

Научная статья

УДК 574.52

DOI 10.46845/1997-3071-2024-74-11-24

Характеристика планктонных и донных беспозвоночных Камского плеса Куйбышевского водохранилища

Маргарита Андреевна Гвоздарева¹, Анна Валерьевна Мельникова²

^{1, 2} Татарский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии, Казань, Россия

¹ Rita_6878@mail.ru, <http://orcid.org/0000-0002-1483-1652>

² d.bugensis@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0001-7915-5950>

Аннотация. В данной работе приводятся современные данные по таксономическому составу и количественным показателям зоопланктонного и зообентосного сообществ Камского плеса Куйбышевского водохранилища (в пределах Республики Татарстан) за период с 2017 по 2022 гг. По результатам проведенных исследований зоопланктон и зообентос на рассматриваемой акватории были представлены 127 и 124 таксономическими единицами, из которых к чужеродным относились 22 и 26 видов, соответственно. Среди планктонных беспозвоночных коловратки преобладали как по видовому разнообразию, так и по численности, а по биомассе – ветвистоусые ракообразные. Отряд Diptera вносил значительный вклад в формирование видового богатства зообентоса, по численности доминировали ракообразные, а по биомассе – моллюски. Структурообразующими видами на данной акватории выступали коловратки *Asplanchna priodonta* (Gosse, 1850) и *Brachionus angularis* (Gosse, 1851), ветвистоусые рачки *Bosmina (Bosmina) longirostris* (O.F. Müller, 1785) и *Daphnia galeata* (Sars, 1863), бокоплав *Chelicorophium sowinskyi* Martynov, 1924 и моллюск *Dreissena bugensis* (Andrusov, 1897). Роль чужеродных видов в количественных показателях зоопланктона была незначительна, тогда как в бентосе они преобладали над аборигенными. Анализ структурных показателей планктонных и донных сообществ выявил, что их видовое разнообразие характеризовалось сравнительно невысокими значениями как по численности, так и по биомассе. При этом компоненты сообществ в целом развивались равномерно, о чем свидетельствуют полученные значения индекса выравненности. Экологическое состояние по рассматриваемым группам гидробионтов оценивалось как переходное от благополучного к стрессовому.

Ключевые слова: зоопланктон, зообентос, таксономический состав, численность, биомасса, встречаемость, структурные показатели, чужеродные виды.

Для цитирования: Гвоздарева М. А., Мельникова А. В. Характеристика планктонных и донных беспозвоночных Камского плеса Куйбышевского водохранилища // Известия КГТУ. 2024. № 74. С. 11–24. DOI 10.46845/1997-3071-2024-74-11-24.

Original article

Characteristics of planktonic and benthic invertebrates of the Kama reach of the Kuibyshev reservoir

Margarita A. Gvozdareva¹, Anna V. Mel'nikova²

^{1,2}Tatar branch of the Russian Federal Research Institute of Fisheries and oceanography, Kazan, Russia

¹ Rita_6878@mail.ru, <http://orcid.org/0000-0002-1483-1652>

² d.bugensis@mail.ru, <http://orcid.org/0000-0001-7915-5950>

Abstract. The work provides up-to-date data on the taxonomic composition and quantitative indicators of zooplankton and zoobenthos communities of the Kama Reach of the Kuibyshev reservoir (within the Republic of Tatarstan) for the period from 2017 to 2022. According to the results of the conducted studies, zooplankton and zoobenthos in the considered water area were represented by 127 and 124 taxonomic units, of which 22 and 26 species were alien, respectively. Among planktonic invertebrates, rotifers prevailed both in species diversity and in numbers, and branched crustaceans in biomass. Diptera made a significant contribution to the formation of the species richness of zoobenthos, crustaceans dominated in number, and mollusks dominated in biomass. The structure-forming species in this water area were Rotifera *Asplanchna priodonta* (Gosse, 1850) and *Brachionus angularis* (Gosse, 1851), Cladocera *Bosmina (Bosmina) longirostris* (O.F. Müller, 1785) and *Daphnia galeata* (Sars, 1863), Amphipoda *Chelicorophium sowinskyi* Martynov, 1924 and the mollusk *Dreissena bugensis* (Andrusov, 1897). The role of alien species in quantitative indicators of zooplankton was insignificant, whereas in benthos they prevailed over native ones. An analysis of the structural indicators of planktonic and bottom communities revealed that their species diversity was characterized by relatively low values, both in abundance and biomass. At the same time, the components of communities as a whole developed equally, as evidenced by the obtained values of the equalization index. The ecological state of the considered groups of aquatic organisms was assessed as transitional from prosperous to stressful.

