

На правах рукописи



ЦЕЛИЩЕВА
ЕКАТЕРИНА МИХАЙЛОВНА

**ЛЕТНИЙ ЗООПЛАНКТОН КАМСКОГО И
ВОТКИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩ**

Специальность: 1.5.16 – Гидробиология

Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Пермь – 2025

Работа выполнена в Пермском филиале
федерального государственного бюджетного научного учреждения
«Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии»

Научный руководитель: **Лазарева Валентина Ивановна**,
доктор биологических наук, главный научный сотрудник
лаборатории экологии водных беспозвоночных
Федерального государственного бюджетного учреждения
науки «Институт биологии внутренних вод
им. И. Д. Папанина РАН»

Официальные оппоненты: **Дубовская Ольга Петровна**,
доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник
лаборатории экспериментальной гидроэкологии
Федерального государственного бюджетного научного
учреждения Федеральный исследовательский центр
Красноярский научный центр Сибирского отделения РАН
(обособленное подразделение Институт биофизики
Сибирского отделения РАН).

Подшивалина Валентина Николаевна,
кандидат биологических наук, доцент кафедры медицинской
биологии с курсом микробиологии и вирусологии
Чувашского государственного университета
им. И.Н. Ульянова (г. Чебоксары), вед. науч. сотр.
Государственного природного заповедника
«Присурский» (г. Чебоксары)

Ведущая организация: Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
Федеральный исследовательский центр «Коми научный
центр Уральского отделения РАН»

Защита состоится «__» _____ 2025 г. в __:__ ч. на заседании диссертационного совета
24.1.034.01 при Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Институте
биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН по адресу: 152742, Ярославская
область, Некоузский район, п. Борок, д. 109. Тел./факс: +7 (48547) 24042;
e-mail: dissovet@ibiw.ru

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Института биологии внутренних вод
им. И. Д. Папанина Российской академии наук по адресу: 152742, Ярославская обл.,
Некоузский р-н, п. Борок, д. 109 и на сайте <http://www.ibiw.ru>, с авторефератом – в сети
Интернет на сайтах ВАК РФ (<https://vak.minobrnauki.gov.ru/>) и ИБВВ РАН
(<http://www.ibiw.ru/>).

Автореферат разослан «__» _____ 2025 г.

Учёный секретарь
диссертационного совета,
доктор биологических наук

 Л. Г. Корнева

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы исследования и степень её разработанности.

В каждом водохранилище, наряду с общими закономерностями, проявляются специфические черты, обусловленные физико-географическими особенностями, положением в каскаде, морфометрией, гидрологическим, гидрохимическим, термическим режимами, а также влиянием хозяйственной деятельности человека.

Составной частью комплексных исследований водохранилищ является изучение зоопланктона, особенно крупных водоемов, где невыгодное соотношение площади дна и объема воды обуславливает превалирующее значение животного планктона в процессах самоочищения (Долгов, 1976). Распределение зоопланктона в водохранилищах неравномерно, и определяется морфометрией водоемов, гидрофизическими условиями, нагонными явлениями и уровнем развития планктонных беспозвоночных (Авакян и др., 1979; Суг, Sprules, 2022).

С образованием Волго-Камского каскада подробно изучены закономерности формирования и распределения планктофауны Волжских водохранилищ (Биологические ..., 1976; Волга..., 1978; Поскрякова, 1977; Шурганова, 2005; Шурганова, Черепенников, 2005, 2006; Лазарева и др., 2024). Камское и Воткинское водохранилища, являясь составной частью единого Волго-Камского каскада, оказывают большое влияние на состав и структуру планктофауны р. Волги ниже слияния с р. Камой (Волга..., 1978), зоопланктон р. Камы гораздо менее изучен, особенно в многолетнем аспекте (Кортунова, 1983; Кортунова, Галанова, 1988; Селеткова, 2015).

Исследования видового состава и структуры сообществ зоопланктона Камских водохранилищ особенно актуальны в связи с тем, что на фоне потепления климата наблюдается появление чужеродных инвазийных видов и продвижение их на север по водным объектам Волжского бассейна (Лазарева, 2018, 2019а, 2019б, Тимохина, 2000). Помимо биоинвазий в планктофауне отмечаются смена доминантных видов, увеличение доли ветвистоусых и веслоногих ракообразных, увеличение продуктивности сообщества, которые вызваны трансформацией

экосистем так же на фоне потепления климата (Лазарева и др., 2018а, 2018б; Фефилова и др., 2014; Adrian et al., 2006; Lazareva, Sokolova, 2015).

Цель работы – выявить закономерности распределения и многолетней динамики зоопланктона Камского и Воткинского водохранилищ (Пермский край).

Для достижения цели поставлены следующие **задачи**:

1. Оценить видовое богатство коловраток, веслоногих и ветвистоусых ракообразных Камского и Воткинского водохранилищ в 2012–2023 гг.

2. Проанализировать структуру зоопланктона, численность и биомассу в летний период (июль-август) 2014–2023 гг. и их многолетние изменения.

3. Выявить распространение и биотопическую приуроченность видов вселенцев, а также оценить их значение в формировании видовой структуры зоопланктона.

4. Изучить влияние потепления климата на динамику состава, структуры, численности и биомассы зоопланктона.

Научная новизна. Впервые проведено многолетнее исследование зоопланктона (2012-2023 гг.) Камского и Воткинского водохранилищ: проанализированы состав, структура и обилие. Проведена ревизия видового состава зоопланктонных организмов исследованных водохранилищ. Зарегистрировано 19 видов для Камского водохранилища и 20 видов для Воткинского, ранее не указанных для водоемов Пермского края. Выявлено 11 инвазивных видов, прослежено их распространение в водоемах, роль в зоопланктоценозах и многолетняя динамика. Установлено, что до 2012 г. большую часть видов-вселенцев (60%) не регистрировали.

Теоретическая и практическая значимость работы. Полученные результаты расширяют представления о закономерностях изменения состава и структуры зоопланктона равнинных водохранилищ в условиях потепления климата. Выявленные особенности пространственного распределения, многолетней динамики обилия и состава сообщества, темпы расселения вселенцев могут быть рассмотрены как специфические

черты водохранилищ р. Камы, обусловленные физико-географическими особенностями, положением в каскаде, гидрофизическим и гидрохимическим режимом.

Выявлено влияние изменения среды обитания на структуру зоопланктона, смену доминантов и интенсивность биоинвазий, что важно для прогнозирования состояния пелагических сообществ гидробионтов крупных водохранилищ. Количественный анализ зоопланктона используется для оценки трофического статуса и экологического состояния исследованных водных объектов. Материалы работы применяются для оценки продуктивности зоопланктона и прогноза ее изменений; для разработки мероприятий по сохранению и восстановлению водных объектов при определяющем значении антропогенного фактора. Результаты исследований зоопланктона Камского и Воткинского водохранилищ вошли в научные отчеты ПермНИРО по оценке кормовой базы рыб, состоянию запасов водных биологических ресурсов и могут быть использованы при составлении рекомендаций по рациональному водопользованию для других регионов.

Положения, выносимые на защиту:

1. Зоопланктон Камского и Воткинского водохранилищ от момента их заполнения претерпел существенные изменения в направлении увеличения биомассы сообщества, изменения состава и структуры доминантного комплекса видов.

2. Зоопланктон исследованных водохранилищ пополнился новыми видами вселенцами различного происхождения (понто-каспийские, американские и расширяющие ареал южные евразийские), которые успешно натурализуются в водоемах, сменяют аборигенные виды в доминантных комплексах, интенсификация их расселения, усилилась с начала 2010-х годов.

