

УДК 574.583

ПРОСТРАНСТВЕННО-ВРЕМЕННАЯ ДИНАМИКА ВИДОВОЙ СТРУКТУРЫ ЗООПЛАНКТОННЫХ СООБЩЕСТВ ЧЕБОКСАРСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

© 2025 г. Г. В. Шурганова^{а, *}, В. С. Жихарев^а, Д. Е. Гаврилко^а, И. А. Кудрин^а, Т. В. Золотарева^а, А. А. Колесников^{а, б}

^аНациональный исследовательский Нижегородский государственный университет им. Н.И. Лобачевского, Нижний Новгород, Россия

^бНижегородский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии, Нижний Новгород, Россия

*e-mail: galina.nngu@mail.ru

Поступила в редакцию 25.04.2024 г.

После доработки 10.06.2024 г.

Принята к публикации 13.06.2024 г.

В результате многолетнего мониторинга (1982–2021 гг.) видовой структуры зоопланктоценозов Чебоксарского водохранилища изучена ее межгодовая динамика. Перестройки видовой структуры зоопланктонных сообществ, сопровождающиеся изменением занимаемых зоопланктоценозами акваторий, свидетельствуют о продолжающихся активных динамических процессах в экосистеме водохранилища без признаков стабилизации. В основных зоопланктоценозах Чебоксарского водохранилища выявлено два вида межгодовой динамики видовой структуры. Первый вид – типичная динамика, характерная для правобережного речного и переходного ценозов, при которой в первые годы существования водохранилища скорости их перестройки имели большую величину, с течением времени они убывали, и выявлялось направление накапливающихся изменений. Второй вид динамики наблюдали в озерном зоопланктоценозе, где сукцессия носила двухэтапный характер со сменой направления перестройки. В первые годы существования водохранилища происходило значительное увеличение численности коловраток и веслоногих ракообразных. С пятого года его существования характер перестроек существенно изменился: усилились лимнофильные черты при значительном возрастании численности ветвистоусых ракообразных *Chydorus sphaericus* (O.F. Müller, 1875), *Daphnia galeata* Sars, 1862. В отличие от первых лет после зарегулирования стока, смена направления перестройки ценоза произошла в отсутствие существенных изменений внешних условий и без значительных колебаний скорости перестройки, что позволило предположить преимущественно эндогенный характер этого процесса. На акватории Чебоксарского водохранилища за весь период наблюдений регистрировали дискретные по видовой структуре сообщества зоопланктона, при этом с течением времени произошло значительное усиление лимнофильных черт в большинстве сообществ.

Ключевые слова: водохранилище, зоопланктоценоз, видовая структура, пространственно-временная динамика, сукцессия

DOI: 10.31857/S0320965225010062, **EDN:** CFONRE

ВВЕДЕНИЕ

Темпы создания водохранилищ на планете в прошлом XX в. могут быть охарактеризованы как “водохранилищный взрыв” (Водохранилища..., 1986). Крупнейшие речные системы Европы и Америки подверглись реконструкции гидростроительством (Водохранилища..., 1986; Авакян и др., 1987; Эдельштейн, 1998). Создание каскада водохранилищ представляет собой колоссальный по масштабам природный экологический эксперимент, неизбежно вызывающий существенные изменения гидрологического режима исходных

водотоков и водоемов. При этом неизбежно происходят кардинальные структурные перестройки гидробиоценозов этих водоемов, представляющие собой экзогенную сукцессию, необходимость выявления которой с момента создания водохранилищ на протяжении длительного периода их существования очевидна и актуальна (Водохранилища..., 1986; Шурганова, 2007).

Характерная особенность водохранилищ – высокая динамичность развития, позволяющая проследить этапы формирования их гидробиоценозов, а также изучить особенности количественных

и качественных перестроек в пространстве и во времени на протяжении жизни одного поколения исследователей. Установлению закономерностей этих перестроек водохранилищ, в том числе зоопланктонных сообществ, посвящены работы многих исследователей (Дзюбан, Мордухай-Болтовской, 1965; Дзюбан, 1977; Волга..., 1978; Ривьер и др., 1982; Ривьер, 1998, 2002; Тимохина, 2000; Гольд и др., 2006; Лазарева, 2005, 2020; Целищева, Лазарева, 2021) и многие другие.

При зарегулировании стока рек и создании водохранилищ “стартует”, запускается экзогенная сукцессия гидробиоценозов. Особый интерес представляет ее направление и развитие, скорость протекания в отдельных сообществах водных организмов на протяжении десятилетий существования водохранилищ. В ряде исследований показано, что при интенсивном воздействии на водохранилища их гидробиоценозы не стабилизируются, а деградируют, выделяется так называемый этап “антропогенной дестабилизации” (Кузнецов, 1997), регрессивной эволюции (Яковлев, 2002), сопровождающейся снижением биологического разнообразия и продукции консументов.

Для корректного выявления сукцессионных процессов водохранилищ необходимо, прежде всего, решить сложную задачу пространственного размещения сообществ зоопланктона на их акваториях. Водные сообщества менее определены в пространстве, чем наземные, их труднее выделить, указать отличительные признаки, установить их границы. Кроме того, под воздействием комплекса факторов, в том числе и антропогенных, водные сообщества меняют свою структуру и границы (Vannote et al., 1980; Ward, Stanford, 1983; Виноградов, Суханова, 1987; Боратов, 1995; Крылов, 2003; Townsend, 1989; Sabater, Vila, 1991; Telesh, 1995 и многие др.).

Таким образом, до настоящего времени остаются нерешенными проблемы выделения зоопланктоценозов и занимаемых ими акваторий водохранилищ, оценки динамики их пространственного размещения, определения и динамики границ биотических сообществ, скорости и направленности перестроек видовой структуры зоопланктона на разных этапах существования водохранилищ и формирования новых планктонных сообществ; не установлены причины, определяющие различия в характере пространственного размещения планктонных сообществ. Решение этих проблем, фундаментальных и традиционных в экологии, представляется нам актуальным.

Цель настоящей работы — на основе представлений о видовой структуре зоопланктонных сообществ как многомерной динамической системе выявить пространственно-временную динамику

их формирования и развития на примере Чебоксарского водохранилища.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Чебоксарское водохранилище — самое молодое в системе Волжского каскада, является пятой его ступенью и входит в систему водоемов Средней Волги. Водохранилище расположено в центре Среднего Поволжья на границе двух подзон лесной зоны (Волга..., 1978), образовано в результате зарегулирования р. Волги у г. Новочебоксарска плотиной Чебоксарской ГЭС осенью 1980 г. Проектным заданием предусматривалось доведение уровня водохранилища до НПУ 68 м БС. Однако в результате несвоевременного ввода в эксплуатацию гидротехнических сооружений график наполнения был изменен. К настоящему времени водохранилище существует в режиме промежуточного наполнения НПУ 63 м БС. По конфигурации оно относится к водохранилищам пойменного типа, по морфометрическим характеристикам (объему и площади водного зеркала) — к руслово-озерным, по глубине — к мелководным водоемам. Водохранилище характеризуется высоким коэффициентом водообмена (20.9 год^{-1}) (Литвинов, 2000; Минеева, 2004).