Keywords: zooplankton, zoobenthos, taxonomic composition, abundance, biomass, occurrence, structural indicators, alien species.

For citation: Gvozdareva M. A., Melnikova A. V. Characteristics of planktonic and benthic invertebrates of the Kama reach of the Kuibyshev reservoir. *Izvestiya KGTU = KSTU News*. 2024;(74):11–24. (In Russ.). DOI 10.46845/1997-3071-2024-74-11-24.

ВВЕДЕНИЕ

Куйбышевское водохранилище расположено в долинах рек Волги и Камы [1], представляет собой шестую ступень Волжского каскада, заполнение которого происходило с 1955 по 1957 гг. после перекрытия р. Волги плотиной Волжской ГЭС имени В. И. Ленина [2]. Акваторию водохранилища подразделяют на восемь плесов [1, 3], из которых в данной работе был рассмотрен Камский.

Камский плес включает предустьевой участок р. Камы, связывающий между собой Нижнекамское и Куйбышевское водохранилища. Рассматриваемая аква-

тория характеризуется широкой и разнообразной поймой, а на русловом участке частично сохраняется речной режим [4]. В верховье Камского плеса за счет поступления более холодных русловых водных масс р. Белой и Камы зоопланктон характеризуется реофильными чертами, где преобладают в основном коловратки [5]. Все вышеизложенное, несомненно, сказывается на формировании качественных и количественных показателей сообществ гидробионтов данного участка. Так, еще в 1970-х гг. было отмечено влияние зоопланктонных организмов р. Камы на структуру сообществ Волго-Камского плеса и нижележащих участков Куйбышевского водохранилища [6, 7].

Фауны донных и планктонных беспозвоночных Камского плеса мало изучены [3, 7, 8]. Представленные в литературе данные по зоопланктону основывались только на разовых исследованиях, проводимых в летний период 2017 г. научными сотрудниками Института биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН (ИБВВ РАН) [7] и Института проблем экологии и недропользования (ИНЭП АН РТ) [8]. Информация по зообентосу ограничивалась лишь материалами по инвазионным видам [9, 10]. Результаты исследований авторов пополняют информацию о современном состоянии планктонных и бентосных сообществ Камского плеса Куйбышевского водохранилища и могут стать основой для прогноза продукционных возможностей и биоинвазионных процессов на данном участке акватории.

Цель работы – изучить качественные и количественные показатели зоопланктона и зообентоса, их распределение на мелководных и русловых участках Камского плеса Куйбышевского водохранилища по данным 2017–2022 гг.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом для публикации послужили данные комплексных гидробиологических работ, проведенных в период с 2017 по 2022 гг. на Камском плесе Куйбышевского водохранилища. Сбор проб осуществляли на прибрежных (левый и правый берега) и русловой станциях трех разрезов: 1) у нп Троицкий Урай, 2) у пристани нп Берсут, 3) у устья р. Вятки (рис. 1).



Рис. 1. Карта-схема расположения разрезов на Камском плесе Куйбышевского водохранилища

Fig. 1. A schematic map of the sections on the Kama Reach of the Kuibyshev reservoir

Выбор мест сбора обусловлен их абиотическими характеристиками. Акватория у нп Троицкий Урай расположена в нижней части Камского плеса, характеризуется илисто-песчаным типом грунта, глубина на прибрежных участках в среднем составляет 4,0 м, а на глубоководных – 13,6 м. Участок у пристани нп Берсут – практически центральная часть плеса, тип грунта песчаный с разной степенью заиленности, глубины у побережья в среднем 3,1 м, а на русле – 13,0 м. Разрез у устья р. Вятки является верхним участком Камского плеса, после которого заканчивается подпор Куйбышевского водохранилища на р. Каме. Он характеризуется песчаным типом грунта со средними глубинами на прибрежных участках 2,8 м и русле – 11,4 м.

