

ЗООПЛАНКТОН, ЗООБЕНТОС,
ЗООПЕРИФИТОН

УДК 574.587(275.2):591

МНОГОЛЕТНИЕ ИЗМЕНЕНИЯ СОСТАВА
И ОБИЛИЯ ЗООПЛАНКТОНА ВОДОХРАНИЛИЩ р. КАМЫ

© 2020 г. В. И. Лазарева^а, *

^аИнститут биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина Российской академии наук,
пос. Борок, Некоузский р-н, Ярославская обл., Россия

*e-mail: lazareva_v57@mail.ru

Поступила в редакцию 24.07.2018 г.

После доработки 27.11.2018 г.

Принята к публикации 09.04.2019 г.

В августе 2016 г. исследован пелагический зоопланктон (Cladocera, Copepoda, Rotifera) и меропланктон (велигеры моллюсков рода *Dreissena*) четырех водохранилищ р. Камы (Камского, Воткинского, Нижнекамского и камской части Куйбышевского). Обнаружено 108 видов, выявлено 14 новых для р. Камы, в том числе пять ракообразных – вселенцев из Каспийского моря. Три из них (*Heterocope caspia*, *Eurytemora caspica* и *Cercopagis pengoi*) продвинулись на север до Камского водохранилища, два (*Cornigerius maeoticus* и *Calanipeda aquaedulcis*) достигли верховьев Камского плеса Куйбышевского водохранилища. Установлено, что пять южных видов (*Heterocope caspia*, *Diaphanosoma orghidani*, *Pompholyx sulcata*, *Conochiloides coenobasis* и *Asplanchna henrietta*), впервые обнаруженных в р. Каме в 2016 г., локально формируют высокую численность. Летняя биомасса зоопланктона составляет в среднем 1.8 г/м³ в Камском водохранилище, 1.3 г/м³ в Нижнекамском, 1.0 г/м³ в Воткинском и 0.5 г/м³ в Куйбышевском, ее уровень близок к таковому в 2000-х гг. Обсуждаются смены видов, биоинвазии, особенности пространственного распределения и многолетние изменения биомассы зоопланктона.

Ключевые слова: река Кама, водохранилища, зоопланктон, меропланктон, состав, структура, обилие, виды-вселенцы

DOI: 10.31857/S0320965220030110

ВВЕДЕНИЕ

Река Кама – левый, самый крупный и многоводный приток р. Волги, до зарегулирования длины реки была >2000 км, среднемноголетний расход воды в нижнем течении >4000 м³/с (Волга..., 1978). Каскад водохранилищ р. Камы создан в период 1954–1979 гг. (Эдельштейн, 1998). Еще в 1970-х гг. отмечали большое влияние зоопланктона р. Камы на состав и структуру сообщества р. Волги ниже ее слияния с р. Камой (Волга..., 1978).

К настоящему времени наиболее изучен зоопланктон верхних Камского и Воткинского водохранилищ (Алексеевнина, Преснова, 2017; Кортунова, 1983; Кортунова, Галанова, 1988; Кузнецова, 2015; Поскрякова, 1977; Преснова, Хулапова, 2015; Селеткова, 2015) существенно менее – Нижнекамского водохранилища и Камского плеса Куйбышевского (Куйбышевское..., 1983, 2008; Поскрякова, 1977). В августе 1975 г. в рамках экспедиции Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН были обследованы водохранилища р. Камы от ее слияния с р. Волгой до устья р. Вишера, зоопланктон всех

четырёх водохранилищ описан Н.П. Поскряковой (1977).

Несмотря на большое количество публикаций о зоопланктоне двух верхних камских водохранилищ, до сих пор отсутствует анализ многолетней динамики его состава и структуры. В большинстве работ лишь констатировано состояние сообщества на момент исследования. Вместе с тем в волжских водохранилищах и других водоемах отмечено существенное изменение этих характеристик (биоинвазии, смены доминантов, увеличение доли ветвистоусых и веслоногих ракообразных, продуктивности сообщества), которое вызвано трансформацией экосистем на фоне потепления климата (Лазарева и др., 2018а, 2018б; Фефилова и др., 2014; Adrian et al., 2006; Lazareva, Sokolova, 2015). Установлено быстрое продвижение на север по р. Волге понто-каспийских ракообразных, ряд которых стали массовыми в Куйбышевском водохранилище и водоемах р. Камы (Лазарева и др., 2018а, 2018б; Тимохина, 2000; Lazareva, 2019).

Цель работы – дать анализ динамики состава и структуры пелагического зоопланктона водохра-

нилищ р. Камы за >40 лет с использованием собственных и литературных данных.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Район исследования. Зарегулированный участок р. Камы расположен ниже устья р. Вишера и включает три водохранилища (Камское, Воткинское и Нижнекамское), схема их расположения приведена в работе Беляевой и др. (2018). Обширная устьевая область р. Камы после заполнения на р. Волге Куйбышевского водохранилища сформировала два из восьми его плесов (Камский и Волго-Камский) (Дзюбан, 1960). Трофический статус всех камских водохранилищ в летнюю межень 2016 г. по содержанию хлорофилла *a* в планктоне определен как эвтрофный, по сумме хлорофилла и феопигментов в донных осадках Камское водохранилище – эвтрофное, Воткинское и Нижнекамское – мезотрофные (Беляева и др., 2018).

Камское (Пермское, Верхнекамское) водохранилище – верхнее в системе р. Камы, заполнено в 1954 г. Его площадь 1915 км², средняя глубина 6.4 м (максимальная 30 м), коэффициент условного водообмена 4.4 год⁻¹ (Эдельштейн, 1998). Ниже по реке между городами Пермь и Чайковский расположено Воткинское водохранилище, созданное в 1966 г. Его площадь 1120 км², средняя глубина 8.4 м (максимальная 28 м), коэффициент условного водообмена 5.7 год⁻¹ (Эдельштейн, 1998). В 1979 г. между городами Чайковский и Набережные Челны создано Нижнекамское водохранилище, которое до сих пор не заполнено до проектной отметки и транзитом пропускает сток р. Кама в Куйбышевское водохранилище. Площадь водоема 1000 км², средняя глубина 8.0 м (максимальная 14 м), коэффициент условного водообмена 6.6 год⁻¹ (Эдельштейн, 1998). Куйбышевское – одно из крупнейших долинных водохранилищ Средней Волги заполнено в 1957 г. Площадь его зеркала 5900 км², средняя глубина 8.9 м (максимальная >40 м), коэффициент условного водообмена 4.2 год⁻¹ (Эдельштейн, 1998).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Комплексная экспедиция Института биологии внутренних вод РАН в августе 2016 г. фактически повторила маршрут предыдущей (1975 г.). Во второй половине месяца вдоль затопленного русла р. Камы обследовали Волго-Камский и Камский плесы Куйбышевского водохранилища, а также Нижнекамское, Воткинское и Камское водохранилища. Пробы отбирали на 6–8 станциях в пелагиали каждого водоема в области наибольших глубин. Наиболее южная точка отбора располагалась у слияния р. Камы с р. Волгой против пос. Камское

устье (55°14.776' с.ш., 49°16.355' в.д.) в Волго-Камском плесе Куйбышевского водохранилища, самая северная – в верхней части Камского водохранилища у г. Усолье (59°26.242' с.ш., 56°41.322' в.д.).

Ракообразных и коловраток учитывали в тотальных пробах зоопланктона, которые отбирали сетью Джели с диаметром входного отверстия 12 см и ситом с диагональю ячеей 105 мкм. Сборы фиксировали 4%-ным формалином и просматривали в лаборатории под стереомикроскопом StereoDiscovery-12 (Carl Zeiss, Jena). В пробах определяли численность и биомассу каждого обнаруженного вида, рассчитывали общие значения этих показателей для четырех крупных таксономических групп (Cladocera, Cyclopoida, Calanoida, Rotifera) и всего сообщества. К доминантам относили виды с обилием ≥10% общей численности ракообразных или коловраток.

Концентрацию растворенного кислорода, температуру и электропроводность воды измеряли ручным зондом YSI ProODO (YSI Inc., USA) с оптическим датчиком кислорода.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Гидрофизические условия. Глубина в точках отбора проб на русле р. Камы варьировала от 8 до 23 м, средние ее значения во всех водохранилищах были близки (11–16 м). Прозрачность воды по белому диску составляла 90–170 см. Цветность была низкой 25–45 град Сг–Со, наибольшие значения отмечены в Воткинском водохранилище. Уровень рН воды всех водохранилищ изменялся в пределах 7.8–8.6.

Электропроводность воды р. Камы в августе, отражающая уровень ее минерализации, ступенчато возрастала снизу вверх от Волго-Камского плеса Куйбышевского (275–360 мкS/см)¹ к верхней части Камского водохранилища (730–860 мкS/см). На отдельных его участках (у городов Березники и Усолье, ниже слияния рек Иньва и Косьва) в придонном слое она достигала 3480–4870 мкS/см. Это связано с выносом в русло р. Камы природных рассолов, широко распространенных вдоль левого берега р. Камы вблизи г. Соликамск, а также с загрязнением вод отходами промышленных предприятий по добыче калийных солей (Печеркин и др., 1980). Минимальные значения (175–250 мкS/см) электропроводности воды регистрировали в Нижнекамском водохранилище выше устья р. Белая и в Воткинском водохранилище от плотины Воткинской ГЭС до устья р. Тулва.

Период работ в августе 2016 г. характеризовался очень высоким (>24°C) прогревом воды, что на 6–6.4°C выше нормы. Норма для августа состав-

¹ Все значения электропроводности даны при температуре 18°C.

