нитрат, фосфат, сульфат, хлорид, нитрит, углеводороды, хлорид натрия, мутность, цветность).

Предварительная оценка значимости отдельных факторов показала, что статистически значимое влияние на структуру сообществ ($p < 0,05$) оказывали шесть из них: водородный показатель (pH), содержание растворённого кислорода (DO), химическое потребление кислорода (COD), биологическое потребление кислорода (BOD), содержание взвешенных веществ (SS) и концентрация ионов аммония (NH_4) (таблица 5.5.4).

Таблица 5.5.4

Результаты анализа избыточности (RDA) влияния абиотических факторов
на структуру сообществ зоопланктона на акватории р. Сундовик
в зоне влияния биологических очистных сооружений

Фактор среды	Adjusted R ²	pseudo-F	P
Температура воды (WT)	0,031	0,859	0,640
Водородный показатель (pH)	0,429	6,276	0,012*
Электропроводность (EC)	-0,090	0,425	0,730
Содержание растворенного кислорода (DO)	0,259	3,452	0,050*
Скорость течения (WS)	0,001	1,001	0,427
Прозрачность воды (SD)	0,170	2,434	0,123
Химическое потребление кислорода (COD)	0,587	10,945	0,001***
Биологическое потребление кислорода (BOD)	0,584	10,824	0,001***
Взвешенные вещества (SS)	0,551	9,595	0,001***
Ион аммония (NH₄)	0,579	10,622	0,001***
Нитрат (NO ₃)	0,001	1,007	0,411
Фосфат (PO ₄)	-0,034	0,767	0,602
Сульфат (SO ₄)	0,022	1,154	0,344
Хлорид (Cl)	0,021	1,153	0,382
Нитрит (NO ₂)	0,008	1,058	0,347
Углеводы (TPH)	-0,038	0,746	0,582
Хлорид натрия (NaCl)	-0,067	0,561	0,695
Мутность (TBD)	-0,049	0,673	0,514
Цветность (CF)	0,021	1,150	0,295

Примечание: Adjusted R² – скорректированная доля изменчивости, которая объясняет каждый фактор; pseudo-F – тестовая статистика перестановочного теста; P – вероятность случайного влияния фактора. Факторы, оказывающие статистически значимое влияние, в таблице отмечены «*».

Результаты анализа избыточности (RDA) представлены на рисунке 5.5.4. Модель является статистически значимой ($p < 0,01$) и объясняет 89,74 % общей дисперсии сообщества зоопланктона (RDA1 – 62,5 %, RDA2 – 17,1 %).

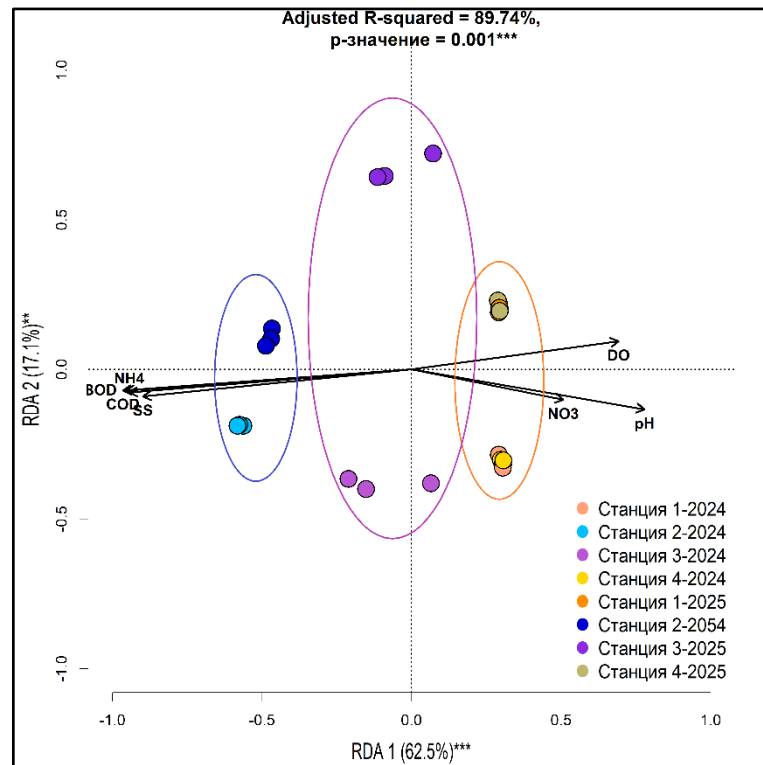


Рисунок 5.5.4. Ординационная диаграмма станций отбора проб зоопланктона (рассчитанная по численности) на акватории р. Сундовик в зоне влияния биологических очистных сооружений и их связь с факторами среды (DO – Содержание растворенного кислорода; pH – водородный показатель; COD – химическое потребление кислорода; BOD – биологическое потребление кислорода; SS – взвешенные вещества; NH₄ – ион аммония; NO₃ – нитрат) (2024-2025 гг.).

Анализ результатов исследования, визуализация которых представлена на рисунке 5.5.4, показывает чёткое разделение станций по градиенту воздействия биологических очистных сооружений. Пробы выше (станция 1) и ниже сброса сточных вод на 1000 м (станция 4) формируют обособленный кластер условно чистых условий, в сторону которого направлен вектор pH, DO и NO₃. Станция 2 (150 м ниже сброса) максимально отклонена от фона в сторону векторов COD, BOD, SS и NH₄, что соответствует зоне наиболее выраженного органического загрязнения и максимальной доле мёртвых особей (до 63 % по биомассе). Станция 3 (500 м ниже сброса) занимает промежуточное положение ближе к центру, отражая переходную зону с наименьшими значениями численности и

биомассы. Межгодовые различия (2024-2025 гг.) проявляются в смещении проб 2025 г. вверх по оси RDA2 (в сторону DO), однако общая дифференциация станций по градиенту загрязнения (RDA1) сохраняется ($p < 0,01$, $\text{Adj. } R^2 = 89,74 \%$).

Результаты RDA-анализа показывают, что структура сообщества зоопланктона в р. Сундовик практически полностью (89,74 %) детерминирована комплексом абиотических факторов, связанных с поступлением сточных вод. Ведущая роль органического загрязнения (ХПК, БПК₅, взвешенные вещества, ион аммония) и сопутствующего снижения кислорода согласуется с данными исследований на водоемах, испытывающих влияние сточных вод (Моисеенко и др., 2002; Вандыш и др., 2014). Высокий вклад БПК₅ и иона аммония подтверждает, что эти показатели являются одними из наиболее информативных показателей органического загрязнения при оценке антропогенной нагрузки на малые реки (Крылов, 2005).

Заключение по разделу 5.5.

На фоновых станциях, не испытывающих прямого влияния сточных вод, доля мёртвых особей зоопланктона стабильно низка, соответствует естественному уровню смертности и служит надёжным контрольным критерием для выявления антропогенного стресса.

Реакция сообщества на загрязнение избирательна: крупные ракообразные (Cladocera и Copepoda) наиболее уязвимы в зоне непосредственного влияния сточных вод, коловратки (Rotifera), напротив, устойчивы вблизи источника загрязнения, но демонстрируют повышенную смертность на удалении от него.

Доля мёртвых особей зоопланктона, определяемая методом прижизненного окрашивания, является информативным и чувствительным критерием ранней диагностики токсического загрязнения, позволяющим выявлять экологическое неблагополучие на стадии, когда традиционные количественные характеристики сообщества не показательны. Метод прижизненного окрашивания зоопланктона

может быть рекомендован для включения в программы биомониторинга водных экосистем.

Третье положение, выносимое на защиту: *показатели смертности зоопланктона, определяемые методом прижизненного окрашивания, позволяют демонстрировать избирательную уязвимость отдельных таксономических групп зоопланктоценоза, недостижимую традиционными методами анализа численности и биомассы, поэтому являются более адекватным биоиндикатором воздействия повышенной мутности воды при дноуглубительных и берегоукрепительных работах, а также при воздействии загрязненных сточных вод.*

Заключение по главе 5.

Каждый из рассмотренных в работе антропогенных факторов (гидравлическое воздействие Нижегородской ГЭС, повышенная скорость течения в нижнем бьефе, повышенная мутность воды при дноуглубительных и берегоукрепительных работах и загрязнение сточными водами) вызывают избирательное повышение показателей смертности определённых таксономических групп и видов зоопланктона.

При гидравлическом воздействии ГЭС в условиях транзита через гидроагрегаты и влияния повышенных скоростей течения наибольшая доля погибших особей отмечена среди крупных ветвистоусых ракообразных *Daphnia galeata*, *Bosmina longirostris* и *Leptodora kindtii*. Таким образом, при механическом и гидродинамическом воздействии наиболее уязвимыми являются ветвистоусые ракообразные, а ведущую позицию занимает *D. galeata*.

Реакция на повышенную мутность зависит от типа и длительности воздействия. В зоне дноуглубительных работ на Чебоксарском водохранилище максимальная смертность отмечена у ветвистоусых ракообразных: *D. galeata*, *D. cucullata*, *Diaphanosoma brachyurum* и *Chydorus sphaericus*. При длительном сезонном повышении мутности в ходе берегоукрепительных работ на устьевом участке р. Оки наиболее уязвимыми оказались преимущественно коловратки

Brachionus calyciflorus, *B. angularis*, *Conochilus unicornis* и *Euchlanis dilatata*, а среди ракообразных – *Bosmina coregoni*. Избирательная гибель коловраток затрагивает преимущественно виды-вертикаторы, что подтверждает решающую роль способа питания организмов зоопланктона.

При загрязнении сточными водами перечень уязвимых видов меняется по мере удаления от источника. В зоне непосредственного сброса Нижегородской станции аэрации на речном участке Чебоксарского водохранилища максимальные значения смертности отмечены у *Daphnia cucullata*, *Diaphanosoma orghidani* и *Brachionus calyciflorus*. На удалении 500 м ниже источника загрязнения к наиболее уязвимым относятся преимущественно коловратки (*B. calyciflorus*, *B. angularis*, *Conochilus unicornis*, *Euchlanis dilatata*), а также *Chydorus sphaericus* и *D. cucullata*. В р. Сундовик в зоне сброса очистных сооружений г. Лысково наибольшая смертность выявлена у следующих видов: коловраток *Euchlanis dilatata* и *Filinia longiseta* и ветвистоусых ракообразных *Bosmina coregoni*, *B. longirostris*, *Ceriodaphnia pulchella*, *Chydorus sphaericus*, *Daphnia cucullata* и *Diaphanosoma brachyurum*.

Таким образом, степень уязвимости зоопланктеров закономерно связана с размерами тела и способом питания. Крупные ракообразные-фильтраторы, и в первую очередь виды рода *Daphnia*, оказываются наиболее уязвимы к большинству рассмотренных факторов. При гидравлическом воздействии, повышенной скорости течения и дноуглублении наибольшую долю погибших особей демонстрирует *D. galeata*, а при дноуглублении и загрязнении сточными водами – *D. cucullata*. Это закономерно объясняется сочетанием относительно крупных размеров тела, строения карапакса и облигатно фильтрационного типа питания, который делает эти виды чувствительными как к механическому травмированию, так и к засорению фильтрующего аппарата взвешенными частицами.

Коловратки (Rotifera) устойчивы благодаря малым размерам тела, эластичным покровам и высокой скорости размножения к кратковременному гидравлическому воздействию при прохождении через турбины ГЭС и

повышенным скоростям течения. При этом коловратки оказываются уязвимыми к хроническому или отсроченному действию стрессовых факторов, таких как повышенная мутность, влияние загрязнённых сточных вод. Повышенная доля погибших особей среди них фиксируется при удалении от источника острого воздействия (сточных вод), при действии умеренной мутности (*Synchaeta pectinata*, *Euchlanis dilatata*) и в участках водотока при проведении берегоукрепительных работ (*Brachionus calyciflorus*, *B. angularis*, *Filinia longiseta* и др.).