Общая площадь водохранилища от г. Нижний Новгород до г. Новочебоксарска — 1213 км^2 , среднегодовой расход воды через плотину — $3490 \text{ м}^3/\text{с}$. Бассейн р. Оки составляет ~40% общего речного стока со среднегодовым расходом $1255 \text{ м}^3/\text{с}$. В озерной части водохранилища глубины $>20 \text{ м}$, максимальная ширина достигает 16 км . В речной части водохранилища глубина $\leq 15 \text{ м}$, ширина $1\text{--}2 \text{ км}$. В период летней межени в водохранилище ниже устья р. Оки скорость течения составляет $0.40\text{--}0.50 \text{ м/с}$, к устьевой области р. Ветлуга снижается до $0.17\text{--}0.23 \text{ м/с}$ (Капустин и др., 2019). Уникальность Чебоксарского водохранилища состоит в формировании его за счет двух разнородных по комплексу гидрофизических и гидрохимических характеристик водных потоков, поступающих из Горьковского водохранилища и р. Оки. Чебоксарское водохранилище испытывает сильное постоянное многоплановое антропогенное воздействие, выражающееся в значительном загрязнении его вод, а также нестабильности уровня режима на отдельных его акваториях. Правобережный речной участок водохранилища, расположенный ниже впадения р. Оки, является одним из наиболее загрязненных в пределах всего Волжского каскада (Минеева, 2004; Шурганова, 2007).

В работе использовали материалы, собранные в ходе экспедиционных исследований 1979, 1982, 1985, 1991, 2002, 2011, 2020 и 2021 гг. в пелагиали Чебоксарского водохранилища. Пробы

зоопланктона отбирали с борта экспедиционного судна в период летней межени планктонной сетью (размер ячеи 70 мкм) при помощи тотальных ловов от дна до поверхности. Пробы фиксировали 40%-ным формалином и этикетировали. Обследовали все участки водохранилища — от плотины Нижегородской ГЭС до плотины Чебоксарской ГЭС. Станции отбора проб расположены створами (правый и левый берег), пробы отбирали на постоянных 18 станциях (рис. 1).

Для идентификации, определения численности и биомассы зоопланктона использовали световую микроскопию. Образцы зоопланктона, собранные в 2020 и 2021 гг. исследовали с помощью стереомикроскопа Zeiss Stemi 2000C (Carl Zeiss Micrography, Германия), для детального морфологического анализа использовали световой микроскоп Olympus CX43 (Olympus Corporation, Япония). За период 1979, 1982, 1985, 1991, 2002, 2011 гг. применяли архивные данные. Таксономическую принадлежность организмов зоопланктона определяли по работам (Определитель..., 2010; Коровчинский и др., 2021). Доминантные виды выделяли по их относительной численности (>10% общей численности зоопланктона).

На основе единого представления видовой структуры зоопланктона в многомерном векторном пространстве численностей видов применяли методические подходы к: выделению основных зоопланктоценозов и определению занимаемых ими акваторий водохранилищ; количественной оценке сходств и различий видовой структуры планктонных сообществ с использованием “дискриминантных” численностей зоопланктона; выявлению скорости и направления перестроек видовой структуры планктонных сообществ способом выделения “количественных” и “структурных” составляющих вектора межгодовых перестроек; исследованию многолетней динамики видовой структуры зоопланктоценозов.

Основой этих представлений является интерпретация пробы в терминах многомерной

геометрии. Проба может быть представлена точкой в многомерном пространстве (гиперпространстве). Координаты этой точки содержат полные сведения, имеющиеся в базах данных (списках видов с указанием численностей отдельных видов). Мерность пространства равна числу видов в пробе. Расстояние между точками в многомерном пространстве характеризует степень близости проб.

Нами было предложено соотносить не точки в многомерном пространстве, а векторы, соединяющие начало координат и эти точки. Близость направления векторов определяется близостью относительных численностей видов и измеряется косинусом угла между ними (от 0 для зоопланктоценозов, не содержащих общих видов, до 1 для зоопланктоценозов с идентичной видовой структурой). Далее проводили кластеризацию видовой структуры зоопланктоценозов по близости направления векторов с использованием формализма многомерного векторного анализа (Шурганова, Черепенников, 2004, 2006; Черепенников и др., 2004; Шурганова, 2007).

Для решения задачи идентификации ценозов вектор дискриминантных численностей представлен как сумма двух векторов. Первый вектор имеет то же самое соотношение численностей видов и потому характеризует лишь количественные различия зоопланктоценозов. Второй вектор характеризует изменение соотношений в численностях видов, т. е. структурные различия зоопланктоценозов. При этом нами принято, что однонаправленное для всех видов увеличение или снижение численности организмов ценоза с сохранением соотношения численностей видов — количественные составляющие изменений, не приведут к изменению структуры сообщества. Однако изменение видового состава и соотношения численностей отдельных видов влечет за собой структурные перестройки ценоза вплоть до возникновения нового с определенным сочетанием видов и характерными для него количественными показателями развития.

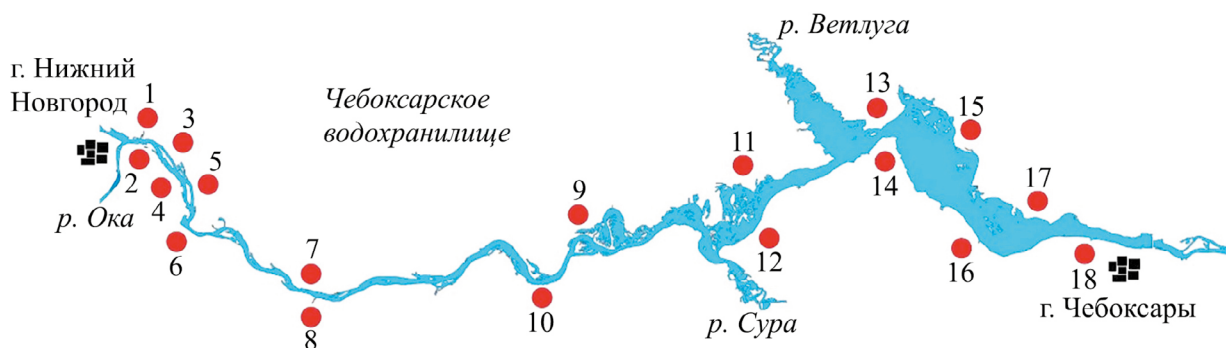


Рис. 1. Схема Чебоксарского водохранилища. Станции отбора проб: 1, 2 — г. Нижний Новгород; 3, 4 — Артемовские луга; 5, 6 — г. Кстово; 7, 8 — г. Лысково; 9, 10 — с. Фокино; 11, 12 — пгт. Васильсурск; 13, 14 — г. Козьмодемьянск; 15, 16 — с. Ильинка; 17, 18 — г. Чебоксары.