ляет 18°C в Камском и Воткинском водохранилищах, 19°C в Нижнекамском и камской части Куйбышевского водохранилища (Многолетние..., 1988). Наибольшую температуру (до 25.5°C) поверхностного слоя наблюдали в Куйбышевском водохранилище. Вследствие такого прогрева был слабо выражен подъем температуры воды вблизи крупных городов (+1°C у г. Чайковский и ниже г. Пермь) и зоны сброса подогретых вод (+0.3°C у Пермской ГРЭС). У дна водоемов на большей части затопленного русла р. Камы температура была на 0.1–1.1°C ниже, чем у поверхности. Максимальную разницу между поверхностной и придонной температурой воды (3–7°C) регистрировали в условиях прямой стратификации на глубоководных (13–24 м) участках вблизи плотин ГЭС в Камском и Воткинском водохранилищах. Минимальные значения температуры воды у дна были 18–24°C.

В трофогенном горизонте (0–3 м) всех обследованных водоемов днем наблюдали перенасыщение (до 165%) воды растворенным кислородом (O₂) вследствие массового развития водорослей. Содержание O₂ в устьевой области р. Кама (Куйбышевское водохранилище) и выше в Нижнекамском водохранилище превышало 8 мг/л (>80% насыщения) во всем столбе воды. По руслу р. Камы в Воткинском и Камском водохранилищах отмечали значительный дефицит O₂ на глубине >8 м. Содержание O₂ <1.5 мг/л (<20% насыщения) в слое 1–6 м над дном наблюдали на нижнем участке Воткинского водохранилища от плотины до устья р. Тулва. Также регистрировали почти по всему руслу р. Камы в пределах Камского водохранилища, на приплотинном участке которого между городами Пермь и Добрянка слой с аноксией (O₂ <1 мг/л) достигал 5–14 м над дном.

Состав и структура зоопланктона. В зоопланктоне водохранилищ р. Кама известно 180 видов, их основа представлена коловратками (48%) и ветвистоусыми ракообразными (33%) (табл. 1). Летом 2016 г. в пелагиали обнаружено 108 видов (Cladocera 33, Copepoda 22 и Rotifera 53), 92 из них отмечены в Куйбышевском водохранилище, 61 – в Нижнекамском, 75 – в Воткинском и 72 – в Камском. Наиболее часто (>80% проб) встречались 7 видов в Куйбышевском водохранилище, 13 – в Нижнекамском, 21 – в Воткинском и 20 – в Камском (табл. 1). Обычными для всех водохранилищ р. Камы были кладоцеры *Limnospira frontosa*, *Diaphanosoma orghidani*, *Daphnia galeata* и *Bosmina longirostris*, копеподы *Mesocyclops leuckarti*, *Thermocyclops oithonoides*, *T. crassus* и *Heterocope caspia*, коловратки *Polyarthra luminosa*, *P. major* и два подвида *Euchlanis dilatata*. Кроме того, в более северных Камском и Воткинском водохранилищах часто встречались ракообразные *Daphnia cristata*, *Bosmina crassicornis*, *B. coregoni*, *Cyclops vici-*

nus, *Eurytemora caspica* и коловратки *Trichocerca similis*, *Polyarthra longiremis*, *Asplanchna priodonta*, *A. herricki*, *Brachionus angularis*, *Keratella cochlearis*, *K. quadrata*, *Kellicottia longispina*, *Conochilus unicornis* и *Pompholyx sulcata*.

Сравнительный анализ новых данных и списков зоопланктона, опубликованных по материалам 1970–2000-х г. (Кортунова, Галанова, 1988; Селеткова, 2015; Тимохина, 2000), показал, что состав видов существенно изменился. В каждом водоеме выявлено от 20 до >30 видов (преимущественно коловраток), которых ранее не регистрировали (табл. 1). Большинство из них (40–65%) обычны для современного зоопланктона волжских водохранилищ (Лазарева, 2007; Лазарева и др., 2018а; Экологические..., 2001), а также других водоемов лесной зоны Европейской России (Боруцкий и др., 1991; Пидгайко, 1984). Остальные новые для р. Камы виды можно разделить на три группы: южные пресноводные формы, которые расширяют свой ареал на север в связи с потеплением климата; понто-каспийские инвазионные ракообразные, расселившиеся в р. Каме по р. Волге из Каспийского моря, и виды-вселенцы, проникшие в бассейн р. Волги с других континентов.

В первую группу входят ракообразные *Diaphanosoma orghidani*, *Acanthocyclops americanus* и коловратки *Asplanchna henrietta*, *Brachionus diversicornis*, *B. budapestinensis*, *Keratella tropica*, *Pompholyx sulcata*, *Conochiloides coenobasis*. Эти виды еще в прошлом веке достигли Верхней Волги (Лазарева, 2007; Экологические..., 2001), а теперь обнаружены и в камских водохранилищах (табл. 2). В эту же группу можно отнести первую находку в р. Каме против устья р. Иж (Нижнекамское водохранилище, 56° с.ш.) *Diaphanosoma mongolianum* (>300 экз./м³) совместно с более многочисленной *D. orghidani* (2 тыс. экз./м³). *Diaphanosoma mongolianum* распространена в Палеарктике до 57° с.ш., но чаще встречается в южной ее части (Коговчинский, 1987). Отметим, что ряд южных видов в камских водохранилищах образуют многочисленные популяции (ракообразные 5–20, коловратки 10–125 тыс. экз./м³) и локально входят в состав доминантов зоопланктона (табл. 2).

Ко второй группе относятся каспийские копеподы *Heterocope caspia*, *Eurytemora caspica* и средиземноморская *Calanipeda aquaedulcis*, а также хищные каспийские кладоцеры *Cornigerius maeoticus* и *Cercopagis pengoi*. *Calanipeda aquaedulcis* и *Cornigerius maeoticus* найдены только в камской части Куйбышевского водохранилища (до 55° с.ш.), *Cercopagis pengoi* отмечен, кроме того, в верховье Воткинского водохранилища и приплотинном участке Камского (до 58° с.ш.), а *Heterocope caspia* и *Eurytemora caspica* заселили все водохранилища р. Камы до 59° с.ш. (табл. 2). Среди

Таблица 1. Видовой состав зоопланктона водохранилищ р. Камы

Таксон	Водохранилище						
	Камское		Воткинское		Нижекамское	Куйбышевское	
	1	4	2	4	4	3	4
РАКООБРАЗНЫЕ – CRUSTACEA							
Сем. Sididae							
<i>Sida crystallina</i> (O.F. Müller, 1776)	+	+	++	+	–	+	–
<i>Limnospira frontosa</i> Sars, 1862	+	+++	++	+++	+++	+	++
<i>Diaphanosoma</i> gr. <i>brachyurum</i> (Lievin, 1848)	++	++	++	++	++	+	+
<i>D. orghidani</i> Negrea, 1982*	–	++	–	+++	+++	–	+++
<i>D. mongolianum</i> Ueno, 1938*	–	–	–	–	++	–	–
<i>Latona setifera</i> (O.F. Müller, 1776)	+	–	+	–	–	–	–
Сем. Daphniidae							
<i>Daphnia</i> (<i>Daphnia</i>) <i>cristata</i> Sars, 1862	+	+++	++	++	+	+	+
<i>D. (D.) longiremis</i> Sars, 1862	–	–	++	–	–	–	–
<i>D. (D.) galeata</i> Sars, 1864	++	+++	+++	+++	+++	+	+++
<i>D. (D.) cucullata</i> Sars, 1862	++	++	+++	++	++	+	++
<i>Ceriodaphnia quadrangula</i> (O.F. Müller, 1785)	+	–	++	+	+	+	+
<i>C. cf. dubia</i> Richard, 1894	+	–	+	–	–	+	–
<i>C. pulchella</i> Sars, 1862	–	+	+	–	–	+	+
<i>C. reticulata</i> (Jurine, 1820)	–	–	+	–	–	–	–
<i>C. laticaudata</i> P.E. Müller, 1867	–	–	+	–	–	–	–
<i>C. rotunda</i> Sars, 1862	+	–	–	–	–	–	–
<i>Simocephalus vetulus</i> (O.F. Müller, 1776)	+	–	+	–	–	+	–
<i>Scapholeberis mucronata</i> (O.F. Müller, 1776)	+	–	+	–	–	–	–
Сем. Moinidae							
<i>Moina micrura</i> Kurz, 1874	+	+	–	++	++	+	++
<i>M. macrocopa</i> (Straus, 1820)	+	–	–	–	–	+	–
Сем. Macrothricidae							
<i>Macrothrix laticornis</i> (Jurine, 1820)	+	–	–	–	–	+	–
<i>M. hirsuticornis</i> Norman et Brady, 1867	+	–	+	–	–	–	–
Сем. Пьюсрипиде							
<i>Plyocryptus agilis</i> Kurz, 1874	–	–	–	–	–	+	–
<i>I. acutifrons</i> Sars, 1862	+	–	+	–	–	–	+
<i>I. sordidus</i> (Lievin, 1848)	+	–	+	–	–	–	–
Сем. Euryercidae							
<i>Euryercus</i> (s.str) <i>lamellatus</i> (O.F. Müller, 1776)	+	–	+	–	–	–	–
Сем. Chydoridae							
<i>Pleuroxus trigonellus</i> (O.F. Müller, 1785)	–	–	+	–	–	–	–
<i>P. adunctus</i> (Jurine, 1820)	+	–	++	+	–	–	–
<i>P. truncatus</i> (O.F. Müller, 1785)	–	–	+	–	–	–	–
<i>P. uncinatus</i> Baird, 1850	+	–	++	–	–	–	–
<i>Alonella exigua</i> (Lilljeborg, 1901)	–	–	+	–	–	–	–
<i>A. excisa</i> (Fischer, 1854)	–	–	+	–	–	–	–
<i>Rhynchotalona falcata</i> (Sars, 1862)	+	+	–	–	–	–	+
<i>Disparalona rostrata</i> (Koch, 1841)	+	–	++	+	–	+	+