Апробация результатов. Основные положения диссертационной работы докладывались на следующих конференциях: «Современные проблемы водохранилищ и их водосборов» (Россия, г. Пермь, 28–30 мая 2013 г.), II-ой Международной конференции "Актуальные проблемы планктонологии" (Россия, г. Светлогорск, 14–18 сентября 2015 г.), «Актуальные проблемы экологии Волжского бассейна» (Россия,

Тольятти, 11–12 марта 2015 г.), III-ей Международной конференции «Актуальные проблемы планктонологии» (Россия, Зеленоградск, 24–28 сентября 2018 г.), Всероссийской конференции «Волга и её жизнь» (Россия, пос. Борок, 22–26 октября 2018 г.), IV-ой Всероссийской конференции «Актуальные проблемы изучения ракообразных» (Россия, пос. Борок, 20–22 мая 2024 г.), XVII Всероссийской научной конференции молодых ученых «Биология внутренних вод: перспективы и проблемы современной гидробиологии» (Россия, пос. Борок, 21–25 октября 2024 г.). Также основные положения докладывались на заседаниях Пермского отделения Всероссийского гидробиологического общества при РАН.

Публикации. По теме диссертации опубликовано 17 работ, из них 3 статьи в изданиях, рекомендованных ВАК, и входящих в международные наукометрические базы Web of Science и Scopus.

Личный вклад соискателя. Автором самостоятельно определена тема диссертационной работы, подходы к анализу и интерпретации результатов. Диссертационная работа – результат собственных двенадцатилетних (2012 – 2023 гг.) полевых работ по сбору зоопланктонного материала на акватории Камского и Воткинского водохранилищ. Все работы выполнены автором самостоятельно в составе комплексных экспедиций, организованных Пермским филиалом федерального государственного бюджетного научного учреждения «Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии» (ПермНИРО).

Самостоятельно выполнена камеральная обработка большей части проб зоопланктона, составлены матрицы комплекса данных для статистической обработки, проведен анализ данных, обсуждение результатов, написан текст по согласованному с научным руководителем плану, а также подготовлены рисунки, иллюстрирующие полученные результаты.

Структура и объём диссертации. Диссертация изложена на 175 страницах машинописного текста, состоит из введения, 7 глав, выводов, списка принятых сокращений, литературы и приложений. Список литературы включает 199 источников, из них 182 на русском и

17 на иностранных языках. Работа проиллюстрирована 31 рисунком, данные представлены в 19 таблицах.

Благодарности. Выражаю искреннюю признательность своему научному руководителю д.б.н. Валентине Ивановне Лазаревой за теплое отношение, ценные консультации в ходе работы над диссертацией и идеи при создании данной работы. Сотрудникам Пермского филиала ФГБНУ «ВНИРО» («ПермНИРО»), которые оказали неоценимую помощь в сборе первичного материала, предоставили первичные данные для подготовки настоящей рукописи, приняли участие в обсуждении полученных результатов, в особенности к.б.н. А.Г. Мельниковой, к.б.н. А.М. Истоминой за организацию экспедиций, д.б.н. П.Г. Беляевой за ценные консультации, Е.Ю. Крайневу за предоставление первичных данных за 2012-2013 гг., Н.Г. Петренко за его помощь при сборе материала. Отдельная благодарность моему коллеге к.б.н. В.В. Безматерных за помощь в статистическом анализе данных и создании иллюстраций. Е.Б. Селетковой и Е.Ю. Диевой, чьи материалы формируют большую часть архивной базы ПермНИРО по зоопланктону Камского и Воткинского водохранилищ. Сотрудникам Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина Российской академии наук за возможность участвовать в составе экспедиций ИБВВ РАН, гостеприимство, поддержку и ценные консультации, в частности: д.б.н. А.В. Крылову, д.б.н. В.А. Илюхе, к.б.н. Р.З. Сабитовой, А.И. Цветкову, к.б.н. А.С. Семеновой, к.б.н. С.М. Ждановой, к.б.н. Д.П. Карабанову. Моему мужу Н.В. Целищеву за его моральную поддержку и помощь с иллюстрациями.

ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

ГЛАВА 1. ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ ЗООПЛАНКТОНА ВОЛГО-КАМСКОГО КАСКАДА ВОДОХРАНИЛИЩ

1.1. История изучения зоопланктона Волжских водохранилищ

В этом разделе приведены основные исследования зоопланктона в восьми водохранилищах Волжского каскада. Так же освещены работы посвященные появлению видов вселенцев в Волго-Камском каскаде и особенностях их расселения и влиянию глобального потепления на биологические процессы, протекающие в водохранилищах.

1.2. История изучения Камских водохранилищ

Описаны основные моменты в изучении зоопланктона Камских водохранилищ на основе литературных данных. Особое внимание уделено истории изучения Камского и Воткинского водохранилищ. Представлены ключевые результаты исследований прошлых лет (доминантные виды, численность, биомасса, особенности структуры зоопланктона).

ГЛАВА 2. ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА КАМСКОГО И ВОТКИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩ

2.1. Физико-географическая характеристика

Камское водохранилище расположено в центральной части Пермской области, Воткинское расположено в юго-западной части и вытянуто с северо-востока на юго-запад от г. Перми. Правобережные притоки р. Кама берут начало на равнинах, протекают в пойменных берегах и являются типичными равнинными реками. Левобережные притоки стекают с западного склона Уральского хребта и испытывают на себе влияние горной части бассейна, отличаются повышенной водностью (Двинских и др., 2007). Верхняя часть бассейна Камского водохранилища сильно заболочена. Бассейны Камского и Воткинского водохранилищ имеют большую протяженность в длину, поэтому климат отличается большим разнообразием.

2.2. Морфометрия

Из водохранилищ камского каскада первым было создано Камское (1954 г.), Воткинское водохранилище образовано в 1962 г.

Камское водохранилище – это первая ступень каскада водохранилищ на р. Каме. Это сравнительно узкий вытянутый с севера на юг, водоем. В целом для водоема характерно чередование расширений и сравнительно узких участков (Двинских, 2004). Воткинское водохранилище образовано в камской долине и представляет собой узкий, вытянутый по руслу Камы водоем со значительной извилистостью, особенно в центральной и верхней частях.

Согласно предложенной схеме районирования (Матарзин, Мацкевич, 1970) Камское водохранилище делится на два плеса: главный (Камский) и крупный краевой (Сылвенско-Чусовской), в главном плесе выделено

три гидрографических района. Морфометрия Воткинского водохранилища намного проще Камского, оно включает в себя один плес и так же делится на три района.

2.3. Гидрология

Основным приходным компонентом баланса Камского водохранилища является поступление вод по основной реке и боковая приточность. На долю этой составляющей приходится 95-97% всего объема притока вод в водохранилище. Для Воткинского водохранилища основным приходным компонентом баланса являются сброс через плотину Камской ГЭС и боковая приточность (95-97%). Основную долю расходной части баланса для обоих водохранилищ составляет сброс воды через гидроузел водоема (96-98%) (Гидрология..., 2008).

2.4. Гидрохимия

В Камском водохранилище очень широко представлены гидрокарбонатная, сульфатная и хлоридная формации, значительно меньше – натриевая, кальциевая и нитратная, приуроченные в основном к местам поступления хозяйственно-бытовых и промышленных сточных вод (Китаев, 1985).

Для химической географии Воткинского водохранилища характерно: большая однородность химического состава и минерализация вод с почти полным отсутствием гидрохимической стратификации. В летний период общий гидрохимический фон характеризуется однородностью и преобладанием повсеместно гидрокарбонатно-хлоридно-кальциевой фации (Китаев, 1985). Основной приток в водоем составляют воды Камского водохранилища, которые, проходя через турбины ГЭС, значительно перемешиваются и принимают однородный химический облик.