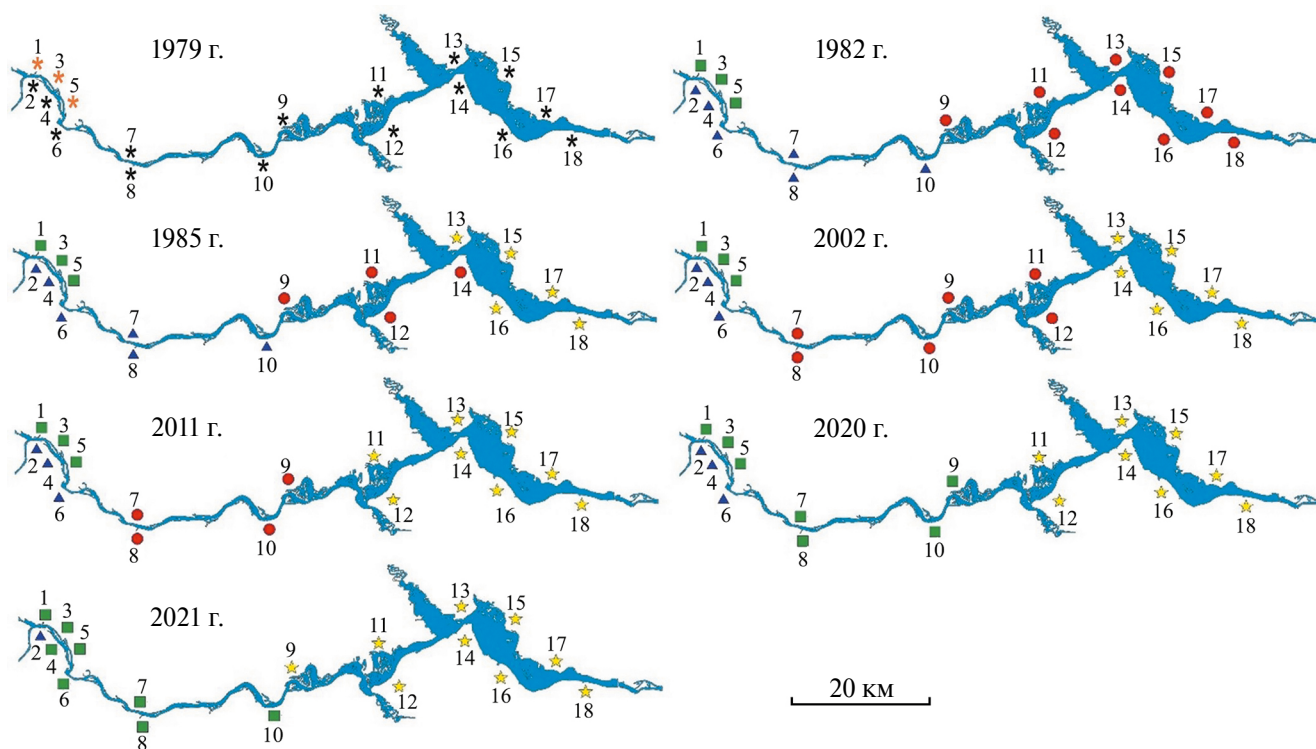


Рис. 2. Пространственное размещение зоопланктоценозов на акватории р. Волги (1979 г.) и Чебоксарского водохранилища в разные годы исследований. Зоопланктоценозы: ★ — лимнофильный, ★ — реофильный, ■ — левобережный речной, ▲ — правобережный речной, ● — переходный, ☆ — озерный. Нумерация и название станций отбора проб, как на рис. 1.

Для описания динамики видовой структуры сообщества (скоростей и направлений этого процесса) определяли вектор его годовой перестройки, соединяющий точки — изображения видовой структуры сообщества в многомерном пространстве численностей видов в предшествующий и последующие годы. Все параметры этого вектора характеризуют абсолютную скорость изменений, произошедших за год. Покомпонентные разложения этих векторов представляют собой таблицы скоростей изменения численностей видов и, соответственно, определяют биологический смысл перестроек. Вектор дискриминантных численностей видов применяли не только для оценки различий видовой структуры сообществ в пространстве, но и для определения скоростей и направлений изменения видовой структуры ценоза во времени. Эти изменения, как и вектор дискриминантных численностей, имеют как количественные, так и структурные составляющие. В работе мы использовали структурные составляющие (Шурганова, Черепенников, 2004, 2006; Черепенников и др., 2004).

Методы выделения сообществ зоопланктона Чебоксарского водохранилища в период 1982, 1985, 1991, 2002, 2011 гг. подробно описаны в работах Г.В. Шургановой и др. (2003, 2004, 2005, 2007). Для выделения сообществ зоопланктона в 2020 и 2021 гг. в качестве метрики сходства использовали

косинус угла между векторами численности видов (Borcard, 2011). В обоих случаях применяли иерархическую кластеризацию по средним связям, а оптимальное количество кластеров выбирали на основе анализа ширины силуэта и корреляции кластеров Мантеля. Все расчеты и визуализацию результатов проводили с использованием программного обеспечения с открытым исходным кодом R (пакеты “vegan”, “cluster”) (Legendre, Legendre, 2012; Yakimov et al., 2016).¹

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Водные массы Чебоксарского водохранилища формируются из двух потоков: левобережного, поступающего из Горьковского водохранилища, и правобережного, из р. Оки. На акватории Чебоксарского водохранилища в разные годы его существования были выявлены пространственно-непрерывные области, характеризующиеся сходством видовой структуры, которые авторы считают областями пространственного расположения отдельных планктонных сообществ (рис. 2).

Необходимое условие для исследования динамики перестроек видовой структуры планктонных

¹ R Core Team. R: A language and environment for statistical computing. 2023. URL: <http://www.R-project.org/>

сообществ в условиях нового водохранилища — анализ материала, содержащего сведения о видовой структуре зоопланктона реки, на которой построено водохранилище. Применение метода многомерного векторного анализа позволило выделить на акватории р. Волги, занятой впоследствии Чебоксарским водохранилищем, два зоопланктоценоза. Большую часть акватории р. Волги занимал зоопланктоценоз, идентичный по составу, доминированию и обилию окскому планктону. В ценозе преобладали реофильные коловратки рода *Brachionus* с доминирующими по численности *B. calyciflorus* Pallas, 1776 (31.8%) и *B. angularis* Gosse, 1851 (13.2%). Этот ценоз можно охарактеризовать как “коловраточный”, реофильный. Значительно меньшую часть акватории р. Волги занимал зоопланктоценоз, видовой состав которого включал комплекс доминирующих видов, характерных для Горьковского водохранилища (*Chydorus sphaericus* (O.F. Müller, 1875) (13.3%), *Keratella quadrata* (Müller, 1876) (14.1%), науплии (23.7%) и копепоиды (12.4%) ракообразных (рис. 2). Этот ценоз можно охарактеризовать как лимнофильный.

В первые годы существования Чебоксарского водохранилища происходили не только значительные изменения пространственного размещения зоопланктоценозов, но и возникновение новых. Анализ этих процессов позволил установить, что из исходных двух речных лево- и правобережного зоопланктоценозов на акватории последнего уже на второй год существования водохранилища (1982 г.) возник новый переходный, первоначальный водохранилищный зоопланктоценоз (рис. 2), характеризовавшийся преобладанием веслоногих науплиальных и копепоидных стадий, а также типичных пелагобионтов водохранилищ *Ch. sphaericus*, *Daphnia galeata* Sars, 1862 и др. (табл. 1). Следует отметить коренные перестройки видовой структуры этого ценоза по сравнению с занимавшим соответствующую акваторию р. Волги до создания водохранилища реофильным ценозом. Типичный реофильный волжский зоопланктоценоз заменился лимнофильным с численным преобладанием веслоногих ракообразных науплиальных и копепоидных стадий и водохранилищных видов. Левобережный речной зоопланктоценоз, как и

Таблица 1. Доминирующие таксоны (доля в общей численности $\geq 10\%$) зоопланктоценозов Чебоксарского водохранилища в различные периоды исследования