Таблица 1. Продолжение

Таксон	Водохранилище						
	Камское		Воткинское		Нижекамское	Куйбышевское	
	1	4	2	4	4	3	4
<i>Chydorus sphaericus</i> (O.F. Müller, 1785)	++	+++	+++	++	+	+	++
<i>C. gibbus</i> Sars, 1891	+	+	–	+	–	–	+
<i>C. ovalis</i> Kurz, 1874	+	–	+	–	–	+	–
<i>Alona quadrangularis</i> (O.F. Müller, 1785)	+	–	++	–	–	+	–
<i>A. affinis</i> (Leydig, 1860)	+	–	+	++	++	–	+
<i>A. intermedia</i> (Sars, 1862)	+	–	–	–	–	+	–
<i>A. costata</i> Sars, 1862	–	–	+	–	–	–	–
<i>A. guttata</i> Sars, 1862	–	–	+	–	–	–	–
<i>Coronatella rectangula</i> (Sars, 1862)	+	–	+	+	–	+	+
<i>Acroperus harpae</i> (Baird, 1834)	+	–	+	–	–	–	+
<i>Alonopsis elongatus</i> Sars, 1862	+	–	–	–	–	–	–
<i>Camptocercus rectirostris</i> Sars, 1862	+	–	+	–	–	–	–
<i>Leydigia leydigii</i> (Schoedler, 1863)	+	+	+	+	–	+	+
<i>Graptoleberis testudinaria</i> (Fischer, 1851)	+	–	+	–	–	–	–
<i>Monospilus dispar</i> Sars, 1862	+	–	+	++	+	+	+
Сем. Bosminidae							
<i>Bosmina</i> (s.str) <i>longirostris</i> (O.F. Müller, 1785)	++	++	+++	+++	++	+	+++
<i>B. (Eubosmina)</i> cf. <i>coregoni</i> Baird, 1857	++	+++	++	++	++	+	+
<i>B. (E.)</i> cf. <i>kessleri</i> Uljanin, 1864	+	–	–	–	+	+	+
<i>B. (E.)</i> cf. <i>longispina</i> Leydig, 1860	+	+	+++	++	+	+	+
<i>B. (E.)</i> cf. <i>crassicornis</i> (Lilljeborg, 1887)	+	++	–	+++	+++	+	+
<i>Bosminopsis deitersi</i> Richard, 1895	+	+	–	–	–	+	+
Сем. Polyphemidae							
<i>Polyphemus pediculus</i> (Linnaeus, 1761)	+	–	++	+	–	+	+
Сем. Podonidae							
<i>Cornigerius maeoticus</i> (Pengo, 1879)*	–	–	–	–	–	+	+
Сем. Cercopagidae							
<i>Bythotrephes brevimanus</i> × <i>B. cederströmii</i>	+	++	++	++	+	+	++
<i>Bythotrephes lilljeborgi</i> (Korovchinsky, 2018)*	–	–	–	–	+	–	–
<i>Cercopagis</i> (s.str.) <i>pengoi</i> (Ostroumov, 1891)*	–	++	–	+	–	+	+
Сем. Leptodoridae							
<i>Leptodora kindtii</i> (Focke, 1844)	+	+++	++	++	+++	+	++
Сем. Cyclopidae							
<i>Halicyclops neglectus</i> Kiefer, 1935*	–	–	–	–	–	–	+
<i>Macrocyclops albidus</i> (Jurine, 1820)	+	–	++	–	–	+	–
<i>Eucyclops serrulatus</i> (Fischer, 1851)	+	–	+	+	–	–	–
<i>E. macruroides</i> (Lilljeborg, 1901)	+	–	–	–	–	–	–
<i>E. macrurus</i> (Sars, 1863)	+	–	–	–	–	–	–
<i>Paracyclops fimbriatus</i> (Fischer, 1853)	+	–	+	–	+	+	+
<i>Ectocyclops phaleratus</i> (Koch, 1838)	+	–	–	–	–	–	–
<i>Cyclops vicinus</i> Uljanin, 1875	+	+++	++	++	++	+	+
<i>C. kolensis</i> Lilljeborg, 1901	+	–	–	+	–	+	++

Таблица 1. Продолжение

Таксон	Водохранилище						
	Камское		Воткинское		Нижнекамское	Куйбышевское	
	1	4	2	4	4	3	4
<i>C. strenuus</i> Fischer, 1851	+	–	++	–	–	–	–
<i>C. insignis</i> Claus, 1857*	–	–	–	+	–	–	–
<i>Megacyclops viridis</i> (Jurine, 1820)	+	+	++	+	–	+	+
<i>Acanthocyclops vernalis</i> (Fischer, 1853)	+	–	+	–	–	+	+
<i>A. robustus</i> (Sars, 1863)	+	–	–	–	–	–	–
<i>A. americanus americanus</i> (Marsh, 1893)	–	++	–	++	+	+	+++
<i>A. a. spinosus</i> Monchenko, 1961	–	–	–	–	+	–	+
<i>Diacyclops languidoides</i> (Lilljeborg, 1901)*	–	–	–	–	–	–	+
<i>D. bicuspidatus</i> (Claus, 1857)	+	–	+	–	+	+	–
<i>D. bisetosus</i> (Rehberg, 1880)	–	–	+	–	–	–	–
<i>Metacyclops minutus</i> (Claus, 1863)	+	–	–	–	–	–	–
<i>Mesocyclops leuckarti</i> (Claus, 1857)	++	+++	+++	+++	+++	+	+++
<i>Thermocyclops oithonoides</i> (Sars, 1863)	++	+++	+++	+++	+++	+	++
<i>T. crassus</i> (Fischer, 1853)	++	++	++	+++	+++	+	+++
<i>T. taihokuensis</i> (Harada, 1931)*	–	–	+	–	–	–	–
Сем. Diaptomidae							
<i>Eudiaptomus gracilis</i> (Sars, 1863)	+	+	++	++	+++	+	++
<i>E. graciloides</i> (Lilljeborg, 1888)	+	++	++	+	++	+	+
<i>E. coeruleus</i> (Fischer, 1835)	–	–	–	–	–	+	–
<i>E. transylvanicus</i> (Daday, 1890)*	–	+	–	–	–	–	–
Сем. Pseudodiaptomidae							
<i>Calanipeda aquaedulcis</i> Kritschagin, 1873*	–	–	–	–	–	–	++
Сем. Temoridae							
<i>Heterocope appendiculata</i> Sars, 1863	+	+	++	–	–	+	+
<i>H. caspia</i> Sars, 1897*	–	+++	–	+++	+++	+	+++
<i>Eurytemora velox</i> (Lilljeborg, 1853)	+	++	+++	+	–	+	+
<i>E. caspica</i> Sukhikh et Alekseev, 2013*	–	++	–	+++	++	–	++
<i>E. affinis</i> (Poppe, 1880)	+	–	–	–	–	+	–
<i>E. lacustris</i> (Poppe, 1887)	+	–	+	–	–	+	–
КОЛОБРАТКИ – ROTIFERA							
Сем. Notommatidae							
<i>Cephalodella volvocicola</i> (Zawadowsky, 1916)*	–	–	–	–	–	–	+
<i>C. gibba</i> (Ehrenberg, 1832)	+	–	–	–	–	–	–
<i>C. crassipes</i> (Lord, 1903)*	–	–	–	–	–	–	+
Сем. Trichocercidae							
<i>Trichocerca</i> (s.str.) <i>cylindrica</i> (Imhof, 1891)	+	++	–	+	+	+	++
<i>T.</i> (s.str.) <i>capucina</i> (Wierz. et Zachar., 1893)	+	++	++	++	–	+	+
<i>T.</i> (s.str.) <i>rattus</i> (O.F. Müller, 1776)	+	–	–	–	–	–	+
<i>T.</i> (s.str.) <i>stylata</i> (Gosse, 1851)	–	–	–	–	–	+	+
<i>T.</i> (s.str.) <i>mucosa</i> (Stokes, 1896)*	–	–	–	–	–	–	+
<i>T.</i> (s.str.) <i>pusilla</i> (Lauterborn, 1898)	+	+	–	+	–	+	+
<i>T.</i> (s.str.) <i>elongata</i> (Gosse, 1886)	+	–	–	–	–	–	–