Представленное обобщение подтверждает видоспецифический характер воздействия антропогенных факторов на зоопланктоценозы и свидетельствует о ведущей роли размеров тела и способа питания в определении устойчивости отдельных таксонов и видов зоопланктона к антропогенному воздействию.

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 её 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 мёртвых 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 съёмках ошибочно учитываются как живые.

5. Установлено, что показатели смертности зоопланктона возрастали при увеличении скорости течения: при низких скоростях (0,2 м/с) доля мёртвых 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 загрязнённых сточных вод вызывают 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 ЛИТЕРАТУРЫ

1. Авакян, А.Б. Водохранилища / А.Б. Авакян, В.П. Салтанкин, В.А. Шарапов // М.: Мысль. – 1987. – 325 с.
2. Алимов, А.Ф. Элементы теории функционирования водных экосистем / А.Ф. Алимов // СПб.: Наука. – 2000. – 147 с.
3. Алисов, Б.П. Климат СССР / Б.П. Алисов // М.: Наука. – 1956. – 128 с.
4. 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.
5. Андроникова, И.Н. Структурно-функциональная организация зоопланктона озерных экосистем разных трофических типов / И.Н. Андроникова // СПб.: Наука. – 1996. – 189 с.
6. Ахметшин, И.Ф. Обоснование экологически безопасных режимов эксплуатации турбин ГЭС: автореф. дис. ... канд. техн. наук: 03.00.16 / Ахметшин Игорь Флоридович. – Братск, 2006. – 20 с.
7. 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.
8. Буторин, Н.В. Гидробиологические процессы и динамика водных масс в водохранилищах Волжского каскада / Н.В. Буторин // Л.: Наука. – 1969. – 322 с.
9. Быкова, С.В. Влияние гидрологических условий разных участков крупного равнинного водохранилища на структуру планктона и сестона в целом / С.В. Быкова, М.В. Уманская, Н.Г. Тарасова, О.В. Мухортова, М.Ю. Горбунов, Е.С. Краснова // Водные ресурсы. – 2024. – Т. 51. – № 1. – С. 72-84.
10. Вандыш, О.И. Особенности ответных реакций зоопланктонного сообщества на воздействие сточных вод предприятий горнопромышленного комплекса и подогретых вод атомных электростанций (на примере субарктического озера

Имандра) / О.И. Вандыш // Труды Кольского научного центра РАН. Прикладная экология Севера. – 2012. – Вып. 2. – С. 6-21.

11. Вандыш, О.И. Долговременные изменения зоопланктонных сообществ озера Имандра в условиях разноуровневого загрязнения стоками горнорудного производства / О.И. Вандыш, Н.А. Кашулин, А.А. Черепанов // Вестник Кольского научного центра РАН. – 2014. – № 2 (17). – С. 121-129.

12. Вандыш, О.И. Влияние стоков горнорудного производства на зоопланктонное сообщество губы Белой озера Имандра / О.И. Вандыш, А.А. Черепанов, Н.А. Кашулин, Д.Б. Денисов // Труды Карельского научного центра РАН. – 2015. – № 1. – С. 48-62.

13. Васькин, С.В. Исследование качества воды в аванпорте Горьковского водохранилища и устье Р. Белая в 2024 году / С.В. Васькин, Е.Ю. Чебан // Проблемы экологии Волжского бассейна: Труды 9-й всероссийской научной конференции, Нижний Новгород, 03–04 декабря 2024 года. – Нижний Новгород: Волжский государственный университет водного транспорта. – 2024. – С. 2.

14. Вербицкий, В.Б. Теплоустойчивость *Daphnia longispina* (O.F. Muller, 1785) (Crustacea: Cladocera) и ее зависимость от температуры среды обитания / В.Б. Вербицкий, Т.И. Вербицкая // Биология внутренних вод. – 2000. – № 3. – С. 62-67.

15. Вербицкий, В.Б. Теплоустойчивость *Bosmina longirostris* O.F. Muller (Crustacea: Cladocera) и ее зависимость от температуры среды обитания / В.Б. Вербицкий, Т.И. Вербицкая // Биология внутренних вод. – 2002. – № 2. – С. 55-59.

16. Виноградова, А.Н. Исследование гидрохимических показателей рек Волга и Санахта осенью 2020 года / А.Н. Виноградова, В.С. Чупрова, А.И. Батанина // Экологические проблемы и пути их решения: естественнонаучные и социокультурные аспекты: Сборник статей по материалам VI Молодежной межрегиональной научно-практической конференции студентов, магистрантов и аспирантов, Нижний Новгород, 25 ноября 2020 года. – Мининский университет. – Нижний Новгород: федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования "Нижегородский государственный педагогический университет имени Козьмы Минина". – 2020. – С. 42-44.

17. Вострякова, Д.В. Натурные исследования характеристик руслового и ветрового течений в южной части Горьковского водохранилища / Д.В. Вострякова, И.А. Капустин, А.А. Мольков, С.А. Ермаков // Вестник Волжской государственной академии водного транспорта. – 2019. – № 61. – С. 11-18.

18. Вуглинский, В.С. Водные ресурсы и водный баланс крупных водохранилищ СССР / В.С. Вуглинский // – Л.: Гидрометеиздат. – 1991. – 223 с.

19. 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.

20. Гаврилко, Д.Е. Видовая структура сообществ зоопланктона зарослей макрофитов в трофическом градиенте в устьевых областях притоков водохранилищ Средней Волги / Д.Е. Гаврилко, В.С. Жихарев, И.А. Кудрин, М.А. Терешина, О.Н. Ерина, В.А. Бубнов, Г.В. Шурганова // 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. 119-120.

21. 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.

22. Герасимов, Ю.В. Влияние гидродинамических условий на распределение рыб в Чебоксарском водохранилище / Ю.В. Герасимов, С.А. Поддубный, М.И. Малин, А.И. Цветков // Вопросы рыболовства. – 2014. – Т. 15. – № 3. – С. 295-305.

23. Герасимов, Ю.В. Влияние высоконапорной Братской ГЭС на зоопланктон Братского водохранилища / Ю.В. Герасимов, Н.Я. Поддубная, А.Ф. Вахненко,

А.С. Семенова, С.М. Жданова, А.И. Цветков, Д.Д. Павлов, С.Э. Болотов, Э.С. Борисенко // Биология внутренних вод. – 2023. – № 4. – С. 473-490.

24. Гидроэкология устьевых областей притоков равнинного водохранилища / ред. А.В. Крылов; ИБВВ им. И. Д. Папанина РАН. – Ярославль: Филигрань, 2015. – 466 с.

25. Гиляров, А.М. Динамика численности пресноводных планктонных ракообразных / А.М. Гиляров // М.: Наука. – 1987. – 192 с.

26. Гладышев, М.И. Устройство для окрашивания организмов зоопланктона с целью дифференциации живых и мертвых особей в фиксированных пробах / М.И. Гладышев // Гидробиологический журнал. – 1993. – Т. 29. – №2. – С. 94-97.

27. Гладышев, М. И. Живой и мертвый лимнический зоопланктон в верхнем и нижнем бьефах плотины Красноярской ГЭС / М.И. Гладышев, О.П. Дубовская, О.Н. Махутова // Доклады Академии наук. – 2003. – Т. 390. – № 4. – С. 571-573.

28. Горобий, А.Н. О зоопланктоне Иваньковского водохранилища и влиянии на него сброса подогревых вод Конаковской ГРЭС / А.Н. Горобий // Биологический режим водоемов-охладителей ТЭЦ и влияние температуры на гидробионтов. – М.: Наука. – 1977. – С. 43-62.

29. Гутельмахер, Б.Л. Труды. Метаболизм планктона как единого целого: Трофометаболические взаимодействия зоо-и фитопланктона / Б.Л. Гутельмахер // Л.: Наука. – 1986. – 155 с.

30. Дзюбан, Н.А. Зоопланктон / Н.А. Дзюбан // Куйбышевское водохранилище. – Л.: Наука. – 1983. С. 119-131.

31. Дзюбан, Н.А. Формирование фауны беспозвоночных крупных водохранилищ / Н.А. Дзюбан, Ф.Л. Мордухай-Болтовской // Вопросы гидробиологии: Тезисы докладов 1 съезда ВГБО. – М.: Наука. – 1965. – С. 127-129.

32. Дзюбан, Н.А. Современное состояние зоопланктона Волги / Н.А. Дзюбан, И.К. Ривьер // Биологические продукционные процессы в бассейне Волги. – Институт биологии внутренних вод РАН. – Ленинград: Наука. – 1976. – С. 89-102.

33. Дмитриева, О.А. Структура и динамика планктонных сообществ в прибрежной зоне Куршского залива Балтийского моря в 2017-2021 гг. В период цианобактериальных “цветений” воды / О.А. Дмитриева, А.С. Семенова, Е.Ю. Казакова // Биология внутренних вод. – 2024. – Т. 17. – № 1. – С. 22-42.

34. Дубовская, О.П. Вертикальное распределение живого и мертвого зоопланктона формирующегося Саяно-Шушенского водохранилища / О.П. Дубовская // Гидробиологический журнал. – 1987. – Т. 23. – №6. – С. 84–8.

35. Дубовская, О.П. Естественная смертность зоопланктона в водохранилищах бассейна Енисея: автореф. дис. ... докт. биол. наук: 03.00.18 / Дубовская Ольга Петровна. – Зоол. ин-т РАН. – Санкт-Петербург, 2006. – 35 с.

36. Дубовская, О.П. Оценка количества мертвых особей рачкового зоопланктона в водоеме с помощью окрашивания проб анилиновым голубым: методические аспекты применения / О.П. Дубовская // Журнал Сибирского Федерального университета. Сер. Биология. – 2008. – №2. – С. 145-161.

37. Дубовская, О.П. Не связанная с хищниками смертность планктонных ракообразных, её возможные причины (обзор литературы) / О.П. Дубовская // Журнал общей биологии. – 2009. – Т. 70. – № 2. – С. 168-192.

38. Дубовская, О.П. Сезонная динамика численности живых и мертвых особей зоопланктона в небольшом пруду и некоторые варианты оценки смертности / О.П. Дубовская, М.И. Гладышев, В.Г. Губанов // Журнал общей биологии. – 1999. – Т. 60. – №5. – С. 543-555.

39. 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.

40. 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.

41. 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.

42. 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.

43. Зелезинская, Л.М. Естественная смертность некоторых форм ихтио-и зоопланктона Черного моря: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.17 / Зелезинская Лидия Михайловна. – Одесса, 1966. – 20 с.

44. Зиновьев, Е.А. О воздействии взвешенных частиц на гидрофауну / Е.А. Зиновьев, А.Б. Китаев // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. – 2015. – Т. 17. – № 5-1. – С. 283-288.

45. Иванова, М.Б. Продукция планктонных ракообразных в пресных водах / М.Б. Иванова // Л.: Наука. – 1985. – 246 с.

46. Капустин, И.А. Структура течений и глубины в озерной части Горьковского водохранилища / И.А. Капустин, А.А. Мольков // Метеорология и гидрология. – 2019. – № 7. – С. 110-117.

47. Кармайл, В.В. Циклические пептидные гепатотоксины из пресноводных цианобактерий (синезеленых водорослей), собранных в цветущих водоемах Украины и европейской части России / В.В. Кармайл, В.М. Чернаенко, И. Эванс // ДАН. – 1993. – Т. 330. – № 5. – С. 659-661.

48. Кастальская-Карзинкина, М.А. Методика определения живых и мертвых отмерших компонентов планктона на фиксированном материале / М.А. Кастальская-Карзинкина // Тр. Косинск. лимнол. ст. – 1935. – Т. 19. – С. 91-103.