2.5 Условия среды в период исследований

Среднегодовалая температура поверхности воды Камского и Воткинского водохранилищ в исследованный период (июль-август 2014-2023 гг.) изменялась в пределах 20,3–20,6°C. Содержание растворенного кислорода в поверхностных водах Камского и Воткинского водохранилищ, как правило, превышало 6,8 мг/л насыщения, лишь в отдельные годы регистрировали 5,8 мг/л.

Максимальные значения электропроводности достигали 620 мкСм/см, самые высокие значения показателя характерны для верхнего района Камского водохранилища, минимальные (220–280 мкСм/см) отмечены в приплотинных районах обоих водохранилищ. Значения рН в обоих водохранилищах варьировали от 7.3 до 8.9.

ГЛАВА 3. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материал для данной работы собирали в ходе комплексных экспедиций Пермского филиала «Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии» (ПермНИРО) на Камском и Воткинском водохранилищах, в конце июля – начале августа 2014–2023 гг. Также для оценки видового состава учитывались пробы 2012–2013 гг.

Пробы отбирали в пелагиали (глубина более 5 м) и в прибрежье (глубина 1–3 м), по стандартной схеме створов ПермНИРО – 20 разрезов, в трех районах обоих водохранилищ: 11 разрезов в Камском и 9 – в Воткинском (Рисунок 1). На каждом створе было три станции, одна на русловом участке и две на мелководьях у правого и левого берегов.

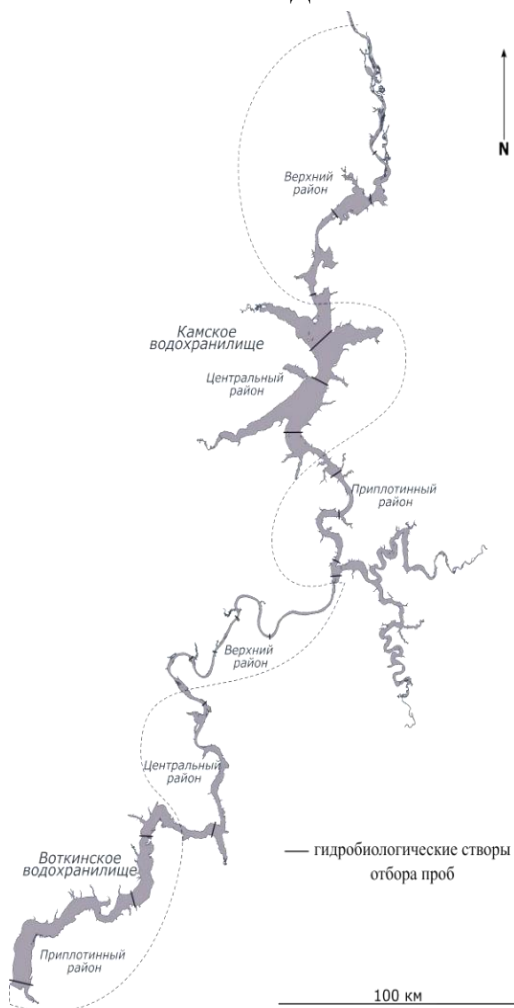


Рисунок 1. Карта-схема Камского и Воткинского водохранилищ с указанием станций отбора зоопланктонных проб

Зоопланктон учитывали в тотальных пробах, которые отбирали сетью Джеди с диаметром входного отверстия 12 см и ситом с шириной ячеи 100 мкм, облавливали весь столб воды от дна до поверхности водоема. Ракообразных и коловраток идентифицировали согласно описанию, приведенному в работах: Кутикова, 1970; Определитель 1994, 1995; Определитель..., 2010; Sukhikh, Alekseev, 2013; Коровчинский и др., 2021.

Обработка материала проводилась в соответствии с общепринятым в практике гидробиологических исследований счетно-весовым методом (Киселев, 1969; Методические ..., 1982). Видовое богатство зоопланктона оценивали по числу видов в пробе (видовая плотность) и по общему числу видов в списке каждого водоема. Для оценки биомассы проводили вычисление массы индивидуальных планктеров по уравнениям (Ruttner-Kolisko, 1977; Балушкина, Винберг, 1979; Методические ..., 1982). Численность копепод рассчитывали с учетом копеподитных и науплиальных стадий развития, которых относили к определенному виду в соответствии с обилием взрослых рачков (Лазарева, 2010).

Базовые аналитические операции (составление видовых списков, таксономической структуры, расчет численности, биомассы, встречаемости, индексов доминирования) проведены с использованием программы Plankton Explorer (Безматерных и др., 2023).

Доминантные виды определяли по их относительной численности, отдельно в таксоценозах коловраток, ветвистоусых и веслоногих ракообразных (более 10% общего количества численности таксона) и относительной биомассе (более 10% биомассы зоопланктона).

В данной работе для характеристики сообществ используется медианные значения, которые представляют собой среднюю точку частотного распределения (50% частот), а также верхний (75%) и нижний квартили (25%). Для сравнения наших данных с результатами исследований прошлых лет, чтобы результаты были сопоставимы, использовали средние арифметические значения.

Сходство таксономической структуры сообществ, формирующихся в разных районах водохранилищ, выявляли с помощью кластерного

анализа методом среднего присоединения на основе матриц сходства Пианки (Pianka, 1973).

Связь биомассы зоопланктона с факторами среды определяли методами корреляционного (коэффициенту ранговой корреляции Спирмена) и регрессионного анализа с использованием пакета статистических программ STATISTICA 10.

ГЛАВА 4. ВИДОВОЙ СОСТАВ И ТАКСОНОМИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ЗООПЛАНКТОНА

4.1. Видовой состав

Зарегистрировано 19 видов для Камского водохранилища и 20 видов для Воткинского, ранее не указанных для этих водоемов.

В Камском водохранилище за исследованный период отмечено 143 таксона зоопланктонных организмов (73 Rotifera, 49 Cladocera, 21 Copepoda). Зоопланктон Воткинского водохранилища был представлен 103 таксонами (42 Rotifera, 41 Cladocera, 20 Copepoda). Планктофауна в Камском водохранилище заметно богаче видами, чем в Воткинском, схожая картина наблюдалась также в предшествовавших исследованиях (Селеткова, 1992, 2015), оно имеет большее разнообразие биотопов, верхний речной участок сменяется озеровидным расширением центрального района с обширными мелководьями и тремя крупными заливами (Косьвенский, Иньвенский и Обвинский) и более разнообразный гидрохимический состав. В Камском водохранилище отмечено значительно больше видов Rotifera, что вероятно обусловлено тем, что основным приходным компонентом его водного баланса является поступление вод по основной реке и боковая приточность (Гидрология..., 2008).

Так же были обобщены доступные сведения о видовом составе зоопланктона Камского и Воткинского водохранилищ за период с 1958 по 2023 г. К настоящему времени в Камском водохранилище зарегистрировано 177 таксонов (в т. ч. 162 в ранге вида) зоопланктона: коловратки – 96 (84), ветвистоусые – 54 (53) и веслоногие ракообразные – 27 (25) таксонов. В Воткинском водохранилище за время его существования отмечено 159 таксонов (153 в ранге вида) зоопланктеров,

среди них 72 (69) коловраток, ветвистоусых ракообразных – 58 (57) и веслоногих рачков – 27 (25) таксонов.

4.2. Пространственное распределение видов

Наибольшее таксономическое богатство (132) выявлено в верхнем районе Камского водохранилища, за весь период исследований здесь обнаружено самое высокое видовое богатство коловраток – 73 вида (Рисунок 2), они могут привноситься из не зарегулированного русла р. Камы, из р. Вишеры до устья которой распространяется подпор водохранилища и множества мелких притоков в том числе соленых (Печеркин и др., 1980). Так же в этом районе зарегистрировано 40 видов Cladocera и 19 видов Copepoda.