Таблица 1. Продолжение

Таксон	Водохранилище						
	Камское		Воткинское		Нижекамское	Куйбышевское	
	1	4	2	4	4	3	4
<i>T. (s.str.) longiseta</i> (Schrank, 1802)	+	–	–	–	–	–	–
<i>T. (Diurella) porcellus</i> (Gosse, 1886)	+	+	++	+	+	+	–
<i>T. (D.) similis</i> (Wierzejski, 1893)	+	+++	–	+++	++	+	++
<i>T. (D.) rousseleti</i> (Voigt, 1902)*	–	+	–	–	–	–	–
<i>T. (D.) brachyura</i> (Gosse, 1851)	+	–	–	–	–	–	–
<i>T. (D.) weberi</i> (Jennings, 1903)	+	–	+	–	–	–	–
<i>T. (D.) tenuior</i> (Gosse, 1886)	+	–	–	–	–	–	–
<i>T. (D.) heterodactyla</i> (Tschugunoff, 1921)*	–	+	–	–	–	–	–
Сем. Gastropodidae							
<i>Ascomorpha ecaudis</i> Perty, 1850*	–	+	–	–	–	–	–
<i>A. ovalis</i> (Bergendal, 1892)*	–	++	–	–	+	–	–
Сем. Synchaetidae							
<i>Synchaeta pectinata</i> Ehrenberg, 1832	+	++	–	++	++	+	++
<i>S. tremula</i> (O.F. Müller, 1786)	–	+	–	++	++	+	++
<i>S. grandis</i> Zacharias, 1893	–	–	++	–	–	–	–
<i>Polyarthra vulgaris</i> Carlin, 1943	++	–	–	+	–	–	+
<i>P. minor</i> Voigt, 1904	–	++	++	++	+	–	+
<i>P. dolichoptera</i> Idelson, 1925	+	–	++	–	–	+	–
<i>P. remata</i> Skorikov, 1896	+	–	++	–	–	+	–
<i>P. longiremis</i> Carlin, 1943	+	++	–	+++	+	–	++
<i>P. euryptera</i> Wierzejski, 1891*	–	++	–	++	+	–	+
<i>P. luminosa</i> Kutikova, 1962	+	+++	–	+++	+++	+	++
<i>P. major</i> Bruckhardt, 1900	+++	+++	+++	+++	+++	+	++
<i>Bipalpus hudsoni</i> (Imhof, 1891)	+	–	++	–	–	+	+
<i>Ploesoma truncatum</i> (Levander, 1894)	+	–	–	–	–	–	+
Сем. Asplanchnidae							
<i>Asplanchna priodonta</i> Gosse, 1850	+	+++	++	++	+	–	+
<i>A. henrietta</i> Langhaus, 1906*	–	+	–	++	+	–	++
<i>A. herricki</i> Guerne, 1888*	–	+++	–	+++	++	–	–
<i>A. sieboldi</i> (Leydig, 1854)	–	+	–	+	+	+	–
<i>A. girodi</i> Guerne, 1888	–	–	–	–	–	+	–
<i>A. brightwelli</i> Gosse, 1850*	–	+	–	+	–	–	+
Сем. Lecanidae							
<i>Lecane (s.str.) luna</i> (O.F. Müller, 1776)	+	++	+	–	–	–	–
<i>L. (Monostyla) bulla</i> (Gosse, 1886)	+	–	+	–	–	–	–
<i>L. (M.) closterocerca</i> (Schmarda, 1859)	–	–	+	–	–	–	–
<i>L. (M.) lunaris</i> (Ehrenberg, 1832)	+	–	+	–	–	–	–
<i>L. (M.) copeis</i> (Harring et Myers, 1926)	+	–	–	–	–	–	–
Сем. Trichotriidae							
<i>Trichotria truncata</i> (Whitelegge, 1889)	+	–	++	–	–	–	–
<i>T. pocillum</i> (O.F. Müller, 1776)	–	–	++	–	–	–	–
<i>T. similis</i> (Stenroos, 1898)	–	–	++	–	–	–	–

Таблица 1. Продолжение

Таксон	Водохранилище						
	Камское		Воткинское		Нижекамское	Куйбышевское	
	1	4	2	4	4	3	4
<i>T. tetractis</i> (Ehrenberg, 1830)	+	–	++	–	–	–	–
<i>T. curta</i> (Skorikov, 1914)	+	–	–	–	–	–	–
Сем. Mytilinidae							
<i>Mytilina ventralis</i> (Ehrenberg, 1832)	+	–	–	+	–	–	–
Сем. Euchlanidae							
<i>Euchlanis dilatata dilatata</i> Ehrenberg, 1832	+	++	+++	++	–	+	++
<i>E. d. lucksiana</i> (Hauer, 1939)	+	++	–	+++	+++	–	++
<i>E. triquetra</i> Ehrenberg, 1838	+	–	+	–	–	–	–
<i>Dipleuchlanis propatula</i> (Gosse, 1886)	–	–	–	–	–	–	+
Сем. Brachionidae							
<i>Brachionus calyciflorus</i> Pallas, 1776	+	+	+++	++	–	+	++
<i>B. angularis</i> Gosse, 1851	+	++	++	+++	++	+	++
<i>B. quadridentatus</i> Hermann, 1783	+	–	++	–	–	+	+
<i>B. diversicornis</i> (Daday, 1883)	+	++	–	++	++	+	++
<i>B. budapestinensis</i> Daday, 1885	+	+	–	++	+	–	+
<i>B. variabilis</i> Hempel, 1896	+	–	–	–	–	–	–
<i>B. leydigii</i> Cohn, 1862	–	–	+	–	–	+	–
<i>B. urceus</i> (Linnaeus, 1758)	+	–	+	–	–	+	–
<i>B. bennini</i> Lessling, 1924	+	–	+	–	–	–	+
<i>B. nilsoni</i> Ahlstrom, 1940	+	–	+	–	–	–	–
<i>B. rubens</i> Ehrenberg, 1838	+	–	–	–	–	–	–
<i>Platias quadricornis</i> (Ehrenberg, 1838)	–	–	+	–	–	–	–
<i>P. polyacanthus</i> (Ehrenberg, 1834)*	–	–	–	–	–	–	+
<i>Keratella cochlearis</i> (Gosse, 1851)	++	+++	+	+++	++	+	++
<i>K. irregularis</i> (Lauterborn, 1898)*	–	–	–	+	++	–	–
<i>K. quadrata</i> (O.F. Müller, 1786)	+	+++	+++	+++	+	+	++
<i>K. valga</i> (Ehrenberg, 1834)	+	–	+	–	–	+	–
<i>K. testudo</i> (Ehrenberg, 1832)	+	–	–	–	–	–	–
<i>K. tropica</i> (Apstein, 1907)*	–	–	–	–	–	–	+
<i>Kellicottia longispina</i> (Kellicott, 1879)	++	+++	+++	+++	++	+	–
<i>K. bostoniensis</i> (Rousselet, 1908)*	++	–	–	–	–	–	–
Сем. Conochilidae							
<i>Conochilus hippocrepis</i> (Schrank, 1803)	–	+	–	+	++	–	+
<i>C. unicornis</i> Rousselet, 1892	–	++	–	+++	+	+	+
<i>Conochiloides coenobasis</i> Skorikov, 1914*	–	+	–	++	++	–	++
Сем. Testudinellidae							
<i>Testudinella patina</i> (Hermann, 1783)	+	–	+	–	–	–	–
<i>T. parva</i> (Ternetz, 1892)*	–	–	–	–	–	–	+
<i>Pompholyx sulcata</i> Hudson, 1885*	–	+++	–	+++	++	–	+
<i>P. complanata</i> Gosse, 1851	+	–	–	–	–	–	–
Сем. Filiniidae							
<i>Filinia longiseta</i> (Ehrenberg, 1834)	++	++	++	++	++	–	+

Таблица 1. Окончание

Таксон	Водохранилище						
	Камское		Воткинское		Нижекамское		Куйбышевское
	1	4	2	4	4	3	4
<i>F. terminalis</i> (Plate, 1886)	–	–	–	–	–	+	–
Сем. Hexarthridae							
<i>Hexarthra mira</i> (Hudson, 1871)	+	++	–	+	+	–	++
Сем. Collothecidae							
<i>Collotheca pelagica</i> (Rousselet, 1893)*	–	+++	–	++	++	–	++
Всего видов	121	72	95	75	61	80	92

Примечание. 1 – 2002–2013 гг. (Крайнев и др., 2018; Кузнецова, 2015; Селеткова, 2015), 2 – 1979–2014 гг. (Кортунова, Галанова, 1988; Кузнецова, 2015; Преснова, Хулапова, 2015; Сидоровский и др., 2018), 3 – 1990–2002 гг. без указания встречаемости (Тимохина, 2000), 4 – данные автора.

“+++” – вид встречается в большинстве проб (>80%), “++” – обычен (30–79% проб), “+” – редок (<30% проб), “–” – не обнаружен.

* Зарегистрирован впервые в водохранилищах р. Камы.

Таблица 2. Встречаемость (В, % числа проб) и максимальная численность (N_{\max} , экз./м³) некоторых вселенцев в водохранилищах р. Камы летом 2016 г.

Таксон	Водохранилище							
	Куйбышевское*		Нижекамское		Воткинское		Камское	
	N_{\max}	В	N_{\max}	В	N_{\max}	В	N_{\max}	В
	Crustacea							
<i>Heterocope caspia</i> **	19–33	100	2–3	80	11–19	100	3–5	90
<i>Acanthocyclops americanus</i>	3–6	100	0.06	30	1–2	60	0.1	40
<i>Calanipeda aquaedulcis</i>	1–5	70	–	–	–	–	–	–
<i>Eurytemora caspica</i>	0.2–0.5	80	0.2	70	3	100	0.8	75
<i>Diaphanosoma orghidani</i> **	2–5	100	1–2	80	1	100	7–21	60
<i>Cornigerius maeoticus</i>	0.1–0.3	50	–	–	–	–	–	–
<i>Cercopagis pengoi</i>	0.02	30	–	–	0.02	15	0.05	40
	Rotifera							
<i>Brachionus diversicornis</i>	2	50	0.1	30	1–9	40	0.8	40
<i>Brachionus budapestiensis</i>	0.08	15	0.07	15	1	40	0.8	25
<i>Keratella tropica</i>	0.8	50	–	–	–	–	–	–
<i>Pompholyx sulcata</i> **	0.3	15	89–125	70	1–5	100	2–4	90
<i>Conochiloides coenobasis</i> **	24	70	17–22	70	9–10	70	21	25
<i>Asplanchna henrietta</i> **	1	70	0.08	15	6–14	60	1.6	25

Примечание. Прочерк – вид отсутствует в пробах.