49. Кожова, О.М. Проблема мониторинга зоопланктона / О.М. Кожова // Мониторинг состояния озера Байкал. – Л.: Гидрометеиздат. – 1991. – С. 209-222.

50. Колесников, А.А. Трансформация зоопланктонных сообществ при прохождении через Нижегородский гидроузел / А.А. Колесников, В.С. Жихарев, Г.В. Шурганова // Биосистемы: организация, поведение, управление: тезисы докладов 75-й Всероссийской с международным участием школы-конференции молодых ученых, Нижний Новгород, 19-22 апреля 2022 года. – Нижний Новгород: Национальный исследовательский Нижегородский государственный университет им. Н.И. Лобачевского. – 2022. – С. 109.

51. 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.

52. Кондратьева, Т.А. Влияние муниципальных сточных вод на сообщества зоопланктона малой реки индустриальной зоны Среднего Поволжья по результатам многолетних наблюдений / Т.А. Кондратьева, Н.Ю. Степанова, Т.В. Никоненкова, Л.Б. Назарова // Сибирский экологический журнал. – 2025. – Т. 32. – № 2. – С. 280-293.

53. Копылов, А.И. Влияние аномально высокой температуры воды на развитие планктонного сообщества водохранилищ Средней Волги летом 2010 г. / А.И. Копылов, В.И. Лазарева, Н.М. Минеева, Т.С. Масленникова, Я.В. Стройнов // Доклады Академии наук. – 2012. – Т. 442. – № 1. – С. 133-135.

54. Корнева, Л.Г. Фитопланктон водохранилищ бассейна Волги / Л.Г. Корнева // Кострома: Костромской печатный дом. – 2015. – 284 с.

55. Коровчинский, Н.М. Ветвистоусые ракообразные отряда Stenopoda мировой фауны (морфология, систематика, экология, зоогеография) / Н.М. Коровчинский // М.: Товарищество научных изданий КМК. – 2004. – 210 с.

56. Коровчинский, Н.М. Ветвистоусые ракообразные (Crustacea: Cladocera) Северной Евразии / Н.М. Коровчинский, А.А. Котов, А.Ю. Синев, А.Н. Неретина, П.Г. Гарибян // М.: Товарищество научных изданий КМК. – 2021. – 544 с.

57. 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.: Прозввет. – 2015. – 342 с.

58. Крылов, А.В. Устьевые области притоков водохранилищ с точки зрения экотонного эффекта / А.В. Крылов // Проблемы изучения краевых структур биоценозов. Саратов: Изд-во Саратовского ун-та. – 1997. – С. 16.

59. Крылов, А.В. Экотон притоков водохранилища как буферные зоны / А.В. Крылов // Актуальные проблемы водохранилищ: Тез. докл. Всерос. конф. с участием специалистов из стран ближнего и дальнего зарубежья. – Ярославль. – 2002а. – С. 156-157.

60. Крылов, А.В. Изменение структурной организации зоопланктона малой реки в условиях различной проточности / А.В. Крылов // Биология внутр. Вод. – 2002б. – №2. – С. 51-54.

61. Крылов, А.В. Зоопланктон равнинных малых рек / А.В.Крылов // М.: Наука. – 2005. – 263 с.

62. Крылов, А.В. Сообщества гидробионтов и физико-химические параметры устьевой области притока равнинного водохранилища / А.В. Крылов, А.И. Цветков, М.И. Малин, А.В. Романенко, С.А. Поддубный, Н.Г. Отюкова // Биология внутренних вод. – 2010. – №1. – С. 65-75.

63. Кудрин, И.А. Видовая структура и пространственное размещение зоопланктонных сообществ в условиях антропогенного воздействия (на примере Чебоксарского водохранилища и его притоков): автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.02.08 / Кудрин Иван Александрович. – Нижний Новгород, 2016. – 25 с.

64. Лазарева, В.И. Структура и динамика зоопланктона Рыбинского водохранилища / В.И. Лазарева / М.: Товарищество научных изданий КМК. – 2010. – 183 с.

65. Лазарева, В.И. Распространение некоторых понто-каспийских и чужеродных копепоид (Crustacea, Copepoda) в планктоне водоёмов бассейна реки Дон / В.И. Лазарева // Российский журнал биологических инвазий. – 2022. – Т. 15. – № 3. – С. 79-98.

66. Лазарева, В.И. Продуктивность зоопланктона на пике эвтрофирования экосистемы равнинного водохранилища: значение беспозвоночных хищников / В.И. Лазарева, А.И. Копылов // Успехи современной биологии. – 2011. – Т. 131. – № 3. – С. 300-310.

67. 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.

68. Лазарева, В.И. Зоопланктон водохранилищ Р. Волги: структура, обилие и динамика / В.И. Лазарева, С.М. Жданова, Р.З. Сабитова, Е.А. Соколова // Биология внутренних вод. – 2024. – Т. 17. – № 1. – С. 151-166.

69. Леонова, Г.А. Гидробионты Братского водохранилища как объекты мониторинга тяжелых металлов / Г.А. Леонова, В.А. Бычинский // Водные ресурсы. – 1998. – Т. 25. – № 5. – С. 603-610.

70. 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.

71. Литвинюк, Д.А. Морской зоопланктон и методические проблемы его изучения: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.02.10 / Литвинюк Дарья Анатольевна. – Институт биологии южных морей им. А.О. Ковалевского. – Москва, 2015. – 27 с.

72. Литвинюк, Д.А. Динамика доли живых Copepoda в планктоне Севастопольской бухты и открытого побережья в 2010-2011 гг / Д.А. Литвинюк, Д.А. Алтухов, В.С. Муханов, Е.В. Попова // Морской экологический журнал. – 2011. – № 2. – С. 56-65.

73. Логинов, В.В. Экологические аспекты воздействия гидротехнических сооружений на популяции и сообщества гидробионтов Горьковского и Чебоксарского водохранилищ / В.В. Логинов // Саарбрюкен, LAP Lambert Academic Publishing. – 2017. – 422 с.

74. Логинов, В.В. Вред водным биологическим ресурсам водохранилищ Волжско-Камского каскада от воздействия гидроэлектростанций / В.В. Логинов, Д.Б. Гелашвили // Принципы экологии. – 2016. – № 4(20). – С. 4-25.

75. Макушенко, М.Е. Зоопланктон как индикатор качества воды природных водотоков в районе месторождения алмазов им. М.В. Ломоносова / М.Е. Макушенко, А.А. Потапов, Р.А. Филин // Вестник Санкт-Петербургского университета. Серия 3. Биология. – 2008. – № 3. – С. 17-28.

76. Матюгин, М.А. Натурные исследования уровня режима р. Волга в нижнем бьефе Нижегородской ГЭС / М.А. Матюгин, Д.А. Мильцын, М.А. Решетников // Научные проблемы водного транспорта. – 2023. – № 75. – С. 208-216.

77. Мельников, Г.Б. Закономерности формирования и становления зоопланктона в водохранилищах СССР / Г.Б. Мельников // Гидробиол. журнал. – 1966. – Т.2. – № 2. – С. 56-65.

78. Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов / Под ред. Ф.Д. Мордухай-Болтовской. – АН СССР. Ин-т биологии внутр. вод. Науч. совет по проблемам биогеоценологии и охраны природы. – Москва: Наука. – 1975. – 240 с.

79. Методика определения последствий негативного воздействия при строительстве, реконструкции, капитальном ремонте объектов капитального строительства, внедрении новых технологических процессов и осуществлении иной деятельности на состояние водных биологических ресурсов и среды их обитания и разработки мероприятий по устранению последствий негативного воздействия на состояние водных биологических ресурсов и среды их обитания, направленных на восстановление их нарушенного состояния. Приложение к приказу Федерального агентства по рыболовству от 6 мая 2020 г. № 238 / ВНИРО. – 2020. – 23 с.

80. Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресноводных водоемах / Зоопланктон и его продукция. – Л.: Гос. НИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва. – 1982. – 33 с.

81. Методы гидробиологических исследований внутренних вод / А.В. Крылов, И.А. Барышев, Д.М. Безматерных, Н.А. Березина, Л.В. Воронин, А.А. Герасимова, М.О. Дудаков, С.Ф. Комулайнен, Н.И. Копытина, Л.Г. Корнева, Д.Б. Косолапов, Ю.В. Крылова, Е.А. Курашов, С.А. Курбатова, В.И. Лазарева, А.С. Маврин, Н.Ю. Метелёва, Н.М. Минеева, И.А. Мухин, С.Н. Перова, А.А. Прокин, Е.Г. Пряничникова, А.С. Сажнев, Д.Г. Селезнев, А.С. Семенова, Л.Е. Сигарева, Н.А. Тимофеева, Д.В. Тихоненков, В.К. Чугунов, Т.А. Шарапова // Под ред. А.В. Крылова; Министерство науки и высшего образования Российской Федерации, Российская академия наук, Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН. – Борок, Ярославская обл.: ИБВВ РАН. – Ярославль: Филигрань. – 2024. – 592 с.

82. Минеева, Н.М. Эколого-физиологические аспекты формирования первичной продукции планктона водохранилищ Волги: автореф. дис. ... доктор. биол. наук: 03.00.16 / Минеева Наталья Михайловна. – Нижний Новгород, 2003. – 42 с.

83. Минеева, Н.М. Растительные пигменты в воде волжских водохранилищ / Н.М. Минеева // М.: Наука. – 2004. – 156 с.

84. Минеева, Н.М. Первичная продукция планктона в водохранилищах Волги / Н.М. Минеева // Ярославль: Принтхаус. – 2009. – 279 с.

85. 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.

86. Минина, Л.М. Особенности уровня режима Горьковского и Чебоксарского водохранилищ в весенне-летний период и их влияние на нерест рыб / Л.М. Минина, А.Е. Минин // Водное хозяйство России: проблемы, технологии, управление. – 2022. – № 3. – С. 46-61.

87. Моисеенко, Т.И. Оценка экологической опасности в условиях загрязнения вод металлами / Т.И. Моисеенко // Водные ресурсы. – 1999. – Т. 26. – № 2. – С. 186-197.

88. Моисеенко, Т. И. Антропогенная изменчивость пресноводных экосистем и критерии оценки качества вод / Т. И. Моисеенко // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. – 2003. – Т. 19. – С. 72-94.

89. Моисеенко, Т.И. Антропогенные модификации экосистемы озера Имандра / Т.И. Моисеенко, В.А. Даувальтер, А.А. Лукин, Л.П. Кудрявцева, Б.П. Ильящук, Л.И. Ильящук, С.С. Сандимиров, Л.Я. Каган, О.И. Вандыш, А.Н. Шаров, Ю.Н. Шарова, И.Н. Королева // М.: Наука. – 2002. – 476 с.

90. Моисеенко, Т.И. Антропогенная трансформация арктической экосистемы озера Имандра: тенденции к восстановлению после длительного периода загрязнения / Т.И. Моисеенко, Н.А. Гашкина, А.Н. Шаров, О.И. Вандыш, Л.П. Кудрявцева // Водные ресурсы. – 2009. – Т. 36. – № 3. – С. 312-325.

91. Моисеенко, Т.И. Возможно ли восстановление озерной арктической экосистемы после длительного загрязнения? / Т.И. Моисеенко, Д.Б. Денисов // Арктика: экология и экономика. – 2019. – № 4 (36). – С. 16-25.

92. Монаков, А.В. Питание пресноводных беспозвоночных / А.В. Монаков // Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцева РАН. – Москва. – 1998. – 320 с.

93. Морева, О.А. Влияние работы земснаряда ЗРС-Г на жизнедеятельность гидробионтов при дноуглублении и добыче песка в озерном расширении р. Везломы у г. Бор Нижегородской области / О.А. Морева, В.В. Логинов, М.Л. Тарбеев, Н.А. Дарсия, Т.В. Кривдина // Вода: химия и экология. – 2014. – № 4. – С. 18-32.