Пробы зоопланктона отбирали тотально, путем облова сетью Джеди (диаметр верхнего кольца 12 см, мельничный газ № 76) от дна до поверхности. Фиксировали пробы 40 % раствором формалина. Сбор материала донной фауны осуществляли дночерпателем Петерсена и коробчатым автоматическим дночерпателем «ДАК» (площадь захвата которых $1/40 \text{ м}^2$) в двухкратной повторности на каждой станции. Отобранный грунт промывали через сито (размер ячеек 0,27–0,33 мм), пробы фиксировали 96 % раствором спирта. Всего было собрано и обработано около 65 проб зоопланктона и 160 – зообентоса.

Обработку материала выполняли в лабораторных условиях в соответствии с общепринятыми в гидробиологии методами [11–13]. Для оценки сходства видового состава сообществ по участкам применяли коэффициент Т. Сьеренсена. В работе были проанализированы индексы видового разнообразия Шеннона, рассчитанные по численности (H_N) и биомассе (H_B), видового богатства сообщества Менхиника (d), основанные на учете числа видов в отдельных пробах к количеству особей, и выравненности Пиелу (e) [14–17]. Для выявления комплекса доминирующих видов использовали индекс Палия–Ковнацки, согласно которому у доминантов значения находились в пределах $10 < Di < 100$, у субдоминантов – $1 < Di < 10$, у субдоминантов первого порядка – $0,1 < Di < 1,0$ и у второстепенных – $0,01 < Di < 0,1$ [14]. Дополнительно были рассчитаны индексы доминирования Id [15] и Арнольди в модификации Г. Х. Щербины (A), где k доминантным видам или таксонам относили тех, у которых значение $A > 10 \%$ [16].

Оценка общего экологического состояния (благополучия) сообществ осуществлялась по индексу преобладающей жизненной стратегии или экологического благополучия, предложенному С. Г. Денисенко (De) [18]. Его значения изменяются от -1 (состояние полного отсутствия стресса, выражающееся преобладанием в сообществе k -жизненной стратегии) до $+1$ (максимально-возможный уровень стресса, приводящий к полному преобладанию в сообществе видов с r -жизненной стратегией).

Достоверность распределения количественных показателей и значений рассматриваемых индексов по участкам определяли с помощью однофакторного дисперсионного анализа (ANOVA & Tukey's HSD test) с преобразованием данных в нормальное распределение по формуле $\log_{10}(x+1)$ в программе STATISTICA.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

На исследуемом участке водохранилища было выявлено 127 таксонов зоопланктона (из них 117 идентифицированы рангом до вида), которые относились к

типам Rotifera (63) и Arthropoda (64). Фауна Rotifera включала 12 семейств (сем.), среди которых наиболее богато представлены Brachionidae (21), Synchaetidae (11), Lecanidae (7), Trichocercidae (6). Тип Членистоногие объединил представителей из групп Cladocera (40) и Copepoda (24). Ветвистоусые ракообразные были представлены десятью семействами, среди которых по составу доминировали Chydoridae (12), Daphniidae (8) и Bosminidae (6). К веслоногим ракообразным относились 2 отряда – Cyclopiformes (подсемейство (п/сем.) Eucyclopinae (2), Cyclopinae (13), Halicyclopinae (2)) и Calaniformes (п/сем. Diaptominae (1), сем. Pseudodiaptomidae (1) и Temoridae (5)).