* Здесь и в табл. 3 и 4 приведены данные для Волго-Камского и Камского плесов водохранилища.

** Вид входит в состав доминантов.

них многочисленна копепода *Heterocope caspia*, которая доминировала в Куйбышевском и локально в Воткинском водохранилищах (Лазарева и др., 2018б; Lazareva, 2019). Остальные виды сравнительно малочисленны (<5 тыс. экз./м³).

В третьей группе один вид – американская коловратка *Kellicottia bostoniensis*, которая вселилась в бассейн р. Волги из Западной Европы и быстро

распространяется в восточном направлении (Zhdanova et al., 2016). К 2012 г. она заселила фактически все Камское водохранилище, но в августе 2016 г. вид в планктоне отсутствовал (Kraïnev et al., 2018).

Помимо перечисленных выше, зарегистрирована группа (10 видов) новых, но редких форм, которые малочисленны или найдены в един-

Таблица 3. Численность (N , тыс. экз./м³) и биомасса (B , мг/м³) зоопланктона водохранилищ р. Камы летом 2016 г.

Таксон	Водохранилище							
	Куйбышевское		Нижнекамское		Воткинское		Камское	
	N	B	N	B	N	B	N	B
Cladocera	6 ± 2	200 ± 50	13 ± 5	830 ± 310	6 ± 2	260 ± 100	24 ± 9	990 ± 260
	0.5–19	14–20	1–30	40–1810	2–16	10–640	2–76	110–1800
Cyclopoida	32 ± 8	130 ± 50	52 ± 13	375 ± 130	106 ± 24	480 ± 110	114 ± 23	500 ± 76
	4–80	10–370	10–99	60–890	35–228	85–875	36–229	170–780
Calanoida	9 ± 4	170 ± 90	1 ± 0.5	40 ± 20	6 ± 3	70 ± 28	2 ± 0.8	80 ± 35
	0.3–36	2–870	0.1–3	4–130	0.3–20	14–200	<0.1–6	<0.1–310
Rotifera	16 ± 6	25 ± 10	141 ± 88	60 ± 30	56 ± 14	170 ± 60	66 ± 36	240 ± 160
	0.5–73	0.1–100	0.2–447	0.1–200	14–123	30–490	6–313	20–1320
Весь зоопланктон	63 ± 7	530 ± 120	207 ± 102	1310 ± 460	173 ± 29	980 ± 180	208 ± 60	1810 ± 360
	28–99	130–1010	14–539	105–2910	105–325	410–1770	87–619	720–3840
Меропланктон (<i>Dreissena veliger</i>)	21 ± 5	15 ± 7	13 ± 9	22 ± 16	6 ± 3	12 ± 5	0.6 ± 0.3	0.9 ± 0.3
	0–44	0.2–71	0.6–59	0.5–106	0.6–26	1–47	0–2	0–2.4

Примечание. Над чертой – среднее и его ошибка, под чертой – min–max.

ственном экземпляре (табл. 1). Среди них наиболее часто во всех водохранилищах, особенно в Камском, встречалась коловратка *Collotheca pelagica*. Этот вид обычен также в Верхней и Средней Волге (Лазарева и др., 2018а). Следует отметить первую находку копеподы *Eudiaptomus transylvanicus* (20 экз./м³) в приплотинном участке Камского водохранилища. Вид широко распространен в водоемах лесной зоны (Боруцкий и др., 1991), но в водохранилищах рек Волги и Камы ранее его не обнаруживали (Волга..., 1978; Лазарева, 2007; Лазарева и др., 2018а). По нашим сборам из Нижнекамского водохранилища описан новый вид рода *Bythotrephes* – *B. lilljeborgi* Korovchinsky, 2018 (Korovchinsky, 2018), тогда как другие представители рода, обитающие в реках Кама и Волга, отнесены к гибридам *Bythotrephes brevimanus* × *B. cederströmii* (Korovchinsky, 2019). Ранее их указывали как *Bythotrephes longimanus* (Leydig, 1860).

Наиболее многочисленными представителями зоопланктона каждого водохранилища были 3–6 видов ракообразных и 2–4 вида коловраток. В августе основу (60–90%) численности ракообразных (N_{cr}) во всех водохранилищах формировали копеподы. Доминировали *Mesocyclops leuckarti* (в среднем 20–60 тыс. экз./м³ или 40–60% N_{cr}) и *Thermocyclops crassus* (7–30 тыс. экз./м³ или 10–20% N_{cr}). В северных Воткинском и Камском водохранилищах также многочислен *T. oithonoides* (24–30 тыс. экз./м³ или 17–25% N_{cr}), а в южном Куйбышевском водохранилище – вселенец *Heterocope caspia* (8 тыс. экз./м³ или 18% N_{cr}).

Локально, чаще всего в устье крупных притоков Камы, высокую численность формировали кладоцеры. Так, в устье р. Кондас (Камское водохранилище) 16% N_{cr} образовывали мелкие (0.3–0.8 мм) *Diaphanosoma orghidani* (21 тыс. экз./м³) и *Chydorus sphaericus* (28 тыс. экз./м³), а крупная (до 1.8 мм) *Daphnia galeata* была особенно обильна (15–26 тыс. экз./м³ или 15–20% N_{cr}) вблизи устья рек Обва и Иньва в Камском водохранилище, р. Тулва – в Воткинском, рек Сива и Иж – в Нижнекамском.

Среди коловраток высокую численность (10–220 тыс. экз./м³) формировали 11 видов: *Brachionus angularis*, *Pompholyx sulcata*, *Keratella cochlearis*, *K. quadrata*, *Conochilus hippocrepis*, *Euchlanis dilatata lucksiana*, *Conochiloides coenobasis*, *Polyarthra luminosa*, *P. major*, *Synchaeta pectinata* и *Asplanchna henrietta*. Их обилие в пелагиали водохранилищ распределено крайне неравномерно (коэффициент вариации 150–430), большинство видов доминировали локально в отдельных участках водоемов. Максимальную (>300 тыс. экз./м³) численность коловраток (N_{tot}) регистрировали в Камском водохранилище вблизи устья р. Кондас (доминировал *Brachionus angularis* – 220 тыс. экз./м³ или >70% N_{tot}) и верхнем речном участке Нижнекамского водохранилища от плотины Воткинской ГЭС до г. Сарапул (табл. 3). В последнем была многочисленна большая группа коловраток, в которой преобладали *Pompholyx sulcata* (90–125 тыс. экз./м³, 26% N_{tot}), *Keratella cochlearis* (100–119 тыс. экз./м³, 26% N_{tot}), *Conochilus*

hippocrepis (100–113 тыс. экз./м³, 26% N_{tot}) и *Euchlanis dilatata lucksiana* (33–39 тыс. экз./м³, 9% N_{tot}).

В верховье Камского водохранилища у г. Березники при численности коловраток 95 тыс. экз./м³ доминировали *Conochiloides coenobasis* (21 тыс. экз./м³, 22% N_{tot}) и *Brachionus angularis* (16 тыс. экз./м³, 17% N_{tot}), на участке от слияния рек Иньва и Косьва до плотины Камской ГЭС при сравнительно небольшой общей численности группы (6–52 тыс. экз./м³) доминирование было слабо выраженным, преобладали *Keratella cochlearis* (<25% N_{tot}) и *Polyarthra major* (<17% N_{tot}).

Между устьем рек Нытвы и Тулвы в средней части Воткинского водохранилища при численности коловраток (60–120 тыс. экз./м³) доминировали *Polyarthra luminosa* (до 18 тыс. экз./м³, в среднем 17% N_{tot}) и *Synchaeta pectinata* (до 36 тыс. экз./м³, 11% N_{tot}), вблизи устья р. Очер наряду с этими видами была сравнительно многочисленна *Asplanchna henrietta* (14 тыс. экз./м³, 11% N_{tot}). От разлива у пос. Елово до плотины Воткинской ГЭС количество коловраток достигало 15–60 тыс. экз./м³, преобладали *Keratella cochlearis* (<20 тыс. экз./м³, 18% N_{tot}) и *K. quadrata* (<13 тыс. экз./м³, 9% N_{tot}), а в приплотинном участке ~80% N_{tot} формировал *Conochilus hippocrepis* (13 тыс. экз./м³).

На нижнем участке Нижнекамского водохранилища численность коловраток была очень мала (<10 тыс. экз./м³), только *Conochilus hippocrepis* в устье р. Белой достигал 5 тыс. экз./м³. Таким же низким было количество коловраток в Камском и Волго-Камском плесах Куйбышевского водохранилища, лишь в устье р. Вятка оно возрастало >70 тыс. экз./м³ (рис. 1а). Здесь доминировали *Brachionus angularis* (31 тыс. экз./м³, 42% N_{tot}) и *Conochiloides coenobasis* (24 тыс. экз./м³, 33% N_{tot}). На остальной части р. Кама в пределах этого водохранилища наряду с указанными двумя видами небольшое количество (1–1.5 тыс. экз./м³) образовывали *Polyarthra luminosa*, *P. major*, *Brachionus calyciflorus* и *Asplanchna henrietta*.

Численность и биомасса. Общая численность зоопланктона в камской части Куйбышевского водохранилища была в среднем в три раза ниже, а количество меропланктона (велигеры моллюска *Dreissena*) многократно выше, чем в трех других (табл. 3). Повсеместно преобладали коловратки (25–68% общей численности) и циклопидные копеподы (25–61%). Численность сообщества, особенно коловраток и кладоцер, резко (в 2–10 раз) снижалась в средней части Нижне-Камского водохранилища и оставалась низкой до устья р. Камы (рис. 1а). Вклад меропланктона в суммарное количество животного планктона достигал 25% в

Куйбышевском водохранилище, в остальных не превышал 6%.