94. Мочек, А.Д. Сравнительный анализ распределения рыб в лимнических и лотических водных объектах (обзор) / А.Д. Мочек, Д.С. Павлов // Биология внутренних вод. – 2021. – № 2. – С. 179-188.

95. Новиков М.А. Содержание кадмия в промысловых рыбах Баренцева моря (по многолетним данным) / М.А. Новиков, Е.А. Горбачева, М.Н. Харламова // Труды ВНИРО. – 2024. – Т. 198. – С. 87-99.

96. Определитель зоопланктона и зообентоса пресных вод Европейской России / В.Р. Алексеев, С.М. Глаголев, Т.И. Добрынина, А.А. Котов, Л.А. Кутикова, Ю.А.

Мазей, С.А. Малявин, Е.Ю. Наумова, А.Ю. Синев, Н.Н. Смирнов, Л.А. Степанова, Т.Г. Стойко, Н.М. Сухих, И.В. Телеш, Е.Б. Фефилова, В.А. Фильчаков // Российская академия наук, Зоологический институт; под редакцией В.Р. Алексеева, С.Я. Цалолихина. Том 1. – Москва-Санкт-Петербург: Общество с ограниченной ответственностью Товарищество научных изданий КМК. – 2010. – 495 с.

97. Отченаш, Н.Г. Комплексные сведения о влиянии гидроэлектростанций на выживаемость планктона / Н.Г. Отченаш, Е.В. Медведева // Актуальные вопросы устойчивого природопользования: научно-методическое обеспечение и практическое решение: Материалы международной научно-практической конференции, посвященной 60-летию НИЛ экологии ландшафтов факультета географии и геоинформатики БГУ, Минск, 09-11 ноября 2022 года. – Минск: Белорусский государственный университет. – 2022. – С. 178-182.

98. Охапкин, А.Г. О современном гидроэкологическом состоянии зоны речной гидравлики Чебоксарского водохранилища / А.Г. Охапкин, Г.В. Шурганова, Д.А. Пухнаревич, И.А. Кудрин, М.Ю. Ильин, О.О. Бондарев, Е.Л. Воденеева // Приволжский научный журнал. – 2016. – № 1 (37). – С. 104-113.

99. Павлов, Д.С. Покатная миграция рыб через плотины ГЭС / Д.С. Павлов, А.И. Лупандин, В.В. Костин // Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН. – Москва: Федеральное государственное унитарное предприятие "Академический научно-издательский, производственно-полиграфический и книгораспространительский центр "Наука". – 1999. – 255 с.

100. 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.

101. Пидгайко, М.Л. Зоопланктон водоемов европейской части СССР / М.Л. Пидгайко // М.: Наука. – 1984. – 207 с.

102. 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.

103. 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 Российской академии наук. – 2013. – Т.15. – №3(1). – С. 503-506.

104. Полищук, Л.В. Динамические характеристики популяций планктонных животных / Л.В. Полищук // М.: Наука. – 1986. – 128 с.

105. 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

106. Полищук, Л.В. Сравнительная оценка различных методов определения рождаемости и смертности планктонных животных / Л.В. Полищук // Журн. Общ. Биологии. – 1980. – Т. 41. – № 1. – С. 125-137.

107. Постоев, В.С. Гибель планктона в турбинах гидроэлектростанций и способ его защиты / В.С. Постоев // Водные ресурсы. – 1997. – Т. 24. – № 2. – С. 186-191.

108. Приказ Росрыболовства от 26.05.2025 № 296 «Об утверждении нормативов качества воды водных объектов рыбохозяйственного значения, в том числе нормативов предельно допустимых концентраций загрязняющих веществ в водах водных объектов рыбохозяйственного значения». Приказ зарегистрирован в Минюсте России 02.06.2025 № 82497 и вступил в силу 1 сентября 2025 г.

109. Ресурсы поверхностных вод СССР. Том 10. Верхне-Волжский район. Книга 2 / Л.: Гидрометеиздат. – 1973. – 249 с.

110. Ресурсы поверхностных вод СССР. Том 10. Верхне-Волжский район. Описание отдельных рек и озер / Л.: Гидрометеиздат. – 1972. – 246 с.

111. Ривьер, И.К. Пространственная структура зоопланктона водохранилищ / И.К. Ривьер // СПб.: Наука. – 2007. – 180 с.

112. Ривьер, И.К. О зоопланктоне некоторых мутных водоемов Волго-Балтийской водной системы / И.К. Ривьер, В.П. Курдин // Экологические

исследования водоемов Волго-Балтийской и Северо-Двинской водных систем. – Л.: Наука. – 1982. – С. 104-111.

113. Селивончик, И.Н. Сезонная динамика развития зоопланктона в озерах разного трофического статуса (на примере Нарочанских озер, Республика Беларусь) / И.Н. Селивончик // 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. 52-53.

114. Семенова, А.С. Использование метода прижизненного окрашивания для оценки соотношения живых и мертвых особей в зоопланктоне Куршского залива / А.С. Семенова // Тезисы VI Международной научно-практической конференции молодых ученых по проблемам водных экосистем «Понт Эвксинский». – Севастополь. – 2009. – С. 104-106.

115. Семенова, А.С. Индикаторная роль зоопланктона в оценке экологического состояния Куршского залива: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.02.08 / Семенова Анна Сергеевна. – Борок, 2010. – 280 с.

116. Семенова, А.С. Доля мертвых особей в зоопланктоне Куршского залива Балтийского моря / А.С. Семенова // Биология внутр. вод. – 2011. – № 3. – С. 35-44.

117. Семенова, А.С. Изменение показателей смертности зоопланктона Куршского залива в условиях аномально жаркого лета 2010 г / А.С. Семенова // Вода: химия и экология. – 2013. – № 12(65). – С. 50-57.

118. Семенова, А.С. Доля мертвых особей в зоопланктоне водоемов Калининградской и Ярославской областей / А.С. Семенова, С.И. Сиделев, О.А. Дмитриева, Д.Н. Плигин // Озерные экосистемы: биологические процессы, антропогенная трансформация, качество воды: материалы V Международной научной конференции. – Минск: БГУ. – 2016. – С. 253-255.

119. Семенова, А.С. Показатели естественной смертности зоопланктона в водоемах Калининградской и Ярославской областей / А.С. Семенова, С.И.

Сиделев, О.А. Дмитриева, Д.Н. Плигин // Экологический сборник 6: труды молодых ученых Поволжья: Международная молодежная научная конференция, Тольятти, 15-17 марта 2017 года. – Тольятти: Кассандра. – 2017. – С. 33-37.

120. Сергеева, В.А. Состояние и распределение зоопланктона в очагах загрязнения Ладожского бассейна / В.А. Сергеева // Сб. научных трудов ГосНИОРХ. – 1988. – № 285. – С. 114-128.

121. Сергеева, О.А. Влияние системы охлаждения тепловой электростанции на планктон / О.А. Сергеева, Р.А. Калиниченко, Л.Г. Ленчина, Е.В. Медяник // Гидробиол. журн. – 1989. – Т. 25. – № 6. – С. 37-42.

122. 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.

123. Сиренко, Л.А. Физиологические основы размножения синезеленых водорослей в водохранилищах /Л.А. Сиренко // Киев: Наукова думка. – 1972. – 204 с.

124. Ситнов, А.Н. Состояние Волго-Каспийского морского судоходного канала в современных условиях / А.Н. Ситнов, Ю.Е. Воронина // Водные пути и русловые процессы. Гидротехнические сооружения водных путей: Сборник научных трудов Международной научно-практической конференции, Санкт-Петербург, 02-04 июня 2025 года. Выпуск 7. Часть 1. – Санкт-Петербург: Государственный университет морского и речного флота им. Адмирала С.О. Макарова. – 2025. – С. 58-70.

125. Смельская, М.В. Индикаторная роль зоопланктона в оценке экологического состояния озера Галичского: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.16 / Смельская Марина Валерьевна. – СПб. – 1994. – 23 с.

126. Смельская, М.В. Использование метода прижизненного окрашивания для оценки соотношения живых и мертвых особей в зоопланктоне озера Галичского / М.В. Смельская // Информ. бюл. Биология внутренних вод. – 1995. – № 98. – С. 69-71.

127. Сорокин, Ю.И. К оценке смертности планктона в гидротурбинах высоконапорных ГЭС / Ю.И. Сорокин // Журн. общей биологии. – 1990. – Т. 51. – № 5. – С. 682.
128. Столбунова, В.Н. Зоопланктон озера Плещеево: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.18 / Столбунова Валентина Никитична. – Москва: Наука, 2006. – 24 с.
129. Тарасова, Н.Г. Пространственное распределение компонентов планктонного сообщества в водораздельном (Варваровском) водохранилище Волго-Донского судоходного канала имени В.И. Ленина / Н.Г. Тарасова, С.В. Быкова, О.В. Мухортова, А.С. Семенова, А.И. Цветкова // 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. 118-119.
130. Телеш, И.В. Трансформация озерного зоопланктона в реках / И.В. Телеш // ДАН СССР. – 1986. – Т. 291. – № 2. – С. 495-498.
131. Тимофеева, Н.А. Вариабельность трофии донных биотопов Горьковского водохранилища по осадочным пигментам / Н.А. Тимофеева, Л.Е. Сигарева, В.В. Законнов // Водные ресурсы. – 2021. – № 1. – С. 70-79.
132. Толмеев, А.П. Содержание мертвого зоопланктона в соленых озерах Юга Сибири (Республика Хакасия, Россия) и перспективы его оценки методом подводной видеосъемки / А.П. Толмеев, О.П. Дубовская, А.В. Дроботов, А.А. Лемешева, А.С. Перминова // Журнал Сибирского федерального университета. Биология. – 2025. – Т. 18. – № 1. – С. 98-115.
133. Филенко, О.Ф. Оценка чувствительности организмов зоопланктона к токсическому воздействию на примере рачка *Daphnia magna* по показателям выживаемости / О.Ф. Филенко, Е.Ф. Исакова, Д.М. Гершкович // Технологии биотестирования в экологической оценке агроценозов и гуминовых веществ. – 2014. – С. 212-216.

134. Фрайштат, Д.М. Реактивы и препараты для микроскопии. Справочник / Д.М. Фрайштат // М.: Химия. – 1980. – 480 с.
135. Харитонычев, А.Т. Природа Нижегородского Поволжья / А.Т. Харитонычев // Горький: Волго-Вятское книжное издательство. – 1978. – 175 с.
136. Черепенников, В.В. Исследование различий видовой структуры основных зоопланктоценозов Чебоксарского водохранилища методом многомерного анализа / В.В. Черепенников, Г.В. Шурганова, Д.Б. Гелашвили, Е.В. Артельный // Известия Самарского научного центра РАН. – 2004. – Т. 6. – №2 (12). – С. 328- 333.
137. Чуйков, Ю.С. Материалы к кадастру планктонных беспозвоночных бассейна Волги и Северного Каспия. Коловратки (Rotatoria) / Ю.С.Чуйков. – Тольятти. – 2000. – 195 с.
138. Шитиков, В.К. Рандомизация и бутстреп: статистический анализ в биологии и экологии с использованием R / В.К. Шитиков, Г.С. Розенберг // Тольятти: Кассандра. – 2013. – 314 с.
139. Шурганова, Г.В. Формирование и развитие зоопланктонных сообществ водохранилищ Средней Волги / Г.В. Шурганова, В.В. Черепенников // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. – 2006. – Т. 8. – №1. – С. 241-247.
140. 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.
141. 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.
142. Шурганова, Г.В. Пространственное размещение сообществ зоопланктона пресноводных водоёмов и водотоков / Г.В. Шурганова, В.В. Черепенников, И.А. Кудрин, М.Ю. Ильин // Экологический мониторинг. Часть

VIII. Современные проблемы мониторинга пресноводных экосистем. – Нижний Новгород: Изд-во Нижегородского госуниверситета. – 2014. – С. 335-345.