Из выявленного состава зоопланктона 22 вида относились к чужеродным для данного водоема, т. е. находящимся за пределами своего исторического ареала [19]: *Brachionus budapestinensis* Daday, 1885, *B. diversicornis* (Daday, 1883), *Conochiloides coenobasis* Skorikov, 1914, *Conochilus unicornis* Rousselet, 1892, *Kellicottia longispina* (Kellicott, 1879), *Polyarthra major* Skorikov, 1896, *Bosmina (Eubosmina) coregoni* (Baird, 1857), *B. (E.) crassicornis* Lilljeborg, 1887, *B. (E.) longispina* (Leydig, 1860), *Bytotrephes × hybridus* (род *Bytotrephes* широко распространен и образует популяции гибридных форм), *Cornigerius maoticus* (Pengo, 1879), *Daphnia cristata* Sars, 1862, *Limnospida frontosa* Sars, 1862), *Acantocyclops americanus* (Marsh, 1893), *Calanipeda aquaedulcis* Kritschagin, 1873, *Cyclops kolensis* Lilljeborg, 1901, *Eudiaptomus gracilis* (Sars, 1863), *Eurytemora caspia* Sukhikh et Alekseev, 2013, *Halicyclops longispinosus* Monchenko, 1974, *H. neglectus* Kiefer, 1935, *Heterocope appendiculata* Sars, 1863, *H. caspia* Sars, 1897. Перечисленные виды являются представителями южной и северной фаун в равных долях.

Удельное разнообразие зоопланктона составило 15 ± 1 таксонов на пробу, основу которого формировали представители группы Rotifera (52 ± 4 % от состава). На долю Cladocera и Copepoda приходилось 30 ± 3 % и 15 ± 2 % соответственно. Высокая встречаемость в пробах отмечалась у *Bosmina (Bosmina) longirostris* (O. F. Müller, 1785) ($P=69$ %).

В августе 2016 г. зоопланктон камской части водохранилища включал 92 таксона с преобладанием в составе коловраток [7]. В нижнем течении Камы и в камском отроге водохранилища регистрировалось присутствие 61 таксона планктонных беспозвоночных, где также доминировали коловратки [8]. Таким образом, полученные нами данные подтверждают существенную роль Rotifera в формировании таксономического разнообразия.

Общая численность и биомасса планктонной фауны с 2017 по 2022 гг. составили $22,45 \pm 5,40$ тыс. экз./м³ и $0,15 \pm 0,03$ г/м³ соответственно. Значения плотности варьировали в диапазоне от 0,01 до 277,62 тыс. экз./м³, биомассы – от $2,21 \times 10^{-6}$ до 0,93 г/м³. Наибольший вклад в суммарные показатели численности вносили коловратки (49 %), а биомассы – крупные ветвистоусые (44 %). Роль вселенцев в формировании количественных характеристик зоопланктона была незначительной (<5 %). В планктонных пробах регистрировались велигеры моллюска *Dreissena* sp. и представители мейобентоса (далее обозначаются как «Прочие»), их доля в количественных показателях не превышала 9 %. Однако в летний период 2017 г. численность зоопланктона камской части водохранилища характеризовалась значением, равным $49,50 \pm 8,01$ тыс. экз./м³, а биомасса – $0,53 \pm 0,12$ г/м³, где доминировали коловратки (38 и 42 % общих значений) и копеподы (40 и 33 %) соответственно [8]. Возможно, выявленные различия в количественных показате-

лях зоопланктона между полученными и литературными данными обусловлены не только большой выборкой материала на протяжении шести лет, но и тем, что пробы были отобраны как на русловых, так и на прибрежных участках плеса.

В период проведения исследований комплекс доминирующих видов, которые играли значительную роль в формировании зоопланктона в камской части водохранилища, по плотности включал *B. (B.) longirostris* ($I_d=2,15$) и *Brachionus angularis* (Gosse, 1851) (2,00), по биомассе – *Asplanchna priodonta* (Gosse, 1850) (1,88) и *Daphnia galeata* (Sars, 1863) (2,11). Индекс Паляя-Ковнацки позволил выделить одного доминанта – *B. angularis* (12,23). Согласно индексу Арнольди в модификации Щербины [16] сообщество доминирующих видов было сформировано *A. priodonta*, *B. (B.) longirostris* (по 15 %) и *D. galeata* (16 %). Таким образом, основную роль в формировании количественных показателей зоопланктонного сообщества Камского плеса играли коловратки *A. priodonta* и *B. angularis* и ветвистоусые рачки *B. (B.) longirostris* и *D. galeata*.