Год	Реофильный ценоз		Лимнофильный ценоз	
	левобережный речной	правобережный речной	переходный	озерный
1982	<i>Chydorus sphaericus</i> (25.8), Copepodit Juv. (14.0), <i>Daphnia galeata</i> (10.2)	<i>Brachionus calyciflorus</i> (26.0), <i>Chydorus sphaericus</i> (24.3)	Nauplii Copepoda (25.7), Copepodit Juv. (19.7)	—
1985	<i>Chydorus sphaericus</i> (20.7), Copepodit Juv. (11.2)	<i>Brachionus calyciflorus</i> (28.0), <i>B. angularis</i> (13.1)	Nauplii Copepoda (42.4), <i>Chydorus sphaericus</i> (11.8), <i>Polyarthra major</i> (11.5)	Nauplii Copepoda (35.1), <i>Daphnia galeata</i> (11.6), Copepodit Juv. (11.6)
2002	Nauplii Copepoda (27.0), <i>Brachionus calyciflorus</i> (14.0), Copepodit Juv. (13.0), <i>Chydorus sphaericus</i> (12.0)	<i>Brachionus calyciflorus</i> (37.0), Nauplii Copepoda (11.0)	<i>Euchlanis dilatata</i> (20.0), <i>Chydorus sphaericus</i> (13.0), <i>Brachionus calyciflorus</i> (12.0), Nauplii Copepoda (11.0)	<i>Daphnia galeata</i> (27.0), <i>Chydorus sphaericus</i> (25.0), Nauplii Copepoda (15.0), Copepodit Juv. (10.0)
2011	<i>Bosmina longispina</i> (27.4), Copepodit Juv. (17.9), <i>Daphnia galeata</i> (14.0), <i>Eudiaptomus gracilis</i> (11.7)	<i>Moina brachiata</i> (49.0), <i>Asplanchna priodonta</i> (12.6)	Nauplii Copepoda (40.9), Copepodit Juv. (22.3), <i>Daphnia cucullata</i> (13.0)	Copepodit Juv. (26.0), <i>Daphnia galeata</i> (20.1), <i>D. cucullata</i> (15.6), Nauplii Copepoda (12.2)
2020	<i>Daphnia galeata</i> (41.6), <i>Euchlanis dilatata</i> (25.8), <i>Keratella quadrata</i> (20.8)	<i>Brachionus calyciflorus</i> (93.0)	—	<i>Daphnia cucullata</i> (25.6), Nauplii Copepoda (23.3), Copepodit Juv. (19.4)
2021	<i>Brachionus calyciflorus</i> (21.9), <i>Conochilus unicornis</i> (21.5), <i>Euchlanis dilatata</i> (14), Nauplii Copepoda (13.2)	<i>B. calyciflorus</i> (17.9), <i>B. angularis</i> (13.4), <i>Synchaeta pectinata</i> (11.4), <i>Conochilus coenobasis</i> (10.3)	—	Nauplii Copepoda (31.9), Copepodit Juv. (15.7), <i>Daphnia galeata</i> (13.2), <i>D. cucullata</i> (11.9)

Примечание. “—” — данные отсутствуют.

до зарегулирования р. Волги, представлял собой трансформированный зоопланктоценоз приплотинной части Горьковского водохранилища. В комплекс доминирующих видов входили типичные пелагобионты водохранилищ. Доминировали *Ch. sphaericus*, *D. galeata* и веслоногие копеподитные стадии (табл. 1). В правобережном речном ценозе в 1982 г. доминировали *B. calyciflorus* и *Ch. sphaericus* (табл. 1).

К 1985 г. первоначально небольшая акватория озерного зоопланктоценоза, примыкающая к Чебоксарской ГЭС, увеличилась за счет сокращения акватории переходного ценоза (рис. 2). Это сопровождалось ростом различий видовой структуры переходного и озерного зоопланктоценозов. Если в переходном ценозе второе по численности место занимал мелкий ветвистоусый рачок *Ch. sphaericus*, то в озерном — крупный пелагобионт *D. galeata* (табл. 1). В число субдоминантов переходного зоопланктоценоза входила лимнофильная коловратка *Polyarthra major* Burckhardt, 1900, озерного — наряду с веслоногими ракообразными копеподитными стадиями — *Asplanchna priodonta* Gosse, 1850. Кроме того, сохранилось различие лево- и правобережных речных зоопланктоценозов. Левобережный речной ценоз остался почти неизменным по сравнению с 1982 г., сохранив прежний порядок доминантов. Правобережный речной ценоз характеризовался незначительным изменением видовой структуры, сохраняя реофильные черты.

Интенсивная перестройка видовой структуры зоопланктоценозов, сопровождавшаяся изменением занимаемых ими акваторий водохранилища, закончилась к началу 1990-х годов. С этого времени на акватории Чебоксарского водохранилища сформировались четыре различающиеся между собой по видовой структуре зоопланктоценоза: два лимнофильных (левобережный речной и озерный), реофильный (правобережный речной) и реофильно-лимнофильный (переходный). Такая картина пространственного размещения планктонных сообществ имела место на протяжении последующих лет существования водохранилища, что подтверждают данные 1990 и 2002 гг.

В 1990 г. наблюдали возросшее доминирование в левобережном речном зоопланктоценозе лимнофильной коловратки *Conochilus unicornis* Rousset, 1892, а также ветвистоусого рачка *Bosmina longirostris* (O.F. Müller, 1785), в правобережном речном — *Ch. sphaericus* и *B. longirostris* (табл. 1). На акватории, занимаемой переходным зоопланктоценозом, по сравнению с 1985 г., доминант и субдоминант поменялись местами, также усилилась роль *D. galeata* и *B. longirostris* (табл. 1). В озерном зоопланктоценозе *Ch. sphaericus* заменил науплиев Соперода в качестве доминанта (табл. 1). Субдоминантом продолжал оставаться ветвистоусый рачок *D. galeata*.

К 2002 г. акватория переходного ценоза увеличилась за счет сокращения таковой правобережного речного (рис. 2). Переходный зоопланктоценоз занимал акваторию водохранилища от г. Лысков до пгт. Васильсурск (рис. 2). Левобережный речной зоопланктоценоз характеризовался численным преобладанием науплиев и копеподитов Соперода и *Ch. sphaericus* (табл. 1). В число доминантов входила реофильная коловратка *B. calyciflorus* (табл. 1), численность которой в левобережном речном ценозе возросла в результате увеличения притока окских вод в водохранилище (Шурганова, 2005). Наибольшее число видов зоопланктона правобережного речного сообщества принадлежало коловраткам, преимущественно представителям рода *Brachionus* (*B. calyciflorus*, имеющего несколько морфологически различных форм, а также *B. quadridentatus* Hermann, 1783, *B. angularis* Gosse, 1851, *B. diversicornis* (Daday, 1883) и др.) (табл. 1). Среди веслоногих ракообразных преобладали науплии. Зоопланктоценоз переходного участка водохранилища, занимавший акваторию между лево- и правобережными речными и озерным зоопланктоценозами (рис. 2), имел и лимнофильные, и реофильные черты. Наряду с лимнофильными коловратками *Euchlania dilatata* Ehrenberg, 1832, здесь присутствовали представители реофильного планктона, преимущественно *B. calyciflorus* (табл. 1). Преобладающими видами рачкового планктона были *Ch. sphaericus*, а также науплии и копеподиты Соперода (табл. 1). Видовая структура озерного зоопланктоценоза отличалась преобладанием ракообразных, преимущественно Cladocera. Доминирующими видами в этом ценозе являлись *D. galeata* и *Ch. sphaericus* (табл. 1).

В 2011 г. на основании мер сходства видовой структуры зоопланктона по станциям отбора проб на акватории водохранилища, как и в предыдущие годы, было выделено четыре основных зоопланктоценоза. Достаточно четкими были левобережный и правобережный речные зоопланктоценозы и менее четкими — переходный и озерный. Левобережный речной зоопланктоценоз, как и ранее, представлял собой трансформированный и обедненный количественно зоопланктоценоз Горьковского водохранилища с численным преобладанием ракообразных. Правобережный речной зоопланктоценоз, находящийся под формирующим влиянием р. Оки, характеризовался значительным развитием ветвистоусого рачка *Moina brachiata* (Jurine, 1820) и коловратки *A. priodonta* (табл. 1). Значение реофильных коловраток рода *Brachionus* снизилось по сравнению с предыдущими годами. Таким образом, в 2011 г. на акватории водохранилища выделены дискретные по видовой структуре зоопланктоценозы. Характерно значительное усиление лимнофильных черт во всех сообществах

зоопланктона, что, по-видимому, представляет собой следующий этап направленного изменения их видовой структуры.