Наибольшую биомассу зоопланктона регистрировали в Камском и Нижнекамском водохранилищах, наименьшую – в Куйбышевском (табл. 3). В Камском водохранилище она превышала 1 г/м³ почти по всему руслу р. Камы и достигала максимума (~4 г/м³) в устье р. Кондас (рис. 1б). В Воткинском водохранилище ее высокие значения (1.1–1.8 г/м³) отмечены в устье р. Тулва и на участке от г. Воткинск до плотины ГЭС. В Нижнекамском водохранилище наблюдались очень большие вариации биомассы (до 30 раз) с максимумами (1.7–2.9 г/м³) на верхнем участке от устья р. Сива до г. Сарапул и в устье р. Иж. В Куйбышевском водохранилище биомасса зоопланктона достигала 1 г/м³ только в верховье Камского плеса ниже г. Елабуга.

Основу биомассы повсеместно формировали кладоцеры (27–63% общей биомассы) и циклопидные копеподы (25–49% B_{sum}), среди которых доминировали *Mesocyclops leuckarti* (22–29%) и *Daphnia galeata* (15–43%). В Куйбышевском водохранилище вместе с указанными выше видами значительную долю биомассы (32%) формировали Calanoida, преимущественно *Heterocope caspia* (24%). Вклад этого вселенца в биомассу зоопланктона был также высоким (20%) в Нижне-Камском водохранилище, в северных Воткинском и Камском – только 7–8%.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Экспедиция Института биологии внутренних вод РАН летом 2016 г. оказалась первой за 40 лет, в которой одновременно в течение недели обследовали зоопланктон всех водохранилищ р. Камы. Как результат, выявлены новые местообитания многих, преимущественно южных, видов. Обзор расселения понто-каспийских солоновато-водных ракообразных в водохранилищах Волго-Камского каскада приведен в работах В. И. Лазаревой (Лазарева и др., 2018б; Lazareva, 2019). Здесь заметим только, что до 2016 г. в р. Кама выше плотины Нижнекамской ГЭС не находили вселенцев из Каспийского и Азовского морей (Истомина и др., 2016; КОРТУНОВА, ГАЛАНОВА, 1988; Куйбышевское..., 1983; Преснова, Хулапова, 2015; Селеткова, 2015; Тимохина, 2000; Попов, 2011). В 2016 г. установлено, что три (*Heterocope caspia*, *Eurytemora caspica* и *Cercopagis pengoi*) из пяти вселенцев этой группы продвинулись по реке на север до Камского водохранилища. Остальные два вида *Cornigerius maeoticus* и *Calanipeda aquaedulcis* к 2016 г. проникли вверх по р. Каме только до верховьев Камского плеса Куйбышевского водохранилища.

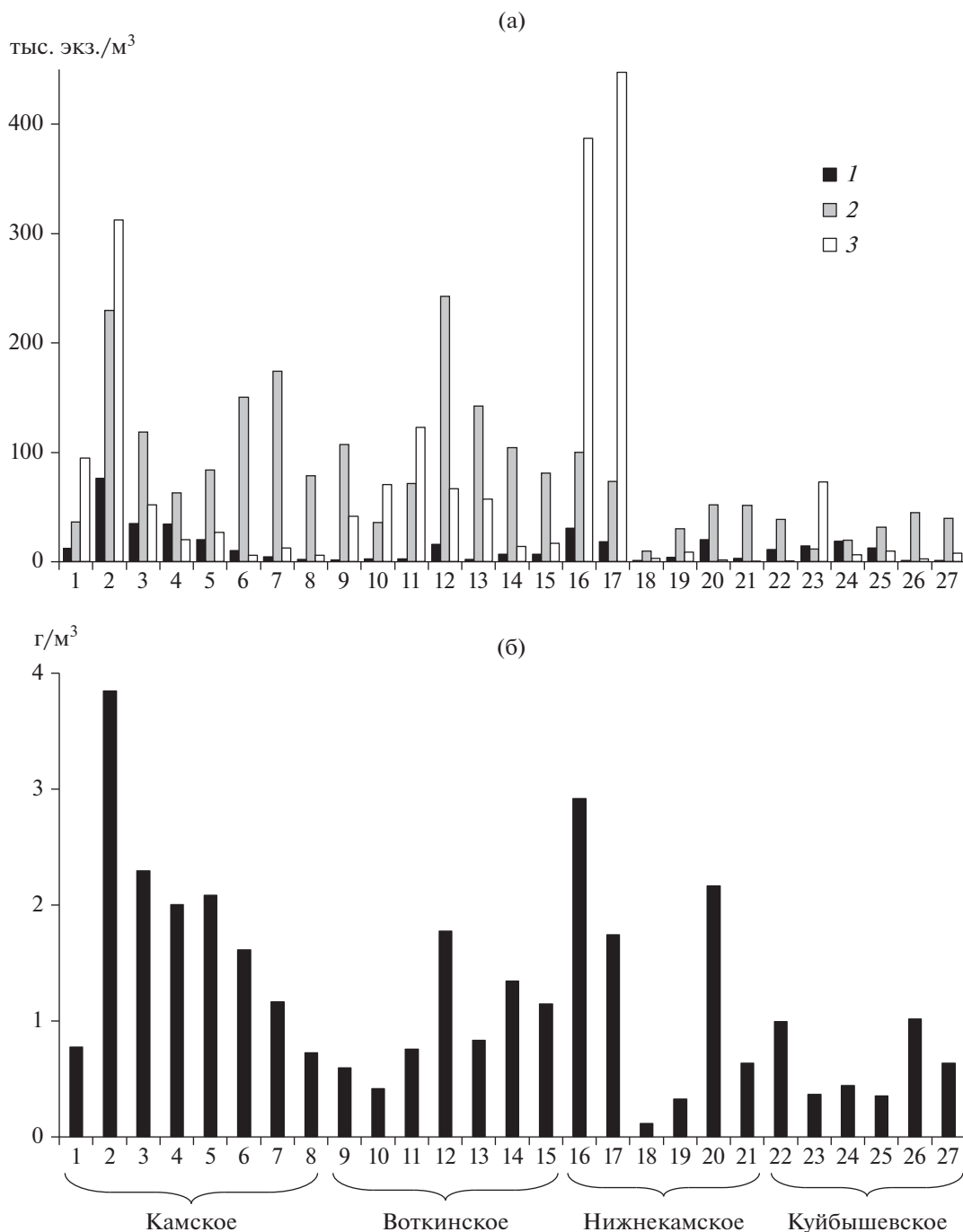


Рис. 1. Распределение обилия основных групп зоопланктона (а) и его общей биомассы (б) по продольному профилю р. Камы от верховья Камского водохранилища у г. Усолье до слияния с р. Волгой в Куйбышевском водохранилище у с. Атабаево. 1 – Cladocera, 2 – Copepoda, 3 – Rotifera. По оси абсцисс станции: 1–8 в Камском, 9–15 в Воткинском, 16–21 в Нижнекамском и 22–27 в Куйбышевском водохранилищах.

В 2015–2016 гг. *Eurytemora* gr. *affinis*, обитающая в водохранилищах рек Волги и Камы, определена как *E. caspica* (Лазарева и др., 2018а, 2018б; Lazareva, 2019), что подтверждено молекулярно-генетическими исследованиями (Сухих и др., 2020). *E. caspica* – новый вид, недавно описанный по материалам из дельты р. Волги и Северного Каспия

(Sukhikh, Alekseev, 2013). Типичная *Eurytemora affinis* (Poppe, 1880) не обнаружена ни в одной пробе.

Среди южных видов, расширяющих ареал к северу, во второй половине 2000-х годов как обычные для рек юго-восточной части Республики Татарстан, в том числе притоков р. Камы ука-

Таблица 4. Многолетние изменения структуры и обилия летнего (июль–август) зоопланктона водохранилищ р. Камы

Водохранилище	N_{sum} , тыс. экз./м ³	B_{sum} , г/м ³	Доля группы, % B_{sum}		
			I	II	III
Камское:					
1970-е	50–300	0.9–2.3	48	49	3
2000-е	90–100	0.4–1.6	66	24	10
2016 г.	208	1.8	55	32	13
Воткинское:					
1970-е	40	1–1.8	90	8	2
1980-е	400	1.5–4.4	47	33	20
2000-е	115–225	0.6–2.1	80	20	<1
2016 г.	170	1.0	30	56	17
Нижнекамское:					
1970-е	16	0.3	70	15	15
1980-е	178–253	1.5–2.2	22	27	51
2006–2011	51–87	0.5–1.1	53	37	10
2016 г.	207	1.3	63	32	5
Куйбышевское:					
1970-е	60–96	0.4–0.9	50	20	30
1980-е	50–260	0.9–2.5	70	25	5
1990-е	36–160	0.7–2.1	50	30	20
2000-е	2–75	0.02–0.5	14	77	9
2016 г.	63	0.01–0.07	38	57	5

Примечание. I – Cladocera, II – Sorepoda, III – Rotifera; N_{sum} – численность зоопланктона, B_{sum} – биомасса. Источники данных: 1970-е годы (Кортунова, 1983; Поскрякова, 1977), 1980-е годы – (Кортунова, Галанова, 1988; Куйбышевское..., 1983; Махотина, 1985; Тимохина, 2000), 1990-е годы – (Куйбышевское..., 2008), 2000-е годы – (Истомина и др., 2016; Кузнецова, 2015; Куйбышевское..., 2008; Преснова, Хулапова, 2015; Селеткова, 2015; Шакирова и др., 2013), 2016 г. – данные автора.