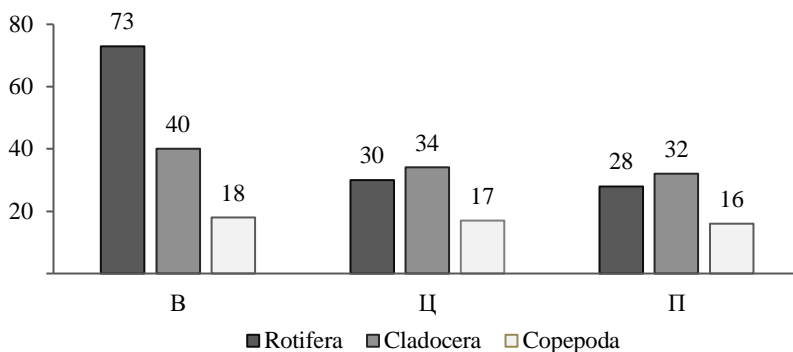


Рисунок 2. Количество видов зоопланктона в разных районах Камского водохранилища за 2014-2023 гг.

Здесь и в рисунке 3: В – верхний район, Ц – центральный район, П – приплотинный район

В центральном районе Камского водохранилища происходит обеднение видового состава – здесь зарегистрировано всего 76 видов зоопланктонных организмов. Прежде всего, фактически вдвое снижается видовое разнообразие Rotifera, в этом районе их зарегистрировано 30 видов, Cladocera – 34 вида, Copepoda – 18. Наибольшего разнообразия достигают ракообразные (Cladocera формировали $40\pm 5\%$ видового списка, Copepoda – $24\pm 5\%$) – зоопланктоценоз здесь имеет наиболее лимнофильный характер.

В приплотинном районе водохранилища характер зоопланктона остается рачковым, происходит дальнейшее обеднение фауны

коловраток. Всего здесь зарегистрировано 68 видов зоопланктеров, среди них 28 видов Rotifera, 32 вида Cladocera и 17 видов Copepoda.

В верхнем районе Воткинского водохранилища зарегистрировано 85 видов зоопланктеров. Видов Rotifera здесь отмечено 39 (Рисунок 3), в среднем они составляли $37\pm 6\%$ видового списка. На долю ракообразных приходилось 34 вида – Cladocera и 12 видов Copepoda, ежегодно они формировали $44\pm 4\%$ и $19\pm 4\%$ таксономического богатства, соответственно.

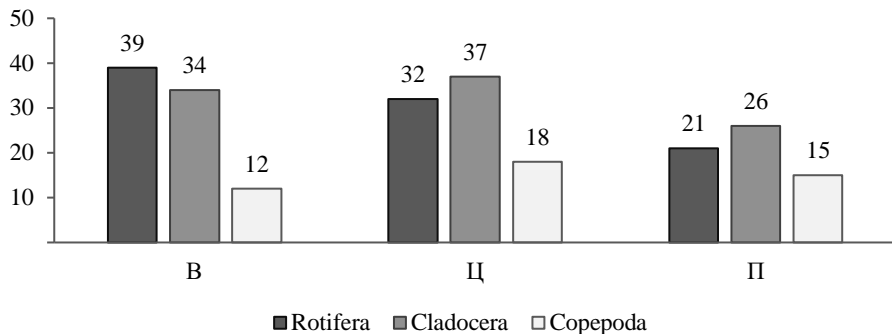


Рисунок 3. Количество видов зоопланктона в разных районах Воткинского водохранилища за 2014-2023 гг.

В центральном районе насчитывается 87 видов зоопланктеров из них Rotifera 32 вида, Cladocera – 37 и Copepoda 18 видов. Коловратки и ветвистоусые ракообразные слагали основу видового разнообразия в ежегодных сборах: $40\pm 4\%$ и $41\pm 5\%$ соответственно, веслоногие формировали $20\pm 4\%$ списка.

В приплотинном районе самое низкое видовое богатство – 62 вида из них Rotifera 21 вид, Cladocera 26 видов и Copepoda – 15. Несмотря на снижение видового богатства, соотношение вкладов групп в видовой список осталось примерно таким же, как и в вышележащих районах: коловратки – $36\pm 7\%$, ветвистоусые рачки – $40\pm 8\%$, веслоногие – $25\pm 4\%$.

4.3. Доминантные комплексы.

К широко распространённым относились 10 видов, которые встречались во всех районах каждого водохранилища, 9 из них входили в число доминантных.

В Камском водохранилище среди коловраток самыми многочисленными (5–20 тыс. экз./м³) были *Asplanchna priodonta*, *Euchlanis dilatata lucksiana*, *E. d. dilatata*, *Polyarthra major*, *Kellicottia longispina*, *Synchaeta pectinata*. В верхнем районе среди кладоцер сравнительно многочисленными были *Daphnia galeata*, *Diaphanosoma brachyurum*, *Bosmina (Bosmina) longirostris* и *Chydorus sphaericus* (11–28% N_{cl}). В центральном и приплотинном районах численность кладоцер формировали преимущественно *Daphnia galeata* (64–69% N_{cl}) и *Bosmina (Eubosmina) cf. crassicornis* (12–23% N_{cl}). Среди копепод на всем протяжении водохранилища массовыми были *Mesocyclops leuckarti* и *Thermocyclops crassus*. Основу биомассы в Камском водохранилище образовывали ракообразные *Daphnia galeata* (35–67%), *Diaphanosoma brachyurum* (13%) и *Mesocyclops leuckarti* (6–18%).

В Воткинском водохранилище массовыми среди коловраток были *Euchlanis dilatata lucksiana*, *E. d. dilatata*, *Polyarthra major*, *Keratella quadrata*, *Synchaeta pectinata*, *Kellicottia longispina*, *Brachionus angularis*. В верхнем районе водоема, преобладали *Daphnia galeata*, *Bosmina (Eubosmina) cf. crassicornis*, *B. (Bosmina) longirostris*, *Coronatella rectangula*.

В центральном и приплотинном районах вклад *D. galeata* в численность кладоцер достигал 53–63%, сравнительно многочисленными были *Bosmina (Eubosmina.) cf. crassicornis* (16–33% N_{cl}) и *B. (Bosmina) longirostris* (11% N_{cl}). На всем протяжении водохранилища среди веслоногих рачков доминировали *Mesocyclops leuckarti* (70–80% N_{cop}) и *Thermocyclops crassus* (13–18% N_{cop}). Абсолютным доминантом по биомассе на всей акватории Воткинского водохранилища была *D. galeata*, на неё приходилось от 48 до 71% общей биомассы (от 0,2 до 1,5 г/м³), *M. leuckarti* формировал от 9 до 18%.

ГЛАВА 5. ЧИСЛЕННОСТЬ И БИОМАССА

5.1. Общая характеристика

Численность зоопланктона в Камском водохранилище за исследованный период варьировала в широких пределах 1–588 тыс.экз./м³, медианная численность составляла 99 тыс.экз./м³, при модальном интервале 51–161 тыс. экз./м³. Коловратки формировали

около 40% численности, самыми массовыми были виды семейств Brachionidae (16%) и Synchaetidae (13%). На долю ветвистоусых ракообразных приходилось 35% численности, среди них преобладали семейства Bosminidae (16%) и Daphniidae (13%). Из веслоногих рачков самым массовым за исследованный период был вид *Mesocyclops leuckarti* (16% численности).

Биомасса зоопланктона варьировала 0,1–22,1 г/м³, медиана биомассы за исследованные годы составила 1,0 г/м³, при модальном интервале 0,4–2,1 г/м³. Основу биомассы (76%) формировали ветвистоусые ракообразные, в исследованный период среди них преобладал вид *Daphnia galeata*, в отдельные годы его биомасса могла достигать 19,2 г/м³.