143. Шурганова, Г.В. Сезонные изменения пространственного размещения сообществ зоопланктона верхней речной части Чебоксарского водохранилища и устьевое участка р. Оки / Г.В. Шурганова, И.А. Кудрин, В.С. Жихарев, М.Ю. Ильин, Д.Е. Гаврилко, Т.В. Куклина // Современные проблемы науки и образования. – 2015. – № 6. – С. 608.

144. 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 // Биоиндикация в мониторинге пресноводных экосистем III: Материалы Международной конференции. – СПб.: Своё издательство. – 2017. – С. 382-385.

145. Шурганова, Г.В. Сообщества зоопланктона средней речной части Чебоксарского водохранилища и факторы, влияющие на формирование их видовой структуры / Г.В. Шурганова, В.С. Жихарев, Д.Е. Гаврилко, И.А. Кудрин, Т.В. Золотарева, В.Н. Якимов, О.Н. Ерина, М.А. Терешина // Биология внутренних вод. – 2019. – № 3. – С. 384-395.

146. 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.

147. 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 // Тезисы докладов 13-го Съезда гидробиологического общества при РАН. – Архангельск. – 2024. – С. 64-65.

148. Щука, Т.А. Характеристика современного состояния зоопланктона Балтийского моря: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.16 / Щука Татьяна Анатольевна. – М., 2002. – 28 с.

149. Эдельштейн, К.К. Водохранилища России: экологические проблемы и пути их решения / К.К. Эдельштейн // М.: Геос. – 1998. – 277 с.
150. Экзерцев, В.А. Изучение растительных ресурсов водохранилищ волжского каскада / В.А. Экзерцев, Л.И. Лисицына // Биологические ресурсы водохранилищ. – М.: Наука. – 1984. – С. 89-99.
151. Экспертное заключение на нормативно-технический документ «Гидравлические электростанции (ГЭС). Требования к режиму эксплуатации турбин ГЭС в режимах защиты планктона от кавитационного воздействия» / М.: Межведомственная ихтиологическая комиссия. – 1995. – 6 с.
152. 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(10):1423.
153. Arruda, J.A. The role of suspended sediments in the nutrition of zooplankton in turbid reservoirs / J.A. Arruda, G.R. Marzolf, R.T. Faulk // Ecology. – 1983. – Vol. 64(5). – P. 1225-1235.
154. Berasategui, A.A. Zooplankton biodiversity and non-predatory mortality of the copepods in the Bahía Blanca estuary during the winter / A.A. Berasategui, N.I. Soto, E. Beruschi, C. Spetter, M.D. Fernández Severini, N.S. Buzzi, E.M. Fernández, F. Biancalana // Semiárida: Revista de la Facultad de Agronomía UNLPam. – 2025. – Vol. 35. – P. 39-49.
155. Bernardi, R. Are blue-green algae a suitable food for zooplankton? An overview / R. Bernardi, G. Giussani // Hydrobiologia. – 1990. – Vol. 200-201. – No. 1. – P. 29-41.
156. Bickel, S.L. Use of aniline blue to distinguish live and dead crustacean zooplankton composition in freshwaters / S.L. Bickel, K.W. Tang, H.P. Grossart // Freshwater Biology. – 2008. – Vol. 5. – № 5. – P. 971-981.
157. Bilotta, G.S. Understanding the Influence of Suspended Solids on Water Quality and Aquatic Biota / G.S. Bilotta, R.E. Brazier // Water Research. – 2008. – Vol. 42. – P. 2849-2861.

158. Bittner, K. Ecological interactions of the microparasite *Caullerya mesnili* and its host *Daphnia galeata* / K. Bittner, K.O. Rothhaupt, D. Ebert // *Limnol. Oceanogr.* – 2002. – Vol. 47. – № 1. – P. 300-305.
159. Boxshall, G. World checklist of freshwater Copepoda species / G. Boxshall, D. Defaye // World Wide Web electronic publication. – 2010.
160. Brett, M.T. The role of highly unsaturated fatty acids in aquatic foodweb processes / M.T. Brett, D.C. Muller-Navarra // *Freshwater Biology.* – 1997. – Vol. 38. – P. 483–499.
161. Cada, G.F. A review of studies relating to the effects of propeller-tupe turbine passage on fish early life stages / G.F. Cada // *N. Amer. J. Fish. Manag.* – 1990. – Vol. 10. – P. 418-426.
162. Cada, G.F. The Development of Advanced Hydroelectric Turbines to Improve Fish Passage Survival / G.F. Cada // *Fisheries.* – 2001. – Vol. 26. – No. 9. – P. 14-23.
163. Cada, G.F. Developing a conceptual framework for assessing the impact of hydroelectric dams on aquatic organisms / G.F. Cada // *Hydrobiologia.* – 2007. – Vol. 575. – No. 1. – P. 193-206.
164. Chapman, P.M. Total Suspended Solids Effects on Freshwater Lake Biota Other than Fish / P.M. Chapman, A. Hayward, J. Faithful // *Bull Environ Contam Toxicol.* – 2017. – Vol. 99. – P. 423-427.
165. Cuker, B.E. Type of suspended clay influences zooplankton response to phosphorus loading / B.E. Cuker, L. Hudson // *Limnology and Oceanography.* – 1992. – Vol. 37(3). – P. 566-576.
166. Daase, M. Seasonal variability in non-consumptive mortality of Arctic zooplankton / M. Daase, J.E. Søreide // *Journal of Plankton Research.* – 2021. – Vol. 43. – Iss. 4. – P. 565-585.
167. DeBoer, J. A., Webber, C. M., Dixon, T. A., & Pope, K. L. (2016). The influence of a severe reservoir drawdown on springtime zooplankton and larval fish assemblages in Red Willow Reservoir, Nebraska. *Journal of Freshwater Ecology*, 31(1), 131–146.

168. Diniz, L.P., França, E.J., Bonecker, C.C., Marcolin, C.R., Melo Júnior, M. de. Non-predatory mortality of planktonic microcrustaceans (Cladocera and Copepoda) in neotropical semiarid reservoirs // *Anais da Academia Brasileira de Ciências*. – 2021. – Vol. 93, No. 2. – Article e20190991.
169. Dolan, J.R. Effects of turbulence on the feeding and growth of a marine oligotrich ciliate / J.R. Dolan, N. Sall, A. Metcalfe, B. Gasser // *Aquatic Microbial Ecology*. – 2003. – Vol. 31. – P. 183-192.
170. Dubovskaya, O.P. Study of non-consumptive mortality of Crustacean zooplankton in a Siberian reservoir using staining for live/dead sorting and sediment traps / O.P. Dubovskaya, M.I. Gladyshev, V.G. Gubanov, O.N. Makhutova // *Hydrobiologia*. – 2003. – Vol. 504. – P. 223-227.
171. Dubovskaya, O.P. Seasonal dynamic of phototrophic epibionts on crustacean zooplankton in a eutrophic reservoir with cyanobacterial bloom / O.P. Dubovskaya, E.P. Klimova, V.I. Kolmakov, N.A. Gaevsky, E.A. Ivanova // *Aquatic Ecology*. – 2005. – Vol. 39. – P. 167-180.
172. EIFAC (European Inland Fisheries Advisory Commission). Water quality criteria for European freshwater fish. Report on finely divided solids and inland fisheries / *International Journal of Air and Water Pollution*. – 1965. – Vol. 9. – P. 151-168.
173. Elliott, D.T. The role of non-predatory mortality in plankton ecology / D.T. Elliott // *Marine Ecology Progress Series*. – 2012. – Vol. 454. – P. 13-28.
174. Elliott, D.T. Simple staining method for differentiating live and dead marine zooplankton in field samples / D.T. Elliott, K.W. Tang // *Limnol. Oceanogr.: Methods*. – 2009. – Vol. 7. – P. 585-594.
175. Elliott, D.T. Dead in the water: the fate of copepod carcasses in the York River estuary, Virginia / D.T. Elliott, C.K. Harris, K.W. Tang // *Limnology and Oceanography*. – 2010. – Vol. 55. – Iss. 5. – P. 1821-1834.
176. Elliott, D.T. Influence of carcass abundance on estimates of mortality and assessment of population dynamics in *Acartia tonsa* / D.T. Elliott, K.W. Tang // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* – 2011. – Vol. 427. – P. 1-12.

177. Elliott, D.T. Copepods and hypoxia in Chesapeake Bay: Abundance, vertical position and non-predatory mortality / D.T. Elliott, J.J. Pierson, M.R. Roman // *Journal of Plankton Research*. – 2013. – Vol. 35(5). – P. 1027-1034.
178. Geraldles, A.M. Seasonal water level fluctuations: Implications for reservoir limnology and management / A.M. Geraldles, M.J. Boavida // *Lakes & Reservoirs: Research & Management*. – 2005. – Vol. 10. – P. 59-69.
179. Geraldles, A.M. Zooplankton assemblages in two reservoirs: one subjected to accentuated water level fluctuations, the other with more stable water levels / A.M. Geraldles, M.J. Boavida // *Aquatic Ecology*. – 2007. – Vol. 41. – P. 273-284.
180. Giebelhausen, B. Temperature reaction norms of *Daphnia magna*: the effect of food concentration / B. Giebelhausen, W. Lampert // *Freshwater Biol.* – 2001. – Vol. 46. P. 281-289.
181. Gladyshev, M.I. Evaluation of non-predatory mortality of two *Daphnia* species in a Siberian reservoir / M.I. Gladyshev, O.P. Dubovskaya, V.G. Gubanov, O.N. Makhutova // *J. Plankton Res.* – 2003. – Vol. 25(8). – P. 999-1003.
182. Gladyshev, M.I. Influence of sestonic elemental and essential fatty acid contents in a eutrophic reservoir in Siberia on population growth of *Daphnia (longispina)* group / M.I. Gladyshev, N.N. Sushchik, O.P. Dubovskaya, O.N. Makhutova, G.S. Kalachova // *Journal of Plankton Research*. – 2006. – Vol. 28(10). – P. 907-917.
183. Goździejewska, A.M. Effects of suspended micro- and nanoscale particles on zooplankton functional diversity of drainage system reservoirs at an open-pit mine / A.M. Goździejewska, M. Gwoździk, S. Kulesza, M. Bramowicz, J. Koszałka // *Scientific Reports*. – 2019. – Vol. 9. – Article 16113.
184. Gries, T. Estimates of the nonconsumptive mortality of mesozooplankton by measurement of sedimentation losses / T. Gries, H. Gude // *Limnol. Oceanogr.* – 1999. – Vol. 44(2). – P. 459-465.
185. Hanazato, T. Synergistic effects of low oxygen concentration, predator kairomone, and a pesticide on the cladoceran *Daphnia pulex* / T. Hanazato, S.I. Dodson // *Limnology and Oceanography*. – 1995. – Vol. 40(4). – P. 700-709.