заны два вида коловраток рода *Brachionus* (*B. diversicornis* и *B. budapestinensis*) (Подшивалина, Яковлев, 2012). В той же работе отмечены находки *Keratella tropica* в р. Каме и ее левобережных притоках южнее г. Набережные Челны. Нами этот вид найден на том же участке реки (Волго-Камский и Камский плесы Куйбышевского водохранилища), тогда как *Brachionus diversicornis* и *B. budapestinensis* были обычны во всех водохранилищах р. Камы (табл. 2).

Появились сведения о находках без указания даты восточно-азиатской копеподы *Thermocyclops taihokuensis* (Harada, 1931) (syn. *T. asiaticus*) на нижнем участке Воткинского водохранилища и в устьевой области р. Иж в зоне подпора Нижнекамского водохранилища (Сидоровский и др., 2018). В 2016 г. в наших сборах из камских водохранилищ этот вид отсутствовал, но в 2017 г. он обнаружен в р. Волге ниже г. Волгограда (Лазарева и др., 2018б), а в 2018 г. найден в устьевой области р. Сура (Чебоксарское водохранилище) (Жихарев и др., 2019). Велика вероятность, что именно из притоков теплолюбивые виды проникают в водохранилища.

Как и ранее (Кортунова, 1983; Кортунова, Галанова, 1988; Поскрякова, 1977; Преснова, Хулапова, 2015; Селеткова, 2015), в водохранилищах р. Камы в 2016 г. основное количество рачкового планктона формировали обычные для таежной зоны циклопидные копеподы *Mesocyclops leuckarti*, *Thermocyclops oithonoides* и *T. crassus*, а также кладоцера *Daphnia galeata*, которую в ранних работах идентифицировали как *D. longispina* (O.F. Müller). В водохранилищах р. Волги, как результат потепления отмечено увеличение обилия циклопидных копепод родов *Mesocyclops* и *Thermocyclops*, особенно *T. crassus* (Лазарева и др., 2018а,б; Lazareva, Sokolova, 2015). Тоже зарегистрировано в водоемах Западной Европы (Adrian et al., 2006). Подобное, возможно, имеет место и в водохранилищах р. Камы, но выявить это нам не удалось, поскольку данные кратковременного обследования в августе 2016 г. трудно сравнить с результатами более ранних работ, выполненных в другие сроки вегетационного периода. Однако выявлена тенденция к росту доли копепод в биомассе зоопланктона и снижению вклада кладоцер (табл. 4), что особенно заметно в Куйбышевском водохра-

нилище, начиная с 2000-х гг. Это связано в основном с распространением и ростом численности крупной копеподы-вселенца *Heterocope caspia*.

До середины 2000-х гг. в Камском водохранилище были многочисленны обычные для второй половины лета *Bosmina coregoni* (Поскрякова, 1977; Селеткова, 2015), а в Воткинском — *B. longirostris* и *Eurytemora velox* (Кортунова, Галанова, 1988; Преснова, Хулапова, 2015). В августе 2016 г. все три вида были малочисленны. Однако обнаружена сравнительно высокая численность вселенцев *Heterocope caspia* и *Diaphanosoma orghidani*. В Нижнекамском водохранилище в августе следующего 2017 г. как обычные виды ракообразных отмечены *Mesocyclops leuckarti*, *Daphnia galeata* и *Bosmina coregoni* (Мельникова и др., 2019), которые были таковыми и в наших сборах.

В 2016 г. зарегистрировано 11 многочисленных видов коловраток, пик развития которых приходится на период май–сентябрь. Однако ранее только пять (*Synchaeta pectinata*, *Polyarthra major*, *Keratella cochlearis*, *K. quadrata* и *Euchlanis dilatata*) или <50% из них относили к массовым (Кортунова, 1983; Кортунова, Галанова, 1988), в том числе в работах по материалам недавних лет (2011–2015 гг.) (Кузнецова, 2015; Селеткова, 2015; Истомина и др., 2016). Отчасти это указывает на быструю смену короткоциклового вида *Rotifera* в зоопланктоне водохранилищ. Такую смену подтверждает сравнительно высокая (30%) доля новых для р. Камы видов южного происхождения среди доминантов этой группы (*Pompholyx sulcata*, *Conochiloides coenobasis* и *Asplanchna henrietta*). Но важным следует признать и тот факт, что в рыбохозяйственных работах мелких коловраток (*Polyarthra*, *Conochilus*, *Synchaeta*) с малым вкладом в биомассу сообщества часто определяют только до рода.

В 1970-х гг. состав зоопланктона камского участка Куйбышевского водохранилища почти не отличался от такового в его Волжском плесе (Куйбышевское..., 1983). Сейчас в Камском и, особенно, Волго-Камском плесах он далек от наблюдаемого в Волжском и близок к составу сообщества южной части водоема (Лазарева и др., 2018а). Причиной этого стало широкое распространение и высокая численность вселенцев из Каспия, большинство которых еще не проникли в Волжский плес (Лазарева и др., 2018а, 2018б; Lazareva, 2019).

Обилие зоопланктона всех камских водохранилищ характеризуется большими колебаниями год от года (Алексеевнина, Преснова, 2017; Истомина и др., 2016; Кортунова, 1983; Кортунова, Галанова, 1988; Куйбышевское..., 2008; Махотина, 1985; Селеткова, 2015). В 2016 г. биомасса сообщества большинства из них была близка к отмеченной в 2000-х гг., а численность приближалась к максимальной для этого периода (табл. 4). В

Воткинском и Камском водохранилищах наиболее высокую биомассу регистрировали в 1970–1980-е гг., в камских плесах Куйбышевского — до середины 1990-х. В 1980–1990-х гг. пик биомассы отмечен также в Рыбинском водохранилище (Верхняя Волга) (Lazareva, Sokolova, 2015). Наши данные (табл. 4) по количеству зоопланктона в Нижнекамском водохранилище близки к отмеченным в первые годы существования водоема (Махотина, 1985), тогда как структура сообщества сходна с зарегистрированной во второй половине 2000-х гг. (Шакирова и др., 2013). Существенно ниже обилие сообщества (в среднем 32 тыс. экз./м³ и 0.16 г/м³) наблюдалось в августе 2017 г. (Мельникова и др., 2019), что лишний раз подтверждает его большие колебания год от года.