Минимальные значения медианных показателей биомассы и численности – 0,1 г/м³ и 9 тыс.экз./м³ – отмечены в 2015 году (Рисунок 4). Наибольшие показатели медианных биомассы и численности отмечены в 2018 г. – 1,7 г/м³ и 147 тыс.экз./м³.

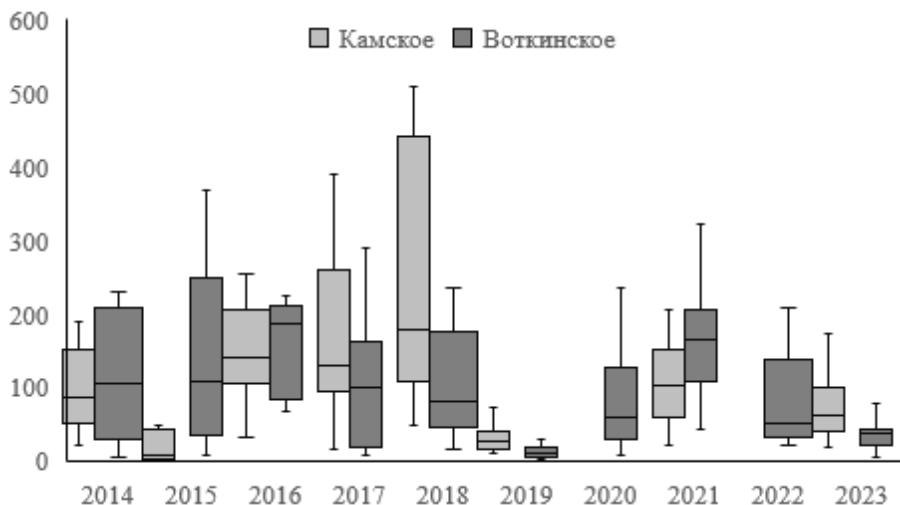


Рисунок 4. Медианная численность (тыс.экз./м³) летнего зоопланктона Камского и Воткинского водохранилищ в 2014–2023 гг.

Примечание. Здесь и на рисунке 5: начало верхнего «уса» - максимальное наблюдаемое значение; конец нижнего «уса» - минимальное наблюдаемое значение выборки; черта, разделяющая «ящик» на две части - медиана (2-й квартиль); верхняя сторона «ящика» - 1-й квартиль; нижняя сторона «ящика» - 3-й квартиль.

Численность зоопланктона Воткинского водохранилища варьировала в пределах 2-647 тыс. экз./м³, медианная численность составляла 78 тыс.экз./м³, при модальном интервале 29—165 тыс.экз./м³. На долю коловраток приходилось 52% численности, самыми массовыми были семейства Euchlanidae (22%), Brachionidae (16%) и Synchaetidae (12%). Среди клadoцер, формировавших 23% численности, преобладали семейства Daphniidae (12%) и Bosminidae (8%). Из веслоногих рачков самым массовым так же был вид *Mesocyclops leuckarti* (17% N_{общ}).

Биомасса зоопланктона варьировала 0,1–13,4 г/м³, медиана биомассы составляла 0,59 г/м³ при модальном интервале 0,2—1,6 г/м³. Ветвистоусые рачки формировали 78% биомассы, в Воткинском водохранилище, за исследованный период основу биомассы так же слагала *Daphnia galeata*, она могла достигать до 11,6 г/м³.

Минимальные значения показателей обилия – 0,1 г/м³ и 9 тыс.экз./м³ – отмечены в 2019 году (Рисунок 5). Максимальные показатели медианных численности и биомассы регистрировались в 2016 г. – 1,3 г/м³ и 186 тыс.экз./м³ соответственно.

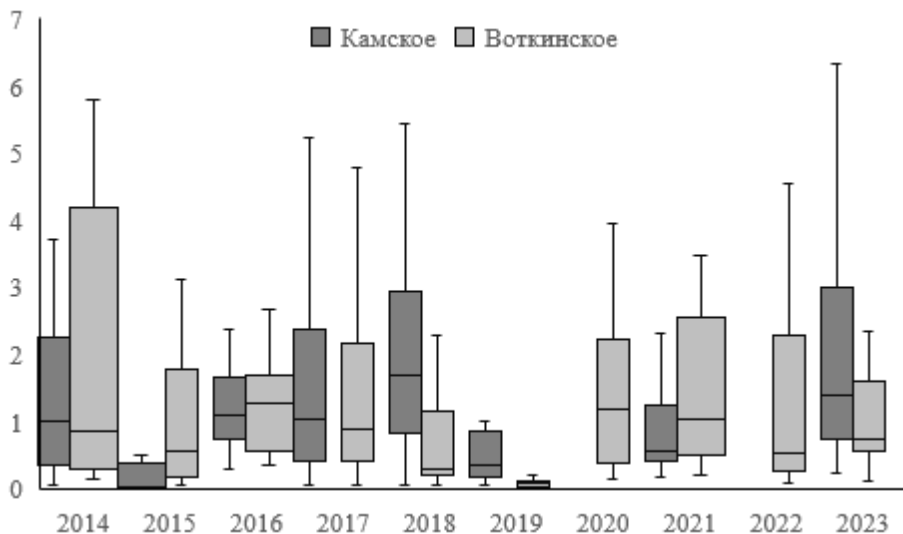


Рисунок 5. Медианная биомасса (г/м³) летнего зоопланктона Камского и Воткинского водохранилищ в 2014-2023 гг.

Численность и биомасса зоопланктона Воткинского водохранилища ниже, чем в Камском, оно менее сложно устроено морфологически и не имеет такого количества обширных мелководий, биомасса в нем, как правило, возрастает от верхнего района к приплотинному почти во все годы наблюдений.

За исследованный период отмечены положительные корреляции между численностью зоопланктона Камского ($r = 0,8$; $p < 0,05$) и Воткинского ($r = 0,7$; $p < 0,05$) водохранилищ и температурой воды, в период сбора материала (Рисунок 6). В то же время для Камского водохранилища отмечена отрицательная корреляция ($r = -0,7$; $p < 0,05$) численности зоопланктона и среднего количества осадков за июль-август 2014-2023 гг. (Рисунок 7). Основным приходным компонентом Камского водохранилища является боковая приточность и в период увеличения количества осадков в бедных зоопланктоном речных водах может снижаться численность зоопланктона из-за разбавления. Для Воткинского водохранилища подобной корреляции не выявлено, что обусловлено тем, что это вторая ступень каскада и основной приток складывается из поступающих вод через Камскую ГЭС, он составляет 93-94% от общей суммы прихода (Двинских и др., 2007).

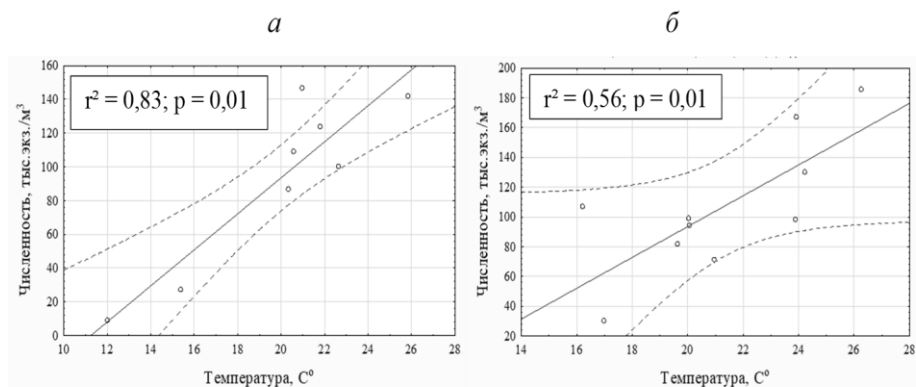


Рисунок 6. Графики связи численности (тыс.экз./м³) зоопланктона с температурой воды (°C) в момент отбора проб для Камского (а) и Воткинского (б) водохранилищ.