В 2020 и 2021 гг. вновь произошли изменения пространственного размещения зоопланктоценозов. При этом не наблюдали возникновения новых ценозов, а отмечали исчезновение уже имеющихся за счет перестройки видовой структуры. Так, переходный зоопланктоценоз полностью исчез, его акваторию занял озерный зоопланктоценоз (рис. 2). Границы правобережного речного зоопланктоценоза в 2020 г. остались неизменными по сравнению с 2002 и 2011 гг. В 2021 г. площадь правобережного зоопланктоценоза значительно сократилась (рис. 2). Правобережный зоопланктоценоз в 2020 г. отличался монодоминированием коловратки *B. calyciflorus*, ее доля в общей численности составляла 93%. В 2021 г. доминантный комплекс правобережного зоопланктоценоза был более разнообразным. Помимо традиционно доминирующих видов рода *Brachionus* в доминантный комплекс вошли коловратки *Synchaeta pectinata* Ehrenberg, 1832 и *Conochilus coenobasis* Skorikov, 1914 (табл. 1). Комплекс доминирующих видов левобережного речного зоопланктоценоза в 2020 и 2021 гг. существенно различался. В 2020 г. доминировали *D. galeata*, *E. dilatata* и *Keratella quadrata* (Müller, 1786) (табл. 1). В 2021 г. основу зоопланктона этого ценоза формировали коловратки *B. calyciflorus*, *Conochilus unicornis* Rousselet, 1892, *E. dilatata*, а также науплии веслоногих ракообразных (табл. 1). Доминирующие виды озерного зоопланктоценоза в 2020 и 2021 г. были сходными, преобладали фильтраторы рода *Daphnia*, а также науплии и копеподиты веслоногих ракообразных (табл. 1).

При сохранении почти неизменной относительной численности видов на акватории планктонного сообщества увеличение количественных показателей развития зоопланктона в представлении видовой структуры в многомерном

векторном пространстве численностей видов можно интерпретировать как увеличение “количественной” составляющей различий характеристик видовой структуры зоопланктона при постоянстве “структурной” составляющей. Возрастание “структурной” составляющей означает увеличение различий видовой структуры зоопланктоценозов (Шурганова, 2007).

В основных зоопланктоценозах Чебоксарского водохранилища имели место два вида динамики видовой структуры. Первый — это типичная динамика, характерная для правобережного речного и переходного ценозов, при которой в первые годы существования водохранилища скорости их перестройки имели большую величину. Однако процесс носил колебательный характер, вследствие чего суммарные результирующие перестройки за этот период невелики. С течением времени скорости трансформации ценозов убывали, и выявлялось направление накапливающихся изменений.

Второй вид динамики наблюдали в озерном зоопланктоценозе (рис. 3). Здесь сукцессия носила двухэтапный характер со сменой направления перестройки. В первые годы существования водохранилища (период значительных межгодовых перестроек) на фоне сокращения численности реофильных коловраток рода *Brachionus* (*B. calyciflorus*, *B. angularis* и др.) произошло существенное увеличение количества веслоногих ракообразных ювенильных стадий, коловраток родов *Synchaeta* и *Asplanchna*, а также ветвистоусых *B. longirostris*, и менее существенное — *D. galeata*. Скорости перестройки в этот период времени имели значительную величину (рис. 3а), однако сама перестройка носила колебательный характер. Скорость изменения в первый год перестройки была высокой и совпадала по направлению с перестройками переходного зоопланктоценоза. Происходило значительное увеличение численности коловраток и веслоногих ракообразных

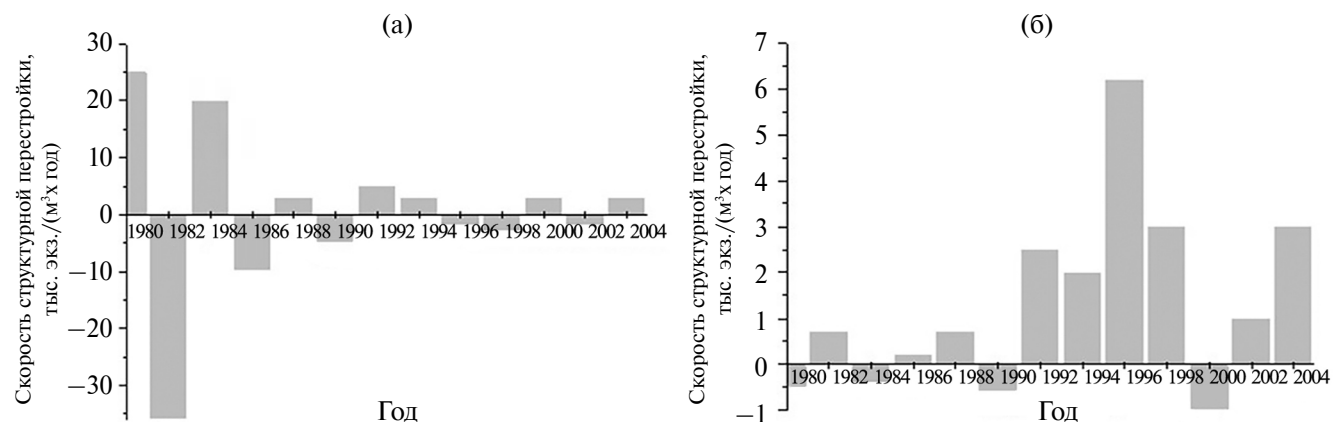


Рис. 3. Гистограмма скорости структурных перестроек озерного ценоза: а — проекции на вектор структурных перестроек с 1979 по 1984 гг.; б — проекции на вектор структурных перестроек с 1985 по 2003 гг.

при существенном снижении численности ветвистоусых ракообразных. Такое заключение следует из детального анализа скорости структурных перестроек на основе распределения составляющих их численностей основных систематических групп зоопланктона — коловраток, ветвистоусых и веслоногих ракообразных. Обилие групп зоопланктона, в свою очередь, основывается на исходных базах данных, включающих список видов зоопланктона и численность каждого вида в каждой исследуемой пробе.

В следующем году скорость изменений в ценозах вновь имела значительную величину, но перестройка происходила в противоположном направлении. Вектор скорости был отрицательным. Численность коловраток уменьшалась, численность ветвистоусых и веслоногих ракообразных значительно увеличивалась. С 1985 г. скорости трансформации сообщества в этом направлении были очень малы по сравнению с величинами скоростей в направлении второго этапа перестройки (рис. 3). С пятого года существования водохранилища характер перестроек озерного ценоза существенно изменился. В этот период отличительной его особенностью было усиление лимнофильных черт при значительном возрастании численности ветвистоусых ракообразных *Ch. sphaericus* и *D. galeata*. В отличие от первых лет после зарегулирования стока, смена направления перестройки ценоза произошла в отсутствие существенных изменений внешних условий и без значительных колебаний скорости, что позволяет предположить преимущественно эндогенный характер этого процесса.