186. Happel, A. Combined sewer overflows alter zooplankton communities in an urban river / A. Happel, E. Rukstales // Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems. – 2025. – Vol. 426. – Article 12.
187. Hart, R.C. Zooplankton abundance, community structure and dynamics in relation to inorganic turbidity, and their implications for a potential fishery in subtropical Lake le Roux, South Africa / R.C. Hart // Freshwater Biology. – 1986. – Vol. 16. – P. 351-371.
188. Hart, R.C. Zooplankton feeding rates in relation to suspended sediment content: potential influences on community structure in a turbid reservoir / R.C. Hart // Freshwater Biology. – 1988. – Vol. 19. – P. 123-139.
189. Hart, R.C. Zooplankton distribution in relation to turbidity and related environmental gradients in a large sub-tropical reservoir: patterns and implications / R.C. Hart // Freshwater Biology. – 1990. – Vol. 24. – P. 241-263.
190. Hart, R.C. In situ determinations of bacterial selectivity and filtration rates by five cladoceran zooplankters in a hypertrophic subtropical reservoir / R.C. Hart, A.C. Jarvis // Journal of Plankton Research. – 1993. – Vol. 15. – № 3. – P. 295-315.
191. Hessen, D.O. Zooplankton mortality and production / D.O. Hessen, N.A. Rukke // Freshwater Biology. – 2000. – Vol. 45. – № 2. – P. 145-158.
192. Hudec, I. Anomopoda, Ctenopoda, Haplopoda, Onychopoda (Crustacea: Branchiopoda) / I. Hudec // Fauna Slovenska 3. – Bratislava: Vydavateľstvo SAV, Veda. – 2010. – 496 p.
193. Hulsmann, S. Recruitment patterns of *Daphnia*: A key for understanding midsummer declines? / S. Hulsmann // Hydrobiologia. – 2003. – Vol. 491. – № 1-3. – P. 35-46.
194. Hulsmann, S. Life history of *Daphnia galeata* / S. Hulsmann, H. Voigt // Freshwater Biology. – 2002. – Vol. 47. – № 12. – P. 2313-2324.
195. Jönander, C. Exposure to closed-loop scrubber washwater alters biodiversity, reproduction, and grazing of marine zooplankton / C. Jönander, J. Egardt, I.-M. Hassellöv, P. Tiselius, M. Rasmussen, I. Dahllöf // Frontiers in Marine Science. – 2023. – Vol. 10. – Article 1249964.

196. Kang, H.-K. Effects of suspended sediments on reproductive responses of *Paracalanus* sp. (Copepoda: Calanoida) in the laboratory / H.-K. Kang // Journal of Plankton Research. – 2012. – Vol. 34. – № 7. – P. 626-635.
197. Kirk, K.L. Inorganic Particles Alter Competition in Grazing Plankton: The Role of Selective Feeding / K.L. Kirk // Ecology. – 1991. – Vol. 72. – P. 915-923.
198. Kirk, K.L. Suspended Clay and the Population Dynamics of Planktonic Rotifers and Cladocerans / K.L. Kirk, J.J. Gilbert // Ecology. – 1990. – Vol. 71. – P. 1741-1755.
199. Kondratieva, T.A. Influence of Municipal Wastewaters on the Zooplankton Communities of a Small River from the Industrial Zone of the Middle Volga Region Based on the Results of Long-Term Observations / T.A. Kondratieva, N.Yu. Stepanova, T.V. Nikonenkova, L.B. Nazarova // Contemporary Problems of Ecology. – 2025. – Vol. 18. – № 2. – P. 266-277.
200. Kotov, A.A. Cladocera: family Ilyocryptidae (Branchiopoda: Cladocera: Anomopoda) / A.A. Kotov, P. Štifter // Guides to the identification of the microivertebrates of the Continental Waters of the world. – 2006. – Vol. 22. – 172 p.
201. Kotov, A. World checklist of freshwater Cladocera / A. Kotov, L. Forró, N.M. Korovchinsky, A. Petrusek // World Wide Web electronic publication. – 2013.
202. 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.
203. Lansac-Tôha, F.A. Biodiversity of zooplankton communities in the Upper Paraná River floodplain: interannual variation from long-term studies / F.A. Lansac-Tôha, C.C. Bonecker, L.F.M. Velho, N.R. Simões, J.D. Dias, G.M. Alves, E.M. Takahashi // Brazilian Journal of Biology. – 2009. – Vol. 69(2). – P. 539-549.
204. Larinier, M. Fish passage and hydropower / M. Larinier // Hydroécologie Appliquée. – 2008. – Vol. 16. – P. 1-18.
205. Legendre, P. Numerical Ecology / P. Legendre, L. Legendre // Amsterdam: Elsevier Sci. – BV. – 1998. – 853 p.

206. Leira, M. Effects of water-level fluctuations on lakes: an annotated bibliography / M. Leira, M. Cantonati // *Hydrobiologia*. – 2008. – Vol. 613. – P. 171-184.
207. 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.
208. 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.
209. Muir, J.F. Passage of young fish through turbines / J.F. Muir // *J. Power Div. Proc. Amer. Soc. Civil Eng.* – 1959. – Vol. 85. – № 1. – P. 23-46.
210. Muller-Navarra, D.C. A highly unsaturated fatty acid predicts carbon transfer between primary producers and consumers / D.C. Muller-Navarra, M.T. Brett, A.M. Liston, Ch.R. Goldman // *Nature*. – 2000. – Vol. 403. – P. 74-77.
211. Nandini, S. Experimental Studies on Zooplankton-Toxic Cyanobacteria Interactions: A Review / S. Nandini, S.S.S. Sarma // *Toxics*. – 2023. – Vol. 11. – № 2. – Article 176.
212. Newcombe, C.P. Effects of Suspended Sediments on Aquatic Ecosystems / C.P. Newcombe, D.D. McDonald // *North American Journal of Fisheries Management*. – 1991. – Vol. 11. – P. 72-82.
213. Olds, B.P. Zooplankton Density Increases in an Irrigation Reservoir During Drought Conditions / B.P. Olds, B.C. Peterson, K.D. Koupal, C.W. Schoenebeck, K.M. Farnsworth-Hoback // *Transactions of the Nebraska Academy of Sciences and Affiliated Societies*. – 2014. – P. 463.
214. Polishchuk, L.V. Population analysis and production approach: Two trends in aquatic ecology / L.V. Polishchuk // *Russian J. Aquat. Ecol.* – 1992. – Vol. 1. – № 1. – P. 3-8.

215. Polishchuk, L.V. Comparison of two approaches used to calculate zooplankton mortality / L.V. Polishchuk, A.M. Ghilarov // *Limnol. Oceanogr.* – 1981. – Vol. 26. – № 6. – P. 1162-1168.
216. Portinho, J.L. Does artificial drawdown affect zooplankton structure in shallow lakes? A short-term study in a tropical reservoir / J.L. Portinho, M.G. Nogueira // *Hydrobiologia.* – 2017. – Vol. 797. – P. 303-318.
217. R Core Team. R: A language and environment for statistical computing / 2020. – URL: <http://www.R-project.org/>.
218. Rao, C.R. The use and interpretation of principal component analysis in applied research / C.R. Rao // *Sankhya.* – 1964. – Ser. A. – Vol. 26. – P. 329-358.
219. Rozon, R.M. It goes with the flow: Size mediated plankton attenuation through the Niagara River connecting channel / R.M. Rozon, K.L. Bowen, H.A. Niblock, M.A.J. Fitzpatrick, W.J.S. Currie // *Journal of Great Lakes Research.* – 2018. – Vol. 44. – № 6. – P. 1327-1338.
220. Schallenberg, M.A temperate, tidal lake-wetland complex 2. Water quality and implications for zooplankton community structure / M. Schallenberg, C.W. Burns // *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research.* – 2003. – Vol. 37. – № 2. – P. 429-447.
221. Seepersad, B. Use of aniline blue for distinguishing between live and dead freshwater zooplankton / B. Seepersad, R.W. Crippen // *J. Fish. Res. Board Canada.* – 1978. – Vol. 35. – № 10. – P. 1363-1366.
222. 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.
223. Shurganova, G.V. Spatial Distribution of Zooplankton on the Upper Part of the Cheboksary Reservoir / G.V. Shurganova, I.A. Kudrin, V.N. Yakimov, D.E. Gavrillo, V.S. Zhikharev, T.V. Zolotareva // *Inland Water Biology.* – 2018. – Vol. 11. – № 3. – P. 317-325.
224. 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.

225. Szeligowska, M. Dark plumes of glacial meltwater affect vertical distribution of zooplankton in the Arctic / M. Szeligowska, E. Trudnowska, R. Boehnke, K. Blachowiak-Samolyk // *Sci Rep*. – 2022. – Vol. 12. – Article 17953.

226. Tang, K.W. Occurrence of copepod carcasses in the lower Chesapeake Bay and their decomposition by ambient microbes / K.W. Tang, C.S. Freund, C.L. Schweitzer // *Estuar. Coast. Shelf Sci*. – 2006. – Vol. 68. – P. 499-508.

227. Tang, K.W. Zooplankton carcasses and non-predatory mortality in freshwater and inland sea environments / K.W. Tang, M.I. Gladyshev, O.P. Dubovskaya, G. Kirillin, H. Grossart // *J. Plankton Res*. – 2014. – Vol. 36. – № 3. – P. 597-612.

228. Tereshina, M.A. Nutrients and zooplankton as factors controlling phytoplankton growth in the Cheboksary Reservoir / M.A. Tereshina, O.N. Erina, V.S. Zhikharev, E.L. Vodeneeva, D.V. Sokolov, D.E. Gavrilko, G.V. Shurganova // *Hydrobiologia*. – 2025. – Vol. 852. – № 19. – P. 4793-4810.

229. Tessier, A.J. Starvation in *Daphnia*: Energy reserves and reproductive allocation / A.J. Tessier, L.L. Henry, C.E. Goulden, M.W. Durand // *Limnology and Oceanography*. – 1983. – Vol. 28(4). – P. 667-676.

230. Threlkeld, S.T. Starvation and the size structure of zooplankton communities / S.T. Threlkeld // *Freshwater Biology*. – 1976. – Vol. 6. – P. 489-496.

231. Tolomeev, A.P. Degradation of dead cladoceran zooplankton and their contribution to organic carbon cycling in stratified lakes: field observation and model prediction / A.P. Tolomeev, O.P. Dubovskaya, G. Kirillin, Z. Buseva, O.V. Kolmakova, H.-P. Grossart, K.W. Tang, M.I. Gladyshev // *Journal of Plankton Research*. – 2022. – Vol. 44. – Iss. 3. – P. 386-400.

232. Tolomeev, A.P. Dead Zooplankton Content in Saline Lakes of South Siberia (Republic of Khakassia, Russia) and Prospects for Its Assessment by Underwater Video Survey Method / A.P. Tolomeev, O.P. Dubovskaya, A.V. Drobotov,

A.A. Lemesheva, A.S. Perminova // Journal of Siberian Federal University. Biology. – 2025. – Vol. 18. – No. 1. – P. 98-115.

233. Wang, X. Responses of lakeshore herbaceous plant guilds to altered water level fluctuations in Yangtze floodplain lakes, China / X. Wang, H.L. Wang, H.Y. Wang, W.X. Guo, H.Y. Zhai, X.K. Zhang // Ecol. Indic. 145. – 2022. – Article 109714.

234. Wantzen, K.M. Ecological effects of water-level fluctuations in lakes: an urgent issue / K.M. Wantzen, K.O. Rothhaupt, M. Mortl, M. Cantonati, L.G. Toth, P. Fischer // Hydrobiologia. – 2008. – Vol. 613. – P. 1-4.

235. Weers, P.M.M. Growth and reproduction of *Daphnia galeata* in response to changes in fatty acids, phosphorus, and nitrogen in *Chlamidomonas reinhardtii* / P.M.M. Weers, R.D. Gulati // Limnol. Oceanogr. – 1997. – Vol. 42. – № 7. – P. 1584-1589.

236. Weisse, T. The microbial loop and zooplankton mortality / T. Weisse // Limnology and Oceanography. – 1991. – Vol. 36. – № 8. – P. 1617-1628.

237. Wilber, D.H. Biological Effects of Suspended Sediments: A Review of Suspended Sediment Impacts on Fish and Shellfish with Relation to Dredging Activities in Estuaries / D.H. Wilber, D.G. Clarke // North American Journal of Fisheries Management. – 2001. – Vol. 21. – № 4. – P. 855-875.

238. Willey, R.L. Epibiotic euglenoid flagellates increase the susceptibility of some zooplankton to fish predation / R.L. Willey, P.A. Cantrell, S.T. Threlkeld // Limnol. Oceanogr. – 1990. – Vol. 35. – № 4. – P. 952-959.