Индекс Шеннона (H_N), рассчитанный по численности зоопланктона (без учета неполовозрелых особей Сорерода и группы «Прочие»), составил $1,98\pm 0,15$ бит/экз., по биомассе (H_B) – $1,74\pm 0,14$ бит/г. Полученные результаты указывают на невысокое разнообразие, что, во-первых, связано с неустойчивым экологическим состоянием рассматриваемого участка Куйбышевского водохранилища, во-вторых, обусловлено размерной структурой планктонных беспозвоночных. В пробах, где преобладали мелкие коловратки, значение индекса было выше, а где крупные ракообразных – ниже.

Индекс Менхиника в среднем составил $0,18\pm 0,02$, а для зоопланктона без учета неполовозрелых особей Сорерода и группы «Прочие» – $0,30\pm 0,03$, что подтверждает превалирование лишь нескольких видов, однако показатели индекса выравненности Пиелу ($0,66\pm 0,03$) указывают на равномерное распределение видов зоопланктона по обилию. Анализ экологического состояния по индексу Денисенко (De) характеризовался значением $-0,10\pm 0,03$, что свидетельствует о пограничном состоянии сообщества между благополучным и стрессовым. Полученные результаты в целом согласуются с другими исследованиями, проведенными на рассматриваемом участке водохранилища ранее. Так, значение H_N по зоопланктону в летний период в 2017 г. составил $2,5\pm 0,1$ бит/экз. и De – $-0,10\pm 0,04$ [8].

Анализ распределения качественных данных зоопланктона между мелководными (106 таксонов) и глубоководными (104) участками не выявил значительных различий. Состав чужеродной фауны также существенно не отличался (22 и 20 видов соответственно). Расчет коэффициента общности видового состава Т. Сьеренсена по биотопам, значение которого составило 3,78, подтверждает высокое сходство фаун обоих участков, однако вселенцы чаще встречались в пробах, отобранных на глубоководных станциях.

На прибрежных участках суммарная численность зоопланктеров характеризовалась большими значениями ($29,77\pm 8,84$ тыс. экз./м³), чем на русловых ($12,42\pm 3,51$ тыс. экз./м³). На участках с глубинами <5 м по численности доминировали представители группы Rotifera, где они были максимально зафиксированы. На русле основу данного показателя помимо коловраток формировали и неполовозрелые Сорерода. Средние значения биомассы планктонных беспозвоночных на обоих участках находились на одном уровне ($0,151\pm 0,037$ и $0,153\pm 0,052$ г/м³ соответственно), где доминировала группа Cladocera, однако на русле за

счет крупных особей *D. galeata* вклад ветвистоусых был несколько выше, чем на мелководье (рис. 2) и дисперсионный анализ выявил достоверное снижение суммарных количественных показателей общего зоопланктона и отдельно группы Rotifera с увеличением глубины (ANOVA: $p < 0,05$).

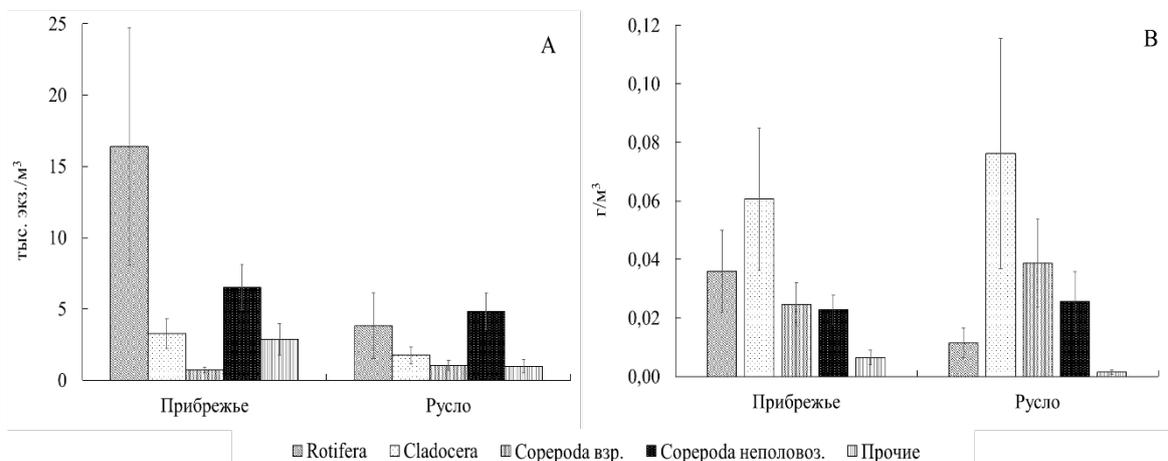


Рис. 2. Распределение средних значений численности (А) и биомассы (В) зоопланктона на прибрежных и русловых участках Камского плеса Куйбышевского водохранилища в 2017–2022 гг.