Наименее устойчивые процессы перестройки наблюдали в левобережном речном ценозе. Скорости межгодовых перестроек в этом ценозе имели большую величину на протяжении всего периода наблюдений, сравнимую со скоростями первых лет в других ценозах. Следует отметить, что левобережный речной ценоз, занимающий сравнительно мелководный участок водохранилища, испытывает влияние постоянных попусков воды из Горьковского водохранилища, необходимые для подъема уровня воды и прохождения судов. Это обстоятельство отражается на величине межгодовых изменений видовой структуры зоопланктона.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Решение задачи пространственно-временной динамики видовой структуры сообществ гидробионтов требует, прежде всего, корректного выявления пространственного размещения гидробиоценозов на акваториях водохранилищ. Имеются многочисленные сведения по пространственному размещению гидробионтов, в том числе и зоопланктона волжских, днепровских, камских,

ангарских водохранилищ (Планктон..., 1981; Современное состояние..., 2002); Романова и др., 1996; Тимохина, 2000; Ануфриева, 2001; Экологические..., 2001; Ривьер, 2002; Столбунова, 2002; Малинина и др., 2006; Целищева, Лазарева, 2021; Лазарева, Сабитова, 2021 и многие др.). В работах (Nogueira, 2001; Fernandez-Rosado, Lucena, 2001; Branco et al., 2002; Garcia et al., 2002 и др.) районирование участков водохранилищ проведено на основе внешних по отношению к сообществам зоопланктона экологических факторов среды. Чаще всего выделяли зоопланктоценозы речной, озерной частей водохранилищ, основных плесов, зон мелководий — участков водоема, различающихся по гидрологическим, гидрохимическим и другими абиотическим факторам. Далее в выделенных сообществах проводили анализ видовой структуры зоопланктона.

Однако наибольший интерес представляет точное выделение структурно-однородных участков биотопов, основанное на видовой структуре идентифицированных видов гидробионтов, в частности, зоопланктона. Необходимость и важность оценки местообитаний по распределению самих организмов как бы с их собственной “точки зрения”, а не с точки зрения исследователя подчеркивали ряд исследователей еще в 1970-х годах прошлого столетия (Сагайдачный и др., 1977; Гиляров, 1978). Для решения этой важной задачи мы использовали методы многомерного векторного анализа. Выделение планктонных сообществ на основе представлений о видовой структуре как многомерной динамической системе важно, поскольку “смешивание” в один массив данных проб, принадлежащих к разным сообществам, может существенно исказить представления об их видовой структуре и динамике развития, а также дать некорректное понимание их пространственного размещения (Шурганова, 2007). Известно (Эдельштейн, 1991 и др., Экологические..., 2001), что многие водохранилища (Рыбинское, Куйбышевское и др.) имеют обширные плесы с различной видовой структурой сообществ гидробионтов, в частности, зоопланктона. Для корректной оценки видовой структуры зоопланктоценозов водохранилища в целом необходимо выделить отдельные планктонные сообщества и занимаемые ими акватории.

Видовая структура планктонного сообщества в представлении многомерного векторного пространства численностей популяций составляющих его видов сочетается с концепцией многомерной экологической ниши Дж. Хатчинсона (Hutchinson, 1957). При этом используются определенные геометрические представления для описания видовой и нишевой структур сообществ гидробионтов.

Представленный в работе подход ранее был использован для еще одного водохранилища

Средней Волги — Горьковского. Горьковское и Чебоксарское водохранилища существенно различаются по величине среднегодового водообмена (6.1 и 20.9 год⁻¹ соответственно) и году заполнения (1956 и 1981 гг. соответственно) (Литвинов, 2000; Экологические..., 2001). Горьковское водохранилище по комплексу гидрохимических и гидрофизических параметров пространственно более однородно, чем Чебоксарское (Шурганова, 2007).

В результате многолетних исследований показано, что сукцессионные процессы в Чебоксарском водохранилище происходят очень динамично. Важно отметить, что их направление и скорость в отдельных сообществах сильно различались как в первые годы существования водохранилища, так и в последующие десятилетия. В первые годы существования Чебоксарского водохранилища происходили значительные перестройки пространственного размещения планктонных сообществ, а также, что важно, возникновение новых. Особенно это касается появления озерного зоопланктоценоза водохранилища, возникшего в результате коренной перестройки видовой структуры волжского ценоза, занимавшего соответствующую акваторию р. Волги до создания водохранилища. Становление лимнофильного озерного сообщества сопровождалось увеличением занимаемой им акватории вплоть до настоящего времени.

Интенсивная перестройка видовой структуры зоопланктоценозов, сопровождавшаяся изменением занимаемых ими акваторий водохранилища, закончилась к началу 1990-х гг. Далее скорость сукцессионных процессов замедлилась, на акватории водохранилища сформировались четыре различающиеся между собой по видовой структуре зоопланктоценоза: два лимнофильных (левобережный речной и озерный), реофильный (правобережный речной) и реофильно-лимнофильный (переходный). Период такой относительной стабилизации сукцессионных процессов продолжался более двадцати лет.

В последние годы (2020–2021 гг.) вновь изменилось пространственное размещение зоопланктоценозов. Переходный зоопланктоценоз полностью исчез, его акваторию занял озерный зоопланктоценоз. Площадь правобережного зоопланктоценоза сократилась. Значительно усилились лимнофильные черты во всех сообществах зоопланктона, что, по-видимому, представляет собой следующий этап направленного изменения видовой структуры зоопланктоценозов. В речных планктонных сообществах произошли минимальные изменения за период исследований. Межгодовые изменения видовой структуры в этих ценозах носили колебательный характер и не привели к существенным изменениям. Так,

левобережный речной зоопланктоценоз был представлен трансформированным зоопланктоценозом Горьковского водохранилища с численным преобладанием ракообразных. Правобережный речной зоопланктоценоз, находящийся под формирующим влиянием р. Оки, характеризовался значительным развитием реофильных коловраток рода *Brachionus*.

В целом перестройки видовой структуры зоопланктонных сообществ, отражающие воздействие природных и антропогенных факторов и сопровождающиеся изменением занимаемых зоопланктоценозами акваторий, свидетельствуют о продолжающихся активных динамических процессах в экосистеме водохранилища без признаков стабилизации. Важно отметить, что наблюдаемые перестройки происходят без существенного изменения гидрологического режима водоема.

В Горьковском водохранилище, в отличие от Чебоксарского, не произошло значительных перестроек сообществ зоопланктона. Так, за период наблюдений с 1982 по 2002 гг. не выявлено существенных изменений видовой структуры и пространственного размещения зоопланктоценозов. Все зоопланктоценозы (верхний речной, речной, озерный) являются дискретными и лимнофильными. Верхний речной и озерный зоопланктоценозы разобщены пространственно, но имеют сходную видовую структуру (Шурганова, Черепенников, 2006; Шурганова, 2007). Таким образом, в двух водохранилищах Средней Волги — Горьковском и Чебоксарском — выявлены дискретные по видовой структуре зоопланктоценозы, а также области пространственного расположения этих ценозов на акваториях исследуемых водохранилищ. Это позволило установить зависимость протяженности непрерывных акваторий Горьковского и Чебоксарского водохранилищ, занятых основными зоопланктоценозами, от скорости течения водного потока. Полученные результаты свидетельствуют о возрастании протяженности непрерывных акваторий водохранилищ, занятых всеми зоопланктоценозами водохранилищ при увеличении скорости течения воды (Шурганова, 2007). Основная причина различий в пространственном размещении зоопланктоценозов двух водохранилищ — различие их гидрологических режимов и преимущественно различный водообмен, который проявляется через скорость течения (Шурганова, 2007).