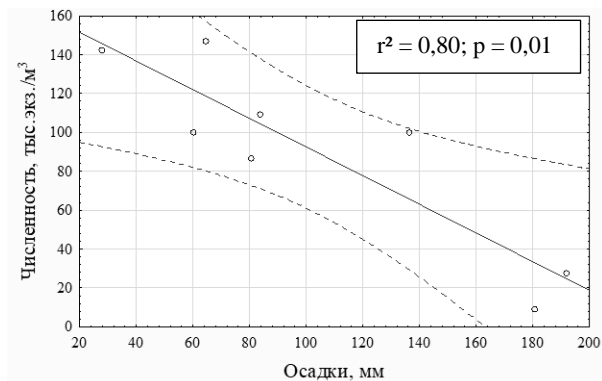


Рисунок 7. График связи численности зоопланктона Камского водохранилища со средним количеством осадков (мм.) за июль-август 2014-2023 гг.

5.2. Распределение численности и биомассы по продольной оси водохранилища

В Камском водохранилище наибольшие показатели численности отмечены в верхнем районе (7-347 тыс. экз./м³), так же для него характерна наибольшая доля коловраток в численности и, в отдельные годы, биомассе зоопланктона. При этом для него характерны самые низкие биомассы (0,4 г/м³). Это речной, проточный район, комплекс зоопланктона в этом районе наиболее реофильный. В центральном районе, имеющем форму озеровидного расширения и малую проточность, создавались благоприятные условия для развития крупных кладоцер, здесь, как правило, отмечали максимальную биомассу (1,7 г/м³). Закономерное обеднение зоопланктона происходит в приплотинном районе водохранилища (1,2 г/м³). Это обусловлено комплексом причин: большие глубины, слабая изрезанность береговой линии, малое количество биогенов, лимитирующее развитие фито- и бактериопланктона – основной пищи ракообразных, вынос зоопланктона из водохранилища и другие. Здесь возрастает доля веслоногих рачков в планктоценозах. Биомасса зоопланктона Воткинского водохранилища возрастала от верхнего района (0,3 г/м³) к приплотинному (1,5 г/м³) почти во все годы наблюдений. В 2014, 2016 и 2020 гг. максимальные показатели регистрировали для центрального района, медиана за 2014-2023 гг. для него составила 0,9 г/м³.

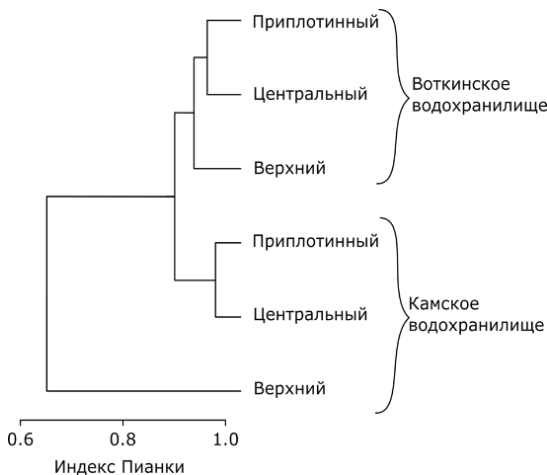


Рисунок 8. Дендрограмма сходства зоопланктона исследованных участков Камского и Воткинского водохранилищ по индексу Пианки.

При оценке количественного сходства структуры зоопланктона разных районов водохранилищ (Рисунок 8) наблюдали четкое отличие верхнего района Камского водохранилища от всех остальных. Наибольшая степень сходства характерна для центрального и приплотинного районов в обоих водохранилищах.

В этих районах были массовыми следующие ракообразные: *Daphnia galeata* (до 280 тыс. экз./м³), *Mesocyclops leuckarti* (до 130 тыс. экз./м³), *Thermocyclops crassus* (до 80 тыс. экз./м³), *Heterocope caspica* (до 20 тыс. экз./м³), *Eurytemora caspica* (до 16 тыс. экз./м³).

Таким образом, развитие зоопланктона в Камском и Воткинском водохранилищах по их продольному профилю определяется морфологией и гидрологией районов. На наиболее проточных участках (преимущественно верхние районы), с большим количеством притоков отмечаются низкие показатели биомассы, преобладание коловраток и веслоногих рачков. При увеличении глубин, расширении акватории, замедлении течения, наличии обширных мелководий – биомасса зоопланктона и доля кладоцер возрастают.

5.3. Распределение численности и биомассы в пелагиали и литорали

В период 2014–2023 гг. в обоих водохранилищах наибольшая численность зоопланктона (>150 тыс. экз./м³) наблюдалась в прибрежье, в пелагиали она была ниже в 1,7–2,0 раза. Биомасса прибрежного и пелагического зоопланктона фактически не различалась и в среднем составляла 1,2 г/м³. В литоральной зоне обоих водохранилищ

и пелагиали верхнего района Камского водохранилища количественно преобладали веслоногие рачки (23-43% N_{общ}) и коловратки (19-49% N_{общ}), в глубоководных зонах остальных районов наиболее многочисленны были копеподы (44-62% N_{общ}). Во всех зонах по биомассе превалировали кладоцеры (34-85% B_{общ}).

ГЛАВА 6. ВИДЫ ВСЕЛЕНЦЫ И ИХ ЗНАЧЕНИЕ

Уточнены сроки появления одиннадцати видов-вселенцев южного происхождения, 60% которых в обоих водохранилищах зарегистрированы с 2012 по 2016 гг. Из них три вида ракообразных (южная *Diaphanosoma orghidani*, *Thermocyclops crassus* и понто-каспийские копеподы *Eurytemora caspica* и *Heterocope caspia*) встречались ежегодно в Камском водохранилище в >30% проб, в Воткинском в >17% и локально образовывали до 30% численности ракообразных. Из южных коловраток в отдельные годы были многочисленны *Conochiloides coenobasis*, *Pompholux sulcata*.

Самая северная точка обитания для *Cercopagis pengoi*, отмеченная нами в период исследований – 58.333° с.ш. 56.370° в.д. К 2023 г. вид заселил все Воткинское водохранилище, хотя в год его находки и 7 лет после его находили только в приплотинном районе Камского и верхнем районе Воткинского, вероятно точкой его появления был Чусовской плес Камского водохранилища, где сейчас, по данным автора, регистрируется максимальная численность *C. pengoi* (до 2 тыс. экз/м³).

Коловратка *Kellicottia bostoniensis* осенью 2012 г. впервые отмечена в верховье Камского водохранилища, вид встречен более чем в 70% проб. К 2015 г. он расселился почти по всему Камскому плесу и был наиболее обилен осенью при температуре воды 10–12 °С по-прежнему в верхнем районе. В Чусовском плесе водохранилища вид не обнаружен. Вселенца одинаково часто находили на глубине и в прибрежье, максимальная численность достигала 2 тыс. экз./м³. Он обитал совместно с родственным аборигенным видом *K. longispina*.

ГЛАВА 7. МНОГОЛЕТНЯЯ ДИНАМИКА СОСТАВА И ОБИЛИЯ

7.1 Многолетние изменения численности и биомассы

Количество зоопланктона исследованных водоемов характеризуется большими колебаниями год от года (Кортунова, Галанова, 1986).

Наши данные подтверждают это заключение. Однако по нашим наблюдениям в 2012–2023 гг. увеличилось количество лет с высокими показателями обилия (Рисунок 9, 10). По сравнению с данными 2002–2007 гг. (Селеткова, 2015), в Камском водохранилище наблюдается увеличение биомассы зоопланктона в 2–3 раза, особенно ярко эти изменения прослеживаются в центральном и приплотинном районах. Из анализа архивных данных ПермНИРО следует, что в Воткинском водохранилище с 2011 г. количество зоопланктона возросло в 1,5–2 раза.