Fig. 2. Distribution of the average values of the abundance (A) and biomass (B) of zooplankton in the coastal and channel areas of the Kama Reach of the Kuibyshev reservoir in 2017–2022

На русле индекс Шеннона, как по численности ($2,14 \pm 0,20$ бит/экз.), так и по биомассе ($1,89 \pm 0,19$ бит/г), характеризовался большими значениями, чем на прибрежье ($1,87 \pm 0,21$ бит/экз. и $1,62 \pm 0,19$ бит/г соответственно). Однако достоверных отличий однофакторный дисперсионный анализ не выявил (ANOVA: $p > 0,05$). Такой же характер распределения имел индекс Менхиника, на русле его значение в общем составило $0,26 \pm 0,03$ (без учета группы «Прочие» и неполовозрелых Copepoda – $0,47 \pm 0,05$), а на прибрежье – $0,12 \pm 0,01$ ($0,19 \pm 0,02$). Индекс Пиелу на обоих участках Камского плеса соответствовал $0,66 \pm 0,04$. Индекс Денисенко на прибрежье составил $-0,14 \pm 0,05$, а на русле – $-0,08 \pm 0,03$, а это указывает на то, что мелководные участки характеризуются более благоприятными условиями для развития планктонной фауны.

Фауна донных беспозвоночных на акватории Камского плеса Куйбышевского водохранилища в период с 2017 по 2022 гг. была представлена 124 таксонами (из них 99 рангом до вида), которые относились к четырем группам: Nematoda (1), Annelida (Polychaeta – 2, Oligochaeta – 14 и Hirudinea – 6), Mollusca (Bivalvia – 13 и Gastropoda – 8) и Arthropoda (Hydracarina – 1, Ostracoda – 1, Crustacea – 16 и Insecta – 63). Группа ракообразных включала представителей из отрядов Cumacea (3), Isopoda (1) и Amphipoda (11). Насекомые были представлены отрядами Ephemeroptera (4), Plecoptera (1), Odonata (2), Hemiptera (1), Coleoptera (1), Trichoptera (7) и Diptera (47). Основной вклад в таксономическое разнообразие зообентоса вносили двукрылые насекомые, в основном за счет сем. Chironomidae (34 % состава). Большинство обнаруженных таксонов – обычные представители Палеарктики и Голарктики.

Из выявленного состава бентосных беспозвоночных 26 видов относились к чужеродным: полихеты *Hypania invalida* (Grube, 1860) и *Hypaniola kowalewskii* (Grimm, 1877), олигохеты *Potamothrix heuscheri* (Bretscher, 1900) и *P. veidovskyi* Hrabe, 1941, пиявки *Archaeobdella esmonti* Grimm, 1876 и *Caspiobdella fadejewi* (Epstein, 1961), моллюски *Dreissena bugensis* (Andrusov, 1897), *D. polymorpha* (Pallas, 1771), *Lithoglyphus naticoides* (Preiffer, 1828), *Monodacna (Hypanis) colorata* Eichwald, 1829 и *Theodoxus pallasii* Lindholm, 1924, кумовые рачки *Pseudocuma cercaroides* Sars, 1894, *Pterocuma sowinskyi* (Sars, 1894) и *P. pectinata* (Sowinsky, 1893), равноногие ракообразные *Jaera sarsi* Valkanov, 1936, амфиподы *Chelicorophium curvispinum* Sars, 1895, *C. sowinskyi* Martynov, 1924, *Dikerogammarus haemobaphes* (Eichwald, 1841), *D. villosus* (Sowinsky, 1894), *Niphargoides macrurus* (Sars, 1894), *Obesogammarus obesus* (Sars, 1896), *O. crassus* (Sars, 1894), *Pandorites platycheir* (Sars, 1895), *Pontogammarus abbreviatus* (Sars, 1894), *P. robustoides* Sars, 1894 и *Shablogammarus chablensis* (Carausu, 1943). Большинство указанных видов-вселенцев – представители Понто-Каспийского комплекса фаун.