Представление видовой структуры зоопланктона в многомерном векторном пространстве численностей видов позволило не только выделить основные зоопланктоценозы и определить занимаемые ими акватории водохранилищ, но и выявить скорости и направления перестроек видовой структуры планктонных сообществ. Чебоксарское водохранилище может служить

наглядным объектом для анализа скорости межгодовых перестроек сообществ зоопланктона, показателем которых является направленное изменение “структурных” составляющих видовой структуры зоопланктоценозов (Шурганова и др., 2004, 2005; Шурганова, 2007). Динамика видовой структуры в первые годы существования водохранилища носила колебательный характер с большими амплитудами межгодовых перестроек и изменяющимся их направлением. Колебательный характер процесса перестроек в первые годы существования водохранилищ, показанный на примере Чебоксарского водохранилища, на наш взгляд, характерен и для других водохранилищ, построенных на равнинных реках. Подтверждением этому служит детальный анализ литературных источников по формированию зоопланктона Горьковского и Череповецкого водохранилищ (Луферова, 1964, 1966 и др.). Становление лимнофильного комплекса зоопланктона водохранилищ продолжалось в последующие годы с меньшими значениями межгодовых перестроек, но устойчивым их направлением (Шурганова, 2007).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Выявлена межгодовая динамика видовой структуры зоопланктоценозов Чебоксарского водохранилища за сорокалетний период (1979–2021 гг.) его существования. Перестройки видовой структуры зоопланктонных сообществ, отражающие воздействие природных и антропогенных факторов и сопровождающиеся изменением занимаемых зоопланктоценозами акваторий, а также возникновением новых и исчезновением существовавших планктонных сообществ, свидетельствуют об активных динамических процессах в экосистеме водохранилища, о продолжающейся сукцессии планктонных сообществ. Стабилизации планктонных сообществ не произошло. На акватории Чебоксарского водохранилища сохранились дискретные по видовой структуре сообщества зоопланктона, произошло значительное усиление лимнофильных черт в большинстве сообществ, что, по-видимому, представляет собой следующий этап направленного изменения видовой структуры зоопланктоценозов.

В основных зоопланктоценозах Чебоксарского водохранилища выявлено два вида межгодовой динамики видовой структуры. Первый — это типичная динамика, характерная для правобережного речного и переходного ценозов, при которой в первые годы существования водохранилища скорости их перестройки имели большую величину, а с течением времени убывали, и выявлялось направление накапливающихся изменений. Второй вид динамики наблюдали в озерном зоопланктоценозе, где сукцессия носила двухэтапный характер со сменой направления перестройки.

В первые годы существования водохранилища происходило значительное увеличение численности коловраток и веслоногих. С пятого года его существования характер перестроек существенно изменился: усилились лимнофильные черты зоопланктоценоза при значительном возрастании численности ветвистоусых ракообразных *Chydorus sphaericus* и *Daphnia galeata*. В отличие от первых лет после зарегулирования стока, смена направления перестройки ценоза произошла в отсутствие существенных изменений внешних условий и без значительных колебаний скорости перестройки, что позволяет предположить эндогенный характер этого процесса.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Авакян А.Б., Салтанкин В.П., Шарапов В.А. 1987. Водохранилища. М.: Мысль.
- Ануфриева Т.Н. 2001. Зоопланктон Саянского водохранилища // VIII Съезд Гидробиол. общ-ва РАН. Тез. докл. Т. I. Калининград. С. 216.
- Богатов В.В. 1995. Комбинированная концепция функционирования речных систем // Вестн. ДВО РАН. №3. С. 51.
- Виноградов М.Е., Суханова И.Н. 1987. Морской и пресноводный планктон. Л.: Зоол. ин-т АН СССР.
- Водоохранилища и их воздействие на окружающую среду. 1986. Л.: Энергия.
- Волга и ее жизнь. 1978. Л.: Наука.
- Гиляров А.М. 1978. Современное состояние концепции экологической ниши // Успехи соврем. биол. Т. 85. № 3. С. 431.
- Гольд З.Г., Попельницкий В.А., Распопов В.Е. и др. 2006. Экологическая база данных и информационная модель экосистемы Красноярского водохранилища // IX Съезд Гидробиол. общ-ва РАН. Тольятти: ИЭВБ РАН. С. 110.
- Дзюбан Н.А. 1977. Зоопланктон и зообентос водоемов бассейна Волги // Водн. ресурсы. № 3. С. 28.
- Дзюбан Н.А., Мордохай-Болтовской Ф.Л. 1965. Формирование фауны беспозвоночных крупных водохранилищ // Вопросы гидробиологии: Тез. докл. I съезда ВГБО. М.: Наука. С. 127.
- Капустин И.А., Молюков А.А., Ермаков С.А., Смирнова М.В. 2019. Общая характеристика и особенности структуры течения в акватории Чебоксарского водохранилища от Нижнего Новгорода до Козьмодемьянска // Тр. 4-й Всерос. науч. конф. “Проблемы экологии Волжского бассейна”. Нижний Новгород. С. 1.
- Коровчинский Н.М., Котов А.А., Синев А.Ю. и др. 2021. Ветвистоусые ракообразные (Crustacea: Cladocera) Северной Евразии. Т. II. М.: Тов-во науч. изданий КМК.
- Крылов А.В. 2003. Зоопланктон равнинных малых рек. М.: Наука.
- Кузнецов В.А. 1997. Изменение экосистемы Куйбышевского водохранилища в процессе ее формирования // Водн. ресурсы. Т. 24. № 2. С. 228.