Это подтверждает рассчитанный коэффициент корреляции Спирмена. Коэффициенты корреляции между годом наблюдений (1988–2020 гг.) и биомассой статистически значимы: для Камского водохранилища $r = 0,44$, $p < 0,05$, для Воткинского $r = 0,59$, $p < 0,05$.

Морфометрические особенности Камского водохранилища – обширное озеровидное расширение и большое количество мелководий (Гидрология..., 2008), вероятно, способствуют более интенсивному росту биомассы сообщества. Кроме того, причиной подъема биомассы зоопланктона может быть увеличение среднегодовой температуры воздуха и, как следствие, воды водохранилищ. Так, в Пермском крае за последние 40 лет температура воздуха возросла на $\sim 1,5^\circ\text{C}$ (Шкляев, Шкляева, 2011).

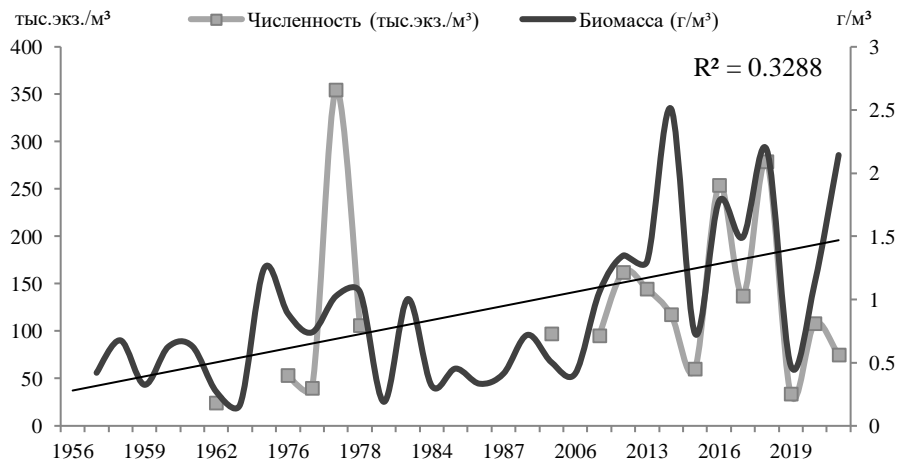


Рисунок 9. Многолетние изменения численности и биомассы Камского водохранилища

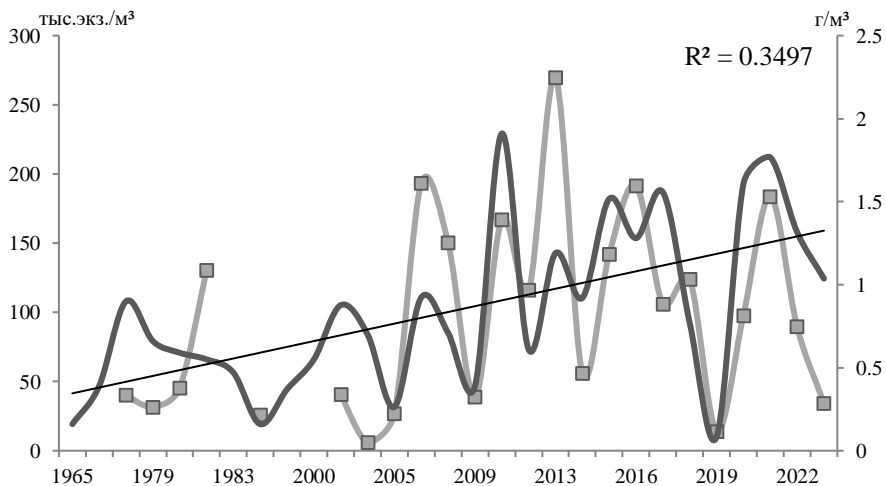


Рисунок 10. Многолетние изменения численности и биомассы Воткинского водохранилища

Потепление наблюдается на всей территории России во все сезоны. Скорость роста осредненной по России среднегодовой температуры (линейный тренд) составила $+0,50^{\circ}\text{C}/10$ лет (вклад в общую изменчивость 60%). Наиболее быстрый рост наблюдается для весенних температур ($0,63^{\circ}\text{C}/10$ лет), но на фоне межгодовых колебаний тренд больше всего выделяется летом ($0,41^{\circ}\text{C}/10$ лет: описывает 71% суммарной дисперсии) (Доклад..., 2025).

При расчете коэффициента корреляции Спирмена между средней за июль-август температурой и биомассой летнего зоопланктона Камского и Воткинского водохранилищ получена статистически значимая связь: $r = 0,39$, $p < 0,05$.

7.2 Многолетние изменения состава и обилия доминантных видов

В начале 70-х годов прослеживается рост доли ветвистоусых ракообразных в зоопланктоне исследуемых водохранилищ (Серкина, 1975; Дементьева, 1985), в отдельные годы доля *Daphnia gr. longispina* составляла до 80% биомассы зоопланктона (Дементьева, Картунова, 1983). В 2002-2007 гг. в Камском водохранилище на долю кладоцер приходилось 66% биомассы зоопланктона, почти половину формировала *D. gr. longispina* (Селеткова, 2015). В современный период крупная

D. galeata стала основным компонентом летнего зоопланктона, в отдельные годы может формировать до 90% биомассы.

С основания Камского и Воткинского водохранилищ из отряда Cyclopoidea как доминант регулярно отмечался *Mesocyclops leuckarti* (Кортунова, 1983; Кортунова, Галанова, 1988; Преснова, Хулапова, 2015; Селеткова, 2015), помимо него периодически отмечается *Thermocyclops oithonoides*. К настоящему времени наравне с *M. leuckarti* в доминантном комплексе регулярно присутствует *T. crassus*. В начале 2000х на отдельных точках он мог достигать 5%, а в целом по водохранилищу не более 1% биомассы (по архивным данным ПермНИРО). В 2014–2023 гг. в Камском водохранилище вклад *T. crassus* в отдельные годы достигал до 24–30% численности ракообразных и до 20% биомассы зоопланктона.

Крупная коловратка *Asplanchna priodonta*, которая и ранее упоминалась среди доминирующих видов и давала высокую биомассу (до 40% $V_{\text{общ}}$), в период наших исследований давала массовые вспышки, так в 2019 г. в верхнем районе Камского водохранилища она формировала 43% биомассы и 33% численности зоопланктона. Представители семейств Brachionidae и Synchaetidae, отмечаемые и ранее, в период наших исследований формировали до 40% численности коловраток в Камском водохранилище и до 22% в Воткинском. Значительно возрасла роль лимнофильных коловраток *Euchlanis dilatata dilatata*, *E. d. lucksiana*, до 2012 г. они практически не упоминались в числе доминантов, к настоящему времени они регулярно формируют массовые вспышки, слагая до 44% численности коловраток.

В предыдущие годы в доминантных комплексах упоминаются различные виды и формы рода *Bosmina*: *Bosmina (Eubosmina) cf. obtusirostris*, *B. (Bosmina) longirostris*, *B. (E.) cf. coregoni*. В период наших исследований в отдельных районах *B. (B.) longirostris* регистрировалась как доминант, но преобладающей формой была *B. (E.) cf. crassicornis*, которая была широко распространена по акватории обоих водохранилищ, и формировала до 57% $N_{\text{общ}}$ и 29% $V_{\text{общ}}$.