В среднем в одной пробе присутствовало 9 ± 0 таксонов донных беспозвоночных. К «основным» видам зообентоса, частота встречаемости (P) которых составила более 50 %, относились бокоплав *C. sowinskyi*, брюхоногий моллюск *L. naticoides*, олигохета *Limnodrilus* sp. и полихета *H. invalida*. Основная же часть выявленного состава зообентоса (89 %) формировала группу «случайные и редкие» виды.

Суммарная численность макрозообентоса на акватории Камского плеса составила в среднем 6815 ± 903 экз./м², где доминировали ракообразные за счет Amphipoda. Общая биомасса характеризовалась средним значением, равным $372,9 \pm 107,4$ г/м², основу ее формировали моллюски благодаря классу Bivalvia. Роль других групп была незначительной (табл. 1).

Таблица 1. Средние количественные показатели основных групп зообентоса на Камском плесе Куйбышевского водохранилища в 2017–2022 гг.

Table 1. Quantitative indicators of the main groups of zoobenthos on the Kama reach of the Kuibyshev reservoir in 2017–2022.

Группа	Численность		Биомасса	
	экз./м ²	%	г/м ²	%
Nematoda	28±8	0,4±0,1	<0,1	<0,1
Polychaeta	170±30	5,2±1,8	0,7±0,1	3,8±1,0
Oligochaeta	359±33	17,9±1,7	0,9±0,1	9,3±1,4
Hirudinea	17±4	1,8±0,8	0,3±0,1	2,7±1,1
Mollusca	1396±299	19,8±2,0	364,4±107,0	54,4±3,1
Crustacea	4431±733	41,7±3,0	5,2±0,9	24,0±2,7
Hydracarina	25±8	0,7±0,3	<0,1	0,1±0,1
Insecta	391±54	12,5±1,3	1,0±0,4	4,3±0,8

Значительную роль в формировании количественных показателей на данной акватории водохранилища играли чужеродные виды зообентоса, так, в среднем на их долю приходилось по плотности $67,3 \pm 3,2$ % суммарных значений и по биомассе – $80,2 \pm 2,2$ %.

Комплекс доминирующих видов по численности был представлен *C. sowinskyi* ($I_{\bar{a}}=4,92$) и *L. naticoides* (1,60), на долю которых приходилось 63 %

суммарных значений. По биомассе наибольший индекс доминирования наблюдался у *D. bugensis* (2,50) и *L. naticoides* (1,13), их вклад составил 80 % общих значений. Согласно индексу доминирования Паляя–Ковнацки к доминантам был отнесен *C. sowinskyi* ($D_i=36,75$), к субдоминантам – *L. naticoides* (4,15), *D. bugensis* (3,14), *Limnodrilus* sp. (1,35) и *H. invalida* (1,21). Наибольшие значения индекса плотности Арнольди в модификации Г. Х. Щербины [16] наблюдались у *D. bugensis* ($A=28,9$ %), *C. sowinskyi* (14,7) и *L. naticoides* (11,2). Таким образом, на акватории Камского плеса основополагающими видами в формировании количественных показателей зообентоса были *C. sowinskyi* и *D. bugensis*.

Проведя литературный анализ имеющихся источников, можно констатировать, что фауна зообентоса Камского плеса по нашим данным в 2017–2022 гг. представлена более разнообразно. Так, в период с 1958 по 2005 гг. регистрировалось 102 таксона донных беспозвоночных, где основу видового разнообразия формировали моллюски (37,3 % состава) и хирономиды (30,4 %) [2]. По результатам съемки 1998–2009 гг. на исследуемом плесе было выявлено 11 инвазионных видов, из них наиболее часто в пробах встречался моллюск *D. polymorpha* (45,5 %). Основу количественных показателей формировали аборигенные виды, доля вселенцев составляла < 49,0 % суммарных значений [9]. В 2016 г. для Волжско-Камского и Камского плесов описывалось присутствие уже 22 