- Лазарева В.И. 2005. Сукцессии экосистемы Рыбинского водохранилища: анализ данных за 1941–2001 гг. // Актуальные проблемы рационального использования биологических ресурсов водохранилищ. Рыбинск: Дом печати. С. 162.
- Лазарева В.И. 2020. Многолетнее изменение состава и обилия зоопланктона водохранилищ р. Кама // Биология внутр. вод. № 3. С. 260.
<https://doi.org/10.31857/S0320965220030110>
- Лазарева В.И., Сабитова Р.З. 2021. Зоопланктон Цимлянского водохранилища и канала Волга–Дон // Зоол. журн. Т. 100. № 6. С. 603.
- Литвинов А.С. 2000. Энерго- и массообмен в водохранилищах Волжского каскада. Ярославль: Ярослав. гос.-техн. ун-т.
- Луфферова Л.А. 1964. Формирование зоопланктона Горьковского водохранилища: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Москва.
- Луфферова Л.А. 1966. Формирование зоопланктона Череповецкого водохранилища // Планктон и бентос внутренних водоемов. С. 68.
- Малинина Ю.А., Далечина И.Н., Филинова Е.И. 2006. Трансформация фауны Волгоградского водохранилища под влиянием антропогенной деятельности // IX Съезд Гидробиол. об-ва РАН. Тез. докл. Т. II. Тольятти: ИЭВБ РАН. С. 15.
- Минеева Н.М. 2004. Растительные пигменты в воде Волжских водохранилищ. М.: Наука.
- Определитель зоопланктона и зообентоса пресных вод Европейской России. Т. 1. Зоопланктон. 2010. М.: Тов-во науч. изданий КМК.
- Планктон Братского водохранилища. 1981. Новосибирск: Изд-во “Наука”.
- Ривьер И.К. 1998. Изменение биопродуктивности различных акваторий озеровидного водохранилища в периоды становления, естественного эволюционирования и усиления антропогенного воздействия // Водн. ресурсы. Т. 25. № 5. С. 589.
- Ривьер И.К. 2002. Зоопланктон верхневолжских водохранилищ: современное состояние, роль в формировании качества воды и кормовой базы рыб // Актуальные проблемы водохранилищ. Всерос. конф. с участием специалистов из стран Ближнего и Дальнего Зарубежья. Ярославль. С. 251.
- Ривьер И.К., Лебедева И.М., Овчинникова Н.К. 1982. Многолетняя динамика зоопланктона Рыбинского водохранилища // Экология водных организмов верхневолжских водохранилищ. Л.: Наука. С. 69.
- Романова Е.П., Выхристюк Л.А., Королева Н.Г. 1996. Распределение зоо- и фитопланктона в водных массах Куйбышевского водохранилища // VII Съезд Гидробиол. об-ва РАН. Тез. докл. Т. I. Казнь. С. 210.
- Сагайдачный А.Ю., Гиляров А.М., Матвеев В.Ф. 1977. Исследование пространственного распределения зоопланктона методом главных компонент // Журн. общ. биол. Т. 38. № 2. С. 218.
- Современное состояние экосистемы Шекснинского водохранилища. 2002. Ярославль: Ярослав. гос.-техн. ун-т.
- Столбунова В.Н. 2002. Изменения в сообществе зоопланктона Ивановского водохранилища в связи с антропогенным воздействием и эвтрофированием // Актуальные проблемы водохранилищ. Всерос. конф. с участием специалистов из стран Ближнего и Дальнего Зарубежья. С. 296.
- Тимохина А.Ф. 2000. Зоопланктон как компонент экосистемы Куйбышевского водохранилища. Тольятти: Ин-т экологии волжск. бассейна РАН.
- Целищева Е.М., Лазарева В.И. 2021. Многолетняя динамика зоопланктона Камского и Воткинского водохранилищ // Биология внутр. вод. № 4. С. 392.
<https://doi.org/10.31857/S0320965221040148>
- Черепенников В.В., Шурганова Г.В., Гелашвили Д.Б., Артельный Е.В. 2004. Исследование различий видовой структуры основных зоопланктоценозов Чебоксарского водохранилища методом многомерного анализа // Изв. Самар. науч. центра РАН. Т. 6. № 2(12). С. 328.
- Шурганова Г.В. 2005. Динамика видовой структуры зоопланктона речной части Чебоксарского водохранилища в условиях антропогенного пресса // Изв. Самар. науч. центра РАН. Т. 7. № 1. С. 225.
- Шурганова Г.В. 2007. Динамика видовой структуры зоопланктоценозов в процессе их формирования и развития (на примере водохранилищ Средней Волги: Горьковского и Чебоксарского): Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Нижний Новгород.
- Шурганова Г.В., Черепенников В.В., Артельный Е.В. 2003. Динамика пространственного распределения основных зоопланктоценозов Чебоксарского водохранилища // Поволжск. экол. журн. № 3. С. 297.
- Шурганова Г.В., Черепенников В.В. 2004. Оценка динамики соотношения численностей популяций гидробионтов Чебоксарского водохранилища с использованием метода многомерного векторного анализа // Методы популяционной биологии: Матер. VI Всерос. популяционного семинара. С. 246.
- Шурганова Г.В., Черепенников В.В. 2006. Формирование и развитие зоопланктонных сообществ водохранилищ Средней Волги // Изв. Самар. науч. центра РАН. Т. 8. № 1. С. 241.
- Эдельштейн К.К. 1998. Водохранилища России: экологические проблемы и пути их решения. М.: ГЕОС.
- Эдельштейн К.К. 1991. Водные массы долинных водохранилищ. М.: Изд-во МГУ.
- Экологические проблемы Верхней Волги. 2001. Коллективная монография. Ярославль: Изд-во Ярослав. гос.-техн. ун-та.
- Яковлев В.Н. 2002. Сукцессии в водохранилищах Верхней Волги и Днепра // Актуальные проблемы водохранилищ. Всерос. конф. с участием специалистов из стран Ближнего и Дальнего зарубежья. С. 346.
- Borcard D. 2011. Numerical ecology with R. N.Y.: Springer.

- Branco C.W.C., Rocha M.-J.A., Pinto G.F.S. et al. 2002. Limnological features of Funial Reservoir (R.J. Brasil) and indicator properties of rotifers and cladocerans of the zooplankton community // Lakes and Reservoirs: Research and Management. V. 7. № 2. P. 87.
- Fernandez-Rosado M.J., Lucena J. 2001. Space-time heterogeneities of the zooplankton distribution in La Concepcion reservoir (Jstan, Malaga; Spain) // Hydrobiologia. V. 455. P. 157.
- Garcia P.R., Nandini S., Sarma S. et al. 2002. Seasonal variations of zooplankton abundance in the freshwater reservoir Valle de Bravo (Mexico) // Hydrobiologia. V. 467. № 1. P. 99.
- Hutchinson G.E. 1957. Concluding remarks // Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol. V. 22. P. 415.
- Legendre P., Legendre L. 2012. Numerical ecology. Oxford: Elsevier.
- Nogueira M.G. 2001. Zooplankton composition, dominance and abundance as indicators of environmental compartmentalization in Jurumirim Reservoir (Parapanema River), Sao Paulo, Brasil // Hydrobiologia. V. 455. № 1. P. 1.
- Sabater F., Vila P.B. 1991. The hyporeic zone considered as an ecoton // Oecologia Aquatica. V. 10. P. 35.
- Telesh I.V. 1995. Rotifer assemblages in the Neva Bay, Russia: principles of formation, present state and perspectives // Hydrobiologia. V. 313. P. 57.
- Townsend C.R. 1989. The patch dynamics concept of stream community ecology // J. N. Amer. Benthol. Soc. V. 8. № 1. P. 36.
- Vannote R.L., Minshall G.W., Cummins K.W., et al. 1980. The river continuum concept // Can. J. Fish Aquat. Sci. V. 37. № 1. P. 130.
- Ward J.V., Stanford J.A. 1983. The serial discontinuity concept of lotic ecosystems // Dynamics of lotic ecosystems. Michigan: Ann Arbor Sci. Publ. P. 29.
- Yakimov B.N., Shurganova G.V., Cherepennikov V.V. et al. 2016. Methods for comparative assessment of the results of cluster analysis of hydrobiocenoses structure (by the example of zooplankton communities of the Linda River, Nizhny Novgorod region) // Inland Water Biol. № 2. P. 200.
<https://doi.org/10.1134/S1995082916020164>

Spatial and Temporal Dynamics of the Species Structure of Plankton Communities in the Cheboksary Reservoir

G. V. Shurganova^{1, *}, V. S. Zhikharev¹, D. E. Gavrilko¹, I. A. Kudrin¹,
T. V. Zolotareva¹, A. A. Kolesnikov^{1, 2}

¹Lobachevsky State University, Nizhny Novgorod, Russia

²Nizhny Novgorod Branch of "VNIRO", Nizhny Novgorod, Russia

*e-mail: galina.nngu@mail.ru

As a result of long-term monitoring (1982–2021) of the species structure of zooplankton communities in the Cheboksary Reservoir, its interannual dynamics was studied. The changes in the species structure of zooplankton communities accompanied by changes in the water areas occupied by zooplanktonocenoses indicate continuing active dynamic processes in the reservoir ecosystem without signs of stabilization. Two types of interannual dynamics of the species structure were revealed in the main zooplanktonocenoses of the Cheboksary Reservoir. The first is the typical dynamics characteristic of the right-bank river and transitional cenoses, in which in the first years of the reservoir's existence the rates of their reorganization had a large value, and with the passage of time decreased, and the direction of accumulating changes was revealed. The second type of dynamics was observed in the lake zooplanktonocenosis, where succession had a two-stage character with a change in the direction of reorganization. In the first years of the reservoir's existence, there was a significant increase in the number of rotifers and paddlefish. From the fifth year of its existence the character of reorganization changed significantly: strengthening of limnophilic features was observed with a significant increase in the abundance of branchiopod crustaceans *Chydorus sphaericus*, *Daphnia galeata*. In contrast to the first years after flow regulation, the change in the direction of cenosis reorganization occurred in the absence of significant changes in external conditions and without significant fluctuations in velocity, which suggests that this process is predominantly endogenous. In the water area of the Cheboksarskoye Reservoir, discrete zooplankton communities in terms of species structure were recorded throughout the entire observation period, with a significant increase in limnophilic features in most communities over time.

Keywords: reservoir, zooplankton communities, species structure, spatial and temporal dynamics, succession