239. Zhang, H. et al. Synergistic effects of warming and eutrophication alter zooplankton predator-prey interactions along the benthic-pelagic interface / H. Zhang, P. Zhang, H. Wang, J. Xu // Global Change Biology. – 2021. – Vol. 27. – № 22. – P. 5907-5919.

ПРИЛОЖЕНИЕ

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

**Статьи в журналах, входящих в перечень рецензируемых научных изданий
рекомендованных ВАК**

1. 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 %).
2. 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. Мойсеев, А.В. Бугров // Самарский научный вестник. – 2026. – Т. 15, № 2. – С. 57-65. (Авторский вклад – 80 %).
3. 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 %).
4. 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 %).

Тезисы докладов на международных и всероссийских конференциях

5. **Колесников, А.А.** Трансформация зоопланктонных сообществ при прохождении через Нижегородский гидроузел / **А.А. Колесников, В.С. Жихарев, Г.В. Шурганова** // Биосистемы: организация, поведение, управление: тезисы докладов 75-й Всероссийской с международным участием школы-конференции молодых ученых, Нижний Новгород, 19-22 апреля 2022 года. – Нижний Новгород: Национальный исследовательский Нижегородский государственный университет им. Н.И. Лобачевского. – 2022. – С. 109.

6. **Колесников, А.А.** Видовая структура сообществ зоопланктона нижегородского гидроузла и не связанная с хищничеством смертность зоопланктона / **А.А. Колесников, А.А. Мольков, Г.В. Шурганова** // Проблемы экологии Волжского бассейна: труды 8-й Всероссийской научной конференции, Нижний Новгород, 21-22 ноября 2023 года. – Нижний Новгород: Волжский государственный университет водного транспорта. – 2023. – С. 28.

7. **Колесников, А.А.** Зоопланктон Горьковского водохранилища в зоне влияния Нижегородской гидроэлектростанции / **А.А. Колесников, А.А. Мольков, Г.В. Шурганова** // Биосистемы: организация, поведение, управление: тезисы докладов 76-й Всероссийской с международным участием школы-конференции молодых ученых, Нижний Новгород, 11-14 апреля 2023 года. – Нижний Новгород: Нижегородский государственный университет им. Н.И. Лобачевского. – 2023. – С. 166.

8. **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.

9. **Колесников, А.А.** Изменение количественных показателей развития зоопланктона и его смертность на участке влияния теплых вод Костромской ГРЭС (по данным 2023-2024 годов) / **А.А. Колесников, Г.В. Шурганова** // Биология внутренних вод. Перспективы и проблемы современной гидробиологии: материалы XVII Всероссийской научной конференции молодых ученых, посвящённой 300-летию Российской академии наук, 170-летию со дня рождения Н.А. Морозова и 130-летию со дня рождения И.Д. Папанина, 21-25 октября 2024 г. – Борок: Канцлер. – 2024. – С. 55.

10. **Колесников, А.А.** Сезонная сукцессия зоопланктоценозов в зоне влияния подогретых вод Костромской ГРЭС (по данным 2023-2024 гг.) / **А.А. Колесников, А.В. Моисеев, Г.В. Шурганова** // Проблемы экологии Волжского бассейна: труды 9-й Всероссийской научной конференции, Нижний Новгород, 03-04 декабря 2024 года. – Нижний Новгород: Волжский государственный университет водного транспорта. – 2024. – С. 15.

11. **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.

12. 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.

13. **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.

14. **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.

15. 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.

16. 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.

Видовой состав исследованных водных объектов в 2021-2025 гг.

Вид	Экологический статус	Горьковское водохранилище	р. Юг	р. Троица	р. Санахта	р. Белая	Чебоксарское водохранилище	р. Ока	р. Керженец	р. Сундовик	р. Сура
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Rotifera											
<i>Anuraeopsis fissa</i> (Gosse, 1851)	п	+	-	-	-	+	+	+	-	-	-
<i>Ascomorpha ecaudis</i> (Perty, 1850)	фп	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>Ascomorpha ovalis</i> (Bergendal, 1892)	п	+	-	-	-	-	+	+	-	-	-
<i>Asplanchna girodi</i> (De Guerne, 1888)	п	+	-	-	-	+	+	+	-	+	+
<i>Asplanchna herricki</i> (Guene, 1888)	п	-	-	-	+	-	-	+	-	-	+
<i>Asplanchna priodonta</i> (Gosse, 1850)	п	+	-	+	-	+	+	+	+	-	-
<i>Asplanchna sieboldi</i> (Leydig, 1854)	п	+	+	-	-	-	+	+	-	-	-
<i>Bdelloida</i>	пр	+	-	+	-	-	+	+	+	-	-
<i>Bipalpus hudsoni</i> (Imhof, 1891)	п	+	-	-	-	-	+	-	-	-	-
<i>Brachionus angularis</i> (Gosse, 1851)	п	+	-	-	+	+	+	+	+	+	+
<i>Brachionus bennini</i> (Leissling, 1924)	п	+	-	-	-	-	+	+	-	-	-
<i>Brachionus bidentata</i> (Anderson, 1889)	п	-	-	-	-	+	-	+	-	+	-
<i>Brachionus budapestinensis</i> (Daday, 1885)	п	+	-	-	-	-	+	+	-	+	-
<i>Brachionus calyciflorus</i> (Pallas, 1776)	п	+	+	+	+	+	+	+	-	+	+
<i>Brachionus diversicornis</i> (Daday, 1883)	п	+	+	+	+	+	+	+	-	+	+
<i>Brachionus leydigii</i> (Cohn, 1862)	п	+	-	-	-	-	+	+	-	-	-
<i>Brachionus quadridentatus</i> (Hermann, 1783)	фп	+	-	+	+	+	+	+	-	+	-
<i>Brachionus variabilis</i> (Hempel, 1896)	п	+	-	-	-	-	+	+	-	-	-

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
<i>Cephalodella gibba</i> (Ehrenberg, 1830)	ф	-	-	-	+	-	+	+	+	-	-
<i>Cephalodella megalocephala</i> (Glasscott, 1893)	ф	+	-	-	+	+	+	-	-	+	+
<i>Cephalodella ventripes</i> (Dixon-Nuttall, 1901)	фп	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Colotheca pelagica</i> (Rousselet, 1893)	п	+	-	-	+	+	+	+	-	+	+
<i>Colurella colurus</i> (Ehrenberg, 1830)	ф	+	-	-	-	-	+	+	-	-	-
<i>Colurella obtusa</i> (Gosse, 1886)	ф	-	-	+	-	-	-	+	-	-	-
<i>Colurella uncinata</i> (O. F. Müller, 1773)	ф	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>Conochiloides coenobasis</i> (Skorikov, 1914)	фп	+	-	-	-	-	+	-	+	-	-
<i>Conochilus hippocrepis</i> (Schrank, 1803)	фп	+	-	-	-	-	+	+	-	-	-
<i>Conochilus unicornis</i> (Rousselet, 1892)	п	+	-	-	-	+	+	-	-	-	-
<i>Euchlanis deflexa</i> (Gosse, 1851)	ф	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>Euchlanis dilatata</i> (Ehrenberg, 1832)	ф	+	-	-	+	+	+	-	-	+	+
<i>Euchlanis incisa</i> (Carlin, 1939)	ф	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-
<i>Euchlanis lucksiana</i> (Hauer, 1930)	ф	+	-	-	-	-	+	-	-	-	-
<i>Euchlanis meneta</i> (Myers, 1930)	ф	+	-	-	-	+	+	-	-	+	+
<i>Euchlanis triquetra</i> (Ehrenberg, 1838)	ф	+	-	-	-	-	+	-	-	-	-
<i>Filinia longiseta</i> (Ehrenberg, 1834)	п	+	-	-	+	+	+	-	-	+	+
<i>Gastropus hyptopus</i> (Ehrenberg, 1838)	п	+	-	-	-	-	+	-	-	-	-
<i>Gastropus stylifer</i> (Imhof, 1891)	п	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Hexarthra mira</i> (Hudson, 1871)	п	+	-	-	+	+	-	-	-	-	+
<i>Kellicottia bostoniensis</i> (Rousselet, 1908)	п	+	-	-	-	+	+	-	+	-	-
<i>Kellicottia longispina</i> (Kellicott, 1879)	п	+	-	+	+	+	+	+	+	+	-
<i>Keratella cochlearis</i> (Gosse, 1851)	п	+	-	+	+	+	+	+	-	+	+

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
<i>Keratella irregularis</i> (Lauterborn, 1898)	п	+	-	-	-	-	+	-	-	-	-
<i>Keratella quadrata</i> (O.F. Müller, 1786)	п	+	-	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Keratella serrulata</i> (Ehrenberg, 1838)	п	+	-	-	-	-	+	-	+	-	-
<i>Keratella tecta</i> (Gosse, 1851)	п	+	-	-	-	+	-	+	-	+	+
<i>Keratella testudo</i> (Ehrenberg, 1832)	п	+	-	-	-	+	+	-	-	+	+
<i>Keratella tropica</i> (Apstein, 1907)	п	+	-	-	-	-	+	+	-	+	+
<i>Lecane bulla</i> (Gosse, 1851)	ф	+	-	+	+	+	+	+	+	-	-
<i>Lecane cornuta rotunda</i> (Fadeev, 1927)	ф	+	-	-	-	-	+	-	-	-	-
<i>Lecane closterocerca</i> (Schmarda, 1859)	ф	-	-	+	-	-	-	+	+	-	-
<i>Lecane ludwigii</i> (Eckstein, 1883)	ф	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>Lecane luna</i> (O.F. Müller, 1776)	ф	+	-	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Lecane lunaris</i> (Ehrenberg, 1832)	ф	-	-	+	-	-	-	+	-	-	-
<i>Lecane quadridentata</i> (Ehrenberg, 1832)	ф	+	-	-	+	-	+	-	-	-	-
<i>Lecane scutata</i> (Harring et Myers, 1926)	ф	+	-	-	-	-	+	-	-	-	-
<i>Lepadella ovalis</i> (O.F. Müller, 1786)	ф	-	-	+	-	-	-	+	-	-	-
<i>Lepadella patella</i> (O.F. Müller, 1773)	ф	-	-	+	+	-	-	+	+	-	-
<i>Lophocharis oxysternon</i> (Gosse, 1851)	ф	+	-	-	+	-	+	-	-	+	-
<i>Mytilina mucronata</i> (O.F. Müller, 1773)	ф	-	-	+	+	+	-	-	-	-	-
<i>Mytilina ventralis</i> (Ehrenberg, 1832)	ф	+	-	+	+	+	+	-	-	-	+
<i>Notholca acuminata</i> (Ehrenberg, 1832)	п	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>Notommata aurita</i> (O.F. Müller, 1786)	фп	+	-	+	+	-	-	-	+	+	-
<i>Notommata cyrtopus</i> (Gosse, 1893)	ф	-	-	+	-	-	-	-	+	-	-
<i>Platytias patulus</i> (O.F. Müller, 1786)	ф	-	-	+	+	-	+	-	-	-	-
<i>Platytias quadricornis</i> (Ehrenberg, 1832)	ф	+	-	+	+	+	-	+	-	-	-