ВЫВОДЫ

1. В 2012–2023 г. в пелагиали Камского и Воткинского водохранилищ выявлено 149 таксонов зоопланктона, среди которых преобладали коловратки (~50% списка), их состав и структура имеет высокую степень сходства (более 70%), массовые виды типичны и для других водохранилищ Волжско-Камского каскада. Отмечено 19 видов для Камского водохранилища и 20 видов для Воткинского, не указанных в ранее опубликованных списках.
2. Зарегистрировано 11 видов вселенцев, 7 из них отмечены впервые. Обычными для обоих водохранилищ стали: *Heterocope caspia*, *Eurytemora caspica*, *Thermocyclops crassus* и *Diaphanosoma orghidani*. Североамериканская коловратка *Kellicottia bostoniensis* с 2012 г. стала обычной в верхнем районе Камского водохранилища, в Воткинском она не обнаружена. Понто-каспийский *Cercopagis pengoi*, выявленный в Камском и верхней части Воткинского водохранилищ в 2016 г., к 2023 г. расселился по всей акватории Воткинского водохранилища.
3. В верхних районах обоих водоемов наибольшую численность зоопланктона формируют коловратки (28-54% в Камском водохранилище и 7-48% в Воткинском), на остальной акватории преобладают ракообразные (69±5%). По биомассе, во всех районах, преобладали кладоцеры, формируя в среднем 64±4%.
4. В последнее десятилетие в Камском и Воткинском водохранилищах выявлено увеличение биомассы зоопланктона с 0,4-0,7 г/м³ до 1,3-1,5 г/м³, вызванное ростом количества ракообразных. Уровень биомассы в 2014–2023 гг. оказался в 2,5–3,0 раза выше отмеченного в 1950–1960-х гг. Биомасса максимальна (до 2,3 г/м³) в центральной части Камского водохранилища и приплотинном районе Воткинского (до 1,5 г/м³).
5. Обнаружена тенденция к изменению видового состава доминантов: с начала 70-х годов *Daphnia galeata* стала основным компонентом летнего зоопланктона (9% численности и 60% биомассы), с 2010 г. увеличилась численность (24-30%) термофильного рачка *Thermocyclops crassus*, который сменил в доминантном комплексе *T. oithonoides*.

СПИСОК ПУБЛИКАЦИЙ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Работы, опубликованные в изданиях, рекомендованных ВАК Минобрнауки РФ:

1. Крайнев Е.Ю., Целищева Е.М., Лазарева В.И. Американская коловратка *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet, 1908) (Rotifera: Brachionidae) в Камском водохранилище (река Кама, Россия) // Биология внутр. вод. 2018. № 1. – С. 55–59 – DOI 10.7868/S0320965218010072.
2. Целищева Е. М., Лазарева В.И. Многолетняя динамика зоопланктона Камского и Воткинского водохранилищ // Биология внутр. вод. 2021. № 4. С. 392–404. – DOI 10.31857/S0320965221040148.
3. Целищева Е. М., Безматерных В. В. Особенности структуры и распределения летнего зоопланктона Камского и Воткинского водохранилищ // Биология внутренних вод. – 2025. – Т. 18, № 1. – С. 61-77. – DOI 10.31857/S0320965225010055.

В других изданиях:

1. Кузнецова Е.М. Зоопланктон Воткинского водохранилища в 2011 г. – Фундаментальные и прикладные исследования в биологии и экологии: материалы регион.студ. науч. конф. / гл. ред. Н.И. Литвиненко; отв. Ред. С.А. Овеснов; Перм. гос. нац. иссл. ун-т. – Пермь, 2013. – С 121-123.
2. Кузнецова Е.М. Зоопланктон Камского водохранилища в осенний период 2012 г. – Фундаментальные и прикладные исследования в биологии и экологии: материалы регион.студ. науч. конф. / гл. ред. Н.И. Литвиненко; отв. Ред. С.А. Овеснов; Перм. гос. нац. иссл. ун-т. – Пермь, 2013. – С 123-125.
3. Крайнев Е.Ю., Кузнецова Е.М. Видовое разнообразие и распределение зоопланктона Воткинского водохранилища // Современные проблемы водохранилищ и их водосборов: Труды Международной научно-практической конференции. Пермь, 2013. – С. 137-141.
4. Кузнецова Е.М. Структура и распространение зоопланктона Камского водохранилища в летний период 2013 г. – Фундаментальные и прикладные исследования в биологии и экологии: материалы регион.студ. науч. конф. / гл. ред. Н.И. Литвиненко; отв. Ред. С.А. Овеснов; Перм. гос. нац. иссл. ун-т. – Пермь, 2015. – С 57-60.

5. **Кузнецова Е.М.** Влияние слабого теплового воздействия на зоопланктоценозы Камского водохранилища в районе Пермской ГРЭС (г. Добрянка) // Экологический сборник 5: Труды молодых ученых Поволжья. Международная научная конференция Тольятти: ИЭВБ РАН, «Кассандра», 2014. – С. 203-205.
6. **Кузнецова Е.М.** Сезонная динамика зоопланктона нижнего района Камского водохранилища в районе г. Добрянка. // Тезисы докладов II международной конференции «Актуальные проблемы планктологии», Калининград, 2015. – С. 56-57.
7. Истомина А.М., Беляева П.Г., Истомин С.Г., Крайнев Е.Ю., **Кузнецова Е.М.**, Мелехин М.С. Современное состояние планктона, бентоса и ихтиофауны Воткинского водохранилища // Современное состояние биоресурсов внутренних водоёмов и пути их рационального использования: Материалы докладов Всероссийской конференции с международным участием, посвященной 85-летию Татарского отделения ГОСНИОРХ. Казань, 2016. – С. 430-441.
8. **Целищева Е.М.** Биоразнообразие зоопланктона Камского водохранилища // Рыбохозяйственные водоёмы России: фундаментальные и прикладные исследования. Материалы II Всероссийской научной конференции с международным участием: ФГБНУ «ГосНИОРХ», 2018. – С. 384-387.
9. **Целищева Е.М.** Видовой состав и структура сообществ зоопланктона Камского водохранилища // III Международная конференция «Актуальные проблемы планктологии». Материалы конференции. – Калининград: АтлантНИРО, 2018. – С. 213-216.
10. **Целищева Е.М.** Современное состояние зоопланктона Камского водохранилища // Волга и ее жизнь: сборник тезисов докладов Всероссийской конференции / Ин-т биологии внутр. вод им. И.Д. Папанина РАН, Борок, 22–26 октября 2018 г. – Ярославль: Филигрань, 2018. – С. 143.
11. **Tselishcheva E. M.** Alien species in the zooplankton of the Kama and Votkinsk reservoirs / Invasion of Alien Species in Holarctic. Borok-VI : sixth International Symposium. Book of abstracts / Russian Academy of Sciences (RAS) [et al.] ; — Kazan : Buk, 2021. — 250 p. — Text :electronic. – P. 230
12. **Целищева Е.М.** Планктонные ракообразные Камского и Воткинского водохранилищ // Актуальные проблемы изучения

ракообразных: сборник тезисов конференции (Борок, 23-25 мая 2022 г.). – Севастополь, 2022. – С.66–67.

13. **Целищева, Е. М.** Планктонные ракообразные (Cladocera, Sorepoda) Камского и Воткинского водохранилищ и их пространственное распределение // 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. 102.
14. **Целищева Е. М.** Особенности структуры и распределения летнего зоопланктона Камского и Воткинского водохранилищ // Биология внутренних вод. Перспективы и проблемы современной гидробиологии : Материалы XVII Всероссийской научной конференции 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, 21–25 октября 2024 года. – Ярославль: Канцлер, 2024. – С. 106.

СПИСОК ПРИНЯТЫХ СОКРАЩЕНИЙ

В – Верхний район водохранилища

Ц – Центральный район водохранилища

П – Приплотинный район водохранилища

$V_{\text{общ}}$ – Общая биомасса зоопланктона

$N_{\text{общ}}$ – Общая численность зоопланктона

N_{cl} – Численность ветвистоусых рачков

N_{cop} – Численность веслоногих рачков