Выводы. В 2016 г. в пелагиали камских водохранилищ обнаружено 108 видов зоопланктона — от 61 до 92 в каждом из четырех водоемов, преобладали коловратки (50% списка). Выявлено 14 новых для р. Камы видов-вселенцев, представленных тремя группами: южными пресноводными формами (8 видов), расширяющими ареал на север в связи с потеплением климата; понто-каспийскими солоновато-водными ракообразными (5 видов), проникшим в р. Каму по р. Волге, и вселенцами с других континентов (1 вид). Наибольшую численность зоопланктона каждого водохранилища формирует небольшой набор видов: 3–6 — ракообразных и 2–4 — коловраток. Группировки доминантов наиболее разнообразны вблизи устьевых областей крупных притоков р. Камы и в верхних участках всех четырех водохранилищ. Четыре южных вида (*Diaphanosoma orghidani*, *Pompholyx sulcata*, *Conochiloides coenobasis* и *Asplanchna henrietta*), впервые обнаруженные в р. Каме в 2016 г., а также один вселенец из Каспия (*Heterocope caspia*) локально формируют высокую численность в зоопланктоне р. Камы, в том числе в северных Камском и Воткинском водохранилищах. Биомасса зоопланктона в августе максимальна (>1 г/м³) в Камском и Нижнекамском водохранилищах, минимальна (0.5 г/м³) — в Куйбышевском. В 2016 г. биомасса зоопланктона Камского, Воткинского и камской части Куйбышевского водохранилищ была близка к таковой в 2000-х гг., а численность сходна с наибольшей для этого периода. В Нижнекамском водохранилище биомасса сообщества была высокой и сходной с отмеченной в 1980-х гг.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор признательна А.И. Цветкову (Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН) за предоставленные гидрофизические характеристики водохранилищ р. Камы.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках государственного задания (тема № АААА-А18-118012690106-7).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алексеевнина М.С., Преснова Е.В.* 2017. Структура планкто- и бентоценозов центрального района Воткинского водохранилища и ее изменения в многолетнем аспекте // Современные проблемы водохранилищ и их водосборов: Тр. VI Междунар. науч.-практ. конф. Т. 3. Пермь: Пермский гос. нац. исслед. ун-т. С. 4.
- Беляева П.Г., Минеева Н.М., Сигарева Л.Е. и др.* 2018. Содержание растительных пигментов в воде и донных отложениях водохранилищ р. Камы // Тр. Ин-та биологии и внутр. вод РАН. Вып. 81(84). С. 97.
- Боруцкий Е.С., Степанова Л.А., Кос М.С.* 1991. Определитель Calanoida пресных вод СССР. Ленинград: Наука.
- Волга и ее жизнь. 1978. Ленинград: Наука.
- Дзюбан Н.А.* 1960. О районировании Куйбышевского водохранилища // Бюл. Ин-та биологии водохранилищ. № 8–9. С. 53.
- Жихарев В.С., Гаврилко Д.Е., Шурганова Г.В.* 2019. Находка тропического вида *Thermocyclops taihokuensis* Nagada, 1931 (Copepoda: Cyclopoida) в европейской части России // Поволж. экол. журн. № 2. С. 264. <https://doi.org/10.35885/1684-7318-2019-2-264-270>
- Истомина А.М., Беляева П.Г., Истомин С.Г. и др.* 2016. Современное состояние планктона бентоса и ихтиофауны Воткинского водохранилища // Современное состояние биоресурсов внутренних водоемов и пути их рационального использования: Матер. докл. Всерос. конф. с междунар. участием, посвященной 85-летию Татарского отделения Гос. науч.-исслед. ин-та озер. и реч. рыб. хоз-ва (Казань, 24–29 октября 2016 г.). Казань: Гос. науч.-исслед. ин-т озерн. и речн. рыб. хоз-ва. С. 430.
- Кортунова Т.А.* 1983. Зоопланктон Камского водохранилища и его продукция // Комплексные исследования рек и водохранилищ Урала. Пермь: Пермск. гос. ун-т. С. 68.
- Кортунова Т.А., Галанова А.А.* 1988. Зоопланктон // Биология Воткинского водохранилища. Иркутск: Иркутск. гос. ун-т. С. 50.
- Кузнецова Е.М.* 2015. Зоопланктон Камского водохранилища в летний период 2013 г. // Фундаментальные и прикладные исследования в биологии и экологии: Матер. рег. студенческой науч. конф. 14–19 апр. 2014 г. Пермь: Пермский гос. нац. исслед. ун-т. С. 57.
- Куйбышевское водохранилище. 1983. Ленинград: Наука.
- Куйбышевское водохранилище (научно-информационный справочник). 2008. Тольятти: Ин-т экологии волжского бассейна РАН.
- Лазарева В.И.* 2007. Состав ракообразных и коловраток Рыбинского водохранилища // Экология водных беспозвоночных. Нижний Новгород: Вектор ТиС. С. 127.
- Лазарева В.И., Сабитова Р.З., Соколова Е.А.* 2018а. Особенности структуры и распределения позднелет-
- него (август) зоопланктона в водохранилищах Волги // Труды Ин-та биологии внутр. вод РАН. Вып. 82(85). С. 28.
- Лазарева В.И., Сабитова Р.З., Быкова С.В. и др.* 2018б. Распределение летнего зоопланктона в каскаде водохранилищ Волги и Камы // Тр. Ин-та биологии внутренних вод РАН. Вып. 83(86). С. 62.
- Махотина М.К.* 1985. Характеристика зоопланктона Нижнекамского водохранилища на первом этапе его формирования. Санкт-Петербург: Гос. науч.-исслед. ин-т озер. и реч. рыб. хоз-ва. Вып. 240. С. 112.
- Мельникова А.В., Любина О.С., Гвоздарева М.А. и др.* 2019. Оценка качества воды Нижнекамского водохранилища по гидробиологическим показателям // Вода: химия и экология. № 3–6. С. 67.
- Многолетние данные о режиме и ресурсах поверхностных вод суши. Бассейн реки Камы. 1988. Ленинград: Гидрометеоздат. Т. 1. Вып. 25.
- Печеркин И.А., Двинских С.А., Тихонов В.П., Китаев А.Б.* 1980. Факторы загрязнения водных масс Камского водохранилища и пути его предотвращения // Биологические ресурсы водоемов Западного Урала. Пермь: Пермск. ун-т. С. 9.
- Пидгайко М.Л.* 1984. Зоопланктон водоемов Европейской части СССР. Москва: Наука.
- Подшивалина В.Н., Яковлев В.А.* 2012. Мониторинг состояния малых и средних рек лесостепного Заволжья по зоопланктону // Вода: химия и экология. № 1. С. 56.
- Поскрякова Н.П.* 1977. Зоопланктон Камы в августе 1975 г. // Биология внутренних вод: Информ. бюл. Ленинград: Наука. № 36. С. 57.
- Преснова Е.В., Хулапова А.В.* 2015. Структура и распределение зоопланктона в центральном районе Воткинского водохранилища // Вестник Пермского ун-та. Биология. Вып. 4. С. 366.
- Селеткова Е.Б.* 2015. Зоопланктон Камского водохранилища // Биоценозы рек и водохранилищ Западного Урала. Санкт-Петербург: Гос. науч.-исслед. ин-т озер. и реч. рыб. хоз-ва. С. 136.
- Сидоровский С.А., Каргапольцева И.А., Холмогорова Н.В.* 2018. Каталог ракообразных (Arthropoda, Crustacea) республики Удмуртия // Амурский зоологический журнал. Т. 10. № 2. С. 101.
- Сухих Н.М., Лазарева В.И., Алексеев В.Р.* 2020. Копепода *Eurytemora caspica* Sukhikh et Alekseev, 2013 (Crustacea, Calanoida) в водохранилищах Волги и Камы // Биология внутр. вод. № 2. С. 129.
- Тимохина А.Ф.* 2000. Зоопланктон как компонент экосистемы Куйбышевского водохранилища. Тольятти: Ин-т экологии волж. бассейна РАН.
- Фефилова Е.Б., Батурина М.А., Кононова О.Н. и др.* 2014. Многолетние изменения в сообществах гидробионтов в Харбейских озерах // Журн. Сибирского фед. ун-та. Биология. № 7. С. 240.
- Шакирова Ф.М., Говоркова Л.К., Анохина О.К.* 2013. Современное состояние Нижнекамского водохранилища и возможности рационального освоения его рыбных ресурсов // Известия Самарского научного центра РАН. Т. 15. № 3(1). С. 518.

- Эдельштейн К.К. 1998. Водохранилища России: экологические проблемы и пути их решения. Москва: ГЕОС.
- Экологические проблемы Верхней Волги. 2001. Ярославль: Ярослав. гос.-техн. ун-т.
- Adrian R., Wilhelm S., Gerten D. 2006. Life-history traits of lake plankton species may govern their phenological response to climate warming // *Global Change Biology*. V. 12. P. 1652. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2006.01125.x>
- Korovchinsky N.M. 1987. A study of *Diaphanosoma* species (Crustacea: Cladocera) of the "mongolianum" group // *Int. Rev. gesamt. Hydrobiol., Hydrogr.* V. 72. № 6. P. 727.
- Korovchinsky N.M. 2018. Further revision of the genus *Bythotrephes* Leydig (Crustacea: Cladocera: Onychopoda): redescription of *B. brevimanus* Lilljeborg, reevaluation of *B. cederströmii* Schödler, and description of a new species of the genus // *Zootaxa*. V. 4379. № 3. P. 347. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4379.3.2>
- Korovchinsky N.M. 2019. Morphological assessment of the North Eurasian interspecific hybrid forms of the genus *Bythotrephes* Leydig, 1860 (Crustacea: Cladocera: Cer-
copagididae) // *Zootaxa*. V. 4550. № 3. P. 340. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4550.3.3>
- Kraïnev E.Yu., Tselishcheva E.M., Lazareva V.I. 2018. American rotifer *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet, 1908) (Rotifera: Brachionidae) in the Kama Reservoir (Kama River, Russia) // *Inland Water Biology*. V. 11. № 1. P. 42. <https://doi.org/10.1134/S199508291801008X>
- Lazareva V.I. 2019. Spreading of Alien Zooplankton Species of Ponto-Caspian Origin in the Reservoirs of the Volga and Kama Rivers // *Russ. J. Biol. Invasions*. № 4. P. 328. <https://doi.org/10.1134/S2075111719040040>
- Lazareva V.I., Sokolova E.A. 2015. Metazooplankton of the Plain Reservoir during Climate Warming: Biomass and Production // *Inland Water Biology*. V. 8. № 3. P. 250. <https://doi.org/10.1134/S1995082915030098>
- Popov A.I. 2011. Alien species of zooplankton in Saratov Reservoir (Russia, Volga River) // *Rus. J. Biol. Invasions*. V. 2. Issue 2–3. P. 126.
- Sukhikh N.M., Alekseev V.R. 2013. *Eurytemora caspica* sp. nov. from the Caspian Sea – one more new species within the *E. affinis* complex (Copepoda: Calanoida, Temoridae) // *Proceedings of the Zoological Institute RAS*. V. 317. № 1. P. 85.

Changes in the Composition and Abundance of Zooplankton Community in the Kama River Reservoirs

V. I. Lazareva*

*Papanin Institute for Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences,
Borok, Nekouzskii raion, Yaroslavl oblast, Russia*

*e-mail: lazareva_v57@mail.ru

In August 2016, the pelagic zooplankton (Cladocera, Copepoda, Rotifera) and meroplankton (veligers of mollusks of the genus *Dreissena*) were studied in four reservoirs of the Kama River (Kama, Votkinsk, Nizhnekamsk reservoirs, and the Kama part of the Kuibyshev Reservoir). A total of 108 species were found; 14 species were new for the Kama River including five crustaceans which were introduced from the Caspian Sea. Three of them (*Heterocope caspia*, *Eurytemora caspica*, and *Cercopagis pengoi*) moved to the north to the Kama Reservoir; two species (*Cornigerius maeoticus* and *Calanipeda aquaedulcis*) reached the upper part of the Kama Reach of the Kuibyshev Reservoir. It is found that five southern species (*Heterocope caspia*, *Diaphanosoma orghidani*, *Pompholyx sulcata*, *Conochiloides coenobasis* and *Asplanchna henrietta*) that were first recorded in the Kama River in 2016 locally form high abundance. The summer zooplankton biomass averages 1.8 g/m³ in the Kama Reservoir, 1.3 g/m³ in the Nizhnekamsk Reservoir, 1.0 g/m³ in the Votkinsk Reservoir, and 0.5 g/m³ in the Kuibyshev reservoir; its values are similar to those recorded in the 2000s. The species replacement, bioinvasions, patterns of spatial distribution, and long-term changes in the zooplankton biomass are discussed.

Keywords: Kama River, reservoirs, zooplankton, meroplankton, composition, structure, abundance, alien species