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
<i>Ploesoma triacanthum</i> (Bergendal, 1892)	п	+	+	-	-	+	-	-	-	+	+
<i>Ploesoma truncatum</i> (Levander, 1894)	п	+	-	-	-	-	+	-	-	+	+
<i>Polyarthra dolichoptera</i> (Idelson, 1925)	п	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-
<i>Polyarthra euryptera</i> (Wierzejski, 1891)	п	+	-	+	-	+	+	-	+	-	-
<i>Polyarthra longiremis</i> (Carlin, 1943)	п	-	-	-	-	-	+	+	-	-	-
<i>Polyarthra luminosa</i> (Kutikova, 1962)	п	+	-	-	-	-	+	-	-	+	-
<i>Polyarthra major</i> (Burckhardt, 1900)	п	+	+	+	-	+	+	+	+	+	+
<i>Polyarthra minor</i> (Voigt, 1904)	п	+	-	-	-	-	+	+	-	-	-
<i>Polyarthra remata</i> (Skorikov, 1896)	п	+	-	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Polyarthra vulgaris</i> (Carlin, 1943)	п	+	-	-	+	-	+	+	-	+	+
<i>Pompholyx complanata</i> (Gosse, 1851)	п	+	-	-	-	-	+	-	-	-	-
<i>Pompholyx sulcata</i> (Hudson, 1885)	п	-	-	+	-	-	-	+	-	-	-
<i>Rotaria rotatoria</i> (Pallas, 1766)	пп	-	-	-	+	+	+	+	-	+	+
<i>Synchaeta kitina</i> (Rousselet, 1902)	п	+	-	-	+	+	+	+	+	+	+
<i>Synchaeta oblonga</i> Ehrenberg, 1831	п	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>Synchaeta pectinata</i> (Ehrenberg, 1832)	п	+	-	+	-	+	+	+	+	-	-
<i>Synchaeta stylata</i> (Wierzejski, 1893)	п	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-
<i>Testudinella mucronata</i> (Gosse, 1886)	ф	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>Testudinella patina</i> (Hermann, 1783)	ф	+	-	+	-	+	+	+	+	-	-
<i>Testudinella truncata</i> (Gosse, 1886)	ф	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>Trichocerca brachyura</i> (Gosse, 1851)	ф	-	-	+	-	-	+	+	-	-	-
<i>Trichocerca capucina</i> (Wierzejski & Zacharias, 1893)	фп	+	-	-	-	+	+	+	-	+	+
<i>Trichocerca cylindrica</i> (Imhof, 1891)	фп	+	-	+	-	+	+	+	-	-	+

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
<i>Trichocerca elongata</i> (Gosse, 1886)	ф	-	-	+	-	-	-	+	-	-	-
<i>Trichocerca longiseta</i> (Schränk, 1802)	ф	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>Trichocerca pusilla</i> (Lauterborn, 1898)	фп	+	-	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Trichocerca rattus</i> (O.F. Müller, 1776)	ф	+	-	+	+	-	+	+	+	-	-
<i>Trichocerca similis</i> (Wierzejski, 1893)	ф	+	-	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Trichocerca stylata</i> (Gosse, 1851)	фп	+	-	-	-	+	+	+	-	-	+
<i>Trichocerca taurocephala</i> (Hauer, 1931)	фп	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-
<i>Trichocerca weberi</i> (Jennings, 1903)	фп	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-
<i>Trichotria pocillum</i> (O.F. Müller, 1776)	ф	-	-	+	+	-	-	-	+	-	-
<i>Trichotria similis</i> (Stenroos, 1898)	ф	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>Trichotria truncata</i> (Whitelegge, 1889)	ф	-	-	+	+	-	+	+	+	+	-
Cladocera											
<i>Acroperus angustatus</i> (Sars, 1863)	ф	+	-	-	-	-	+	-	-	-	+
<i>Acroperus harpae</i> (Baird, 1834)	ф	+	-	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Alona guttata</i> (Sars, 1962)	ф	-	-	+	+	+	+	+	+	-	-
<i>Alona intermedia</i> (Sars, 1862)	пр	+	-	-	+	-	-	-	+	+	-
<i>Alona quadrangularis</i> (O.F. Müller, 1875)	ф	+	-	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Alonella excisa</i> (Fischer, 1854)	ф	-	-	+	-	-	-	-	+	-	-
<i>Alonella exigua</i> (Lilljeborg, 1901)	ф	-	-	+	+	-	+	-	+	-	-
<i>Alonella nana</i> (Baird, 1850)	ф	+	-	+	+	+	+	-	+	+	+
<i>Biapertura affinis</i> (Leydig, 1860)	ф	+	-	+	-	-	+	+	+	-	-
<i>Bosmina longirostris</i> (O.F. Müller, 1785)	фп	+	-	+	-	+	+	+	+	+	+
<i>Bosmina coregoni</i> (Baird, 1857)	п	+	-	-	+	+	+	+	-	+	-
<i>Bosmina crassicornis</i> (Lilljeborg, 1887)	п	+	-	-	+	+	+	-	-	+	-

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
<i>Bosmina (Eubosmina) cf. cederstrÖmi</i> (SchÖdler, 1866)	п	+	-	-	-	+	-	-	-	-	-
<i>Bosmina (Eubosmina) cf. gibbera</i> (SchÖdler, 1863)	п	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Bosmina (Eubosmina) cf. reflexa</i> (Seligo, 1900)	п	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Bosmina longicornis</i> (Schoedler, 1866)	п	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-
<i>Bosmina longispina</i> (Leydig, 1860)	п	+	-	-	-	-	+	-	-	+	-
<i>Bythotrephes brevimanus</i> (Lilljeborg, 1901)	п	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Bythotrephes crassicaudus</i> (Lilljeborg, 1890)	п	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-
<i>Bythotrephes longimanus</i> (Leydig, 1860)	п	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-
<i>Camptocercus lilljeborgi</i> (Schoedler, 1862)	ф	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>Camptocercus rectirostris</i> (Sars, 1862)	ф	-	-	+	-	-	-	-	+	-	-
<i>Ceriodaphnia laticaudata</i> (P.E. Müller, 1867)	фп	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-
<i>Ceriodaphnia pulchella</i> (Sars, 1862)	фп	+	-	+	+	-	+	+	+	+	+
<i>Ceriodaphnia quadrangula</i> (O.F. Müller, 1785)	фп	+	-	+	+	+	+	+	+	-	+
<i>Ceriodaphnia reticulata</i> (Jurine, 1820)	п	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Chydorus ovalis</i> (Kurz, 1875)	ф	+	-	-	-	-	+	-	-	-	-
<i>Chydorus sphaericus</i> (O.F. Müller, 1785)	фп	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Coronatella rectangula</i> (Sars, 1862)	пп	+	-	-	-	-	+	-	-	-	-
<i>Daphnia cristata</i> (Sars, 1862)	п	+	-	+	-	-	+	+	+	+	+
<i>Daphnia cucullata</i> (Sars, 1862)	п	+	-	+	+	+	+	+	-	+	+
<i>Daphnia galeata</i> (Sars, 1864)	п	+	+	+	-	+	+	+	+	+	+
<i>Daphnia longispina</i> (O.F. Müller, 1785)	п	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-
<i>Daphnia pulex</i> (Leydig, 1860)	п	-	-	-	+	-	+	+	-	-	-

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
<i>Diaphanosoma brachyurum</i> (Liévin, 1848)	фп	+	-	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Diaphanosoma orghidani</i> (Negrea, 1982)	п	+	-	-	+	+	+	+	-	+	+
<i>Disparalona rostrata</i> (Koch, 1841)	ф	+	+	+	+	+	+	+	+	-	+
<i>Eurycercus lamellatus</i> (O.F. Müller, 1776)	ф	-	-	+	-	-	+	+	+	-	-
<i>Flavalona costata</i> (Sars, 1962)	пп	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+
<i>Flavalona rustica</i> (Scott, 1895)	пп	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Graptoleberis testudinaria</i> (Fischer, 1851)	ф	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Ilyocryptus agilis</i> (Kurz, 1874)	пп	+	-	-	+	+	-	+	-	+	+
<i>Lathonura rectirostris</i> (O.F. Müller, 1785)	ф	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-
<i>Leptodora kindtii</i> (Focke, 1844)	п	+	-	-	-	+	+	+	+	+	+
<i>Leydigia leydigi</i> (Schoedler, 1863)	пп	-	-	-	-	-	+	+	+	+	-
<i>Limnosida frontosa</i> (Sars, 1862)	п	+	-	+	-	+	+	-	-	-	-
<i>Macrothrix laticornis</i> (Jurine, 1820)	пп	+	-	-	-	+	+	+	-	+	-
<i>Moina brachiata</i> (Jurine, 1820)	п	+	-	-	-	-	+	+	-	-	-
<i>Moina micrura</i> (Kurz, 1874)	п	+	-	-	-	-	+	+	-	-	-
<i>Monospilus dispar</i> (Sars, 1862)	пп	+	-	-	+	+	+	-	+	+	+
<i>Ovalona karelica</i> (Stenroos, 1897)	ф	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-
<i>Oxyurella tenuicaudis</i> (Sars, 1862)	ф	-	-	+	-	-	-	-	+	-	-
<i>Picripleuroxus laevis</i> (Sars, 1862)	ф	-	-	+	-	-	-	-	+	-	-
<i>Pleuroxus aduncus</i> (Jurine, 1820)	ф	+	-	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Pleuroxus trigonellus</i> (O.F. Müller, 1785)	ф	-	-	+	-	-	-	-	+	-	-
<i>Pleuroxus truncatus</i> (O.F. Müller, 1785)	ф	+	-	+	+	-	+	+	+	+	-
<i>Pleuroxus uncinatus</i> (Baird, 1850)	ф	+	-	-	+	+	+	-	-	+	-

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
<i>Pseudochydorus globosus</i> (Baird, 1843)	ф	+	-	+	+	-	+	+	-	-	+
<i>Polyphemus pediculus</i> (Linnaeus, 1761)	фп	+	-	+	-	-	+	+	+	-	-
<i>Scapholeberis mucronate</i> (O.F. Müller, 1776)	ф	+	-	+	+	+	+	+	+	+	-
<i>Sida crystallina</i> (O.F. Müller, 1776)	ф	+	-	+	+	+	+	+	+	-	-
<i>Simocephalus serrulatus</i> (Koch, 1841)	ф	-	-	+	-	-	-	-	+	-	-
<i>Simocephalus vetulus</i> (O.F. Müller, 1776)	ф	+	-	+	+	-	+	+	+	+	+
Copepoda											
<i>Acanthocyclops americanus</i> (Marsh, 1892)	п	+	-	-	+	+	+	+	-	+	+
<i>Cyclops abyssorum</i> (Sars, 1863)	п	+	-	-	-	-	+	-	-	+	+
<i>Cyclops kolensis</i> (Lilljeborg, 1901)	п	+	-	-	-	-	+	-	-	-	+
<i>Cyclops strenuus</i> (Fischer, 1851)	пп	+	+	+	+	-	+	+	+	+	+
<i>Cyclops vicinus</i> (Uljanin, 1875)	п	+	-	+	+	+	+	+	-	+	+
<i>Eucyclops denticulatus</i> (Graeter, 1903)	ф	-	-	+	-	-	-	+	+	-	-
<i>Eucyclops macruroides</i> (Lilljeborg, 1901)	ф	-	-	+	-	-	-	+	+	-	-
<i>Eucyclops macrurus</i> (Sars, 1863)	ф	-	-	+	-	-	-	+	+	-	-
<i>Eucyclops serrulatus</i> (Fischer, 1851)	ф	+	-	+	-	+	+	+	+	+	+
<i>Eucyclops speratus</i> (Lilljeborg, 1901)	ф	-	-	+	-	-	-	+	+	-	-
<i>Eudiaptomus gracilis</i> (Sars, 1863)	п	+	-	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Eudiaptomus graciloides</i> (Lilljeborg, 1888)	п	+	-	+	-	-	+	-	-	+	+
<i>Eurytemora caspica</i> (Sukhikh & Alekseev, 2013)	п	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+
<i>Eurytemora lacustris</i> (Poppe, 1887)	п	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-
<i>Eurytemora velox</i> (Lilljeborg, 1853)	фп	-	+	+	-	-	+	+	+	+	+
<i>Heterocope appendiculata</i> (Sars, 1863)	п	+	-	-	+	-	+	-	-	+	+

Продолжение таблицы 1

[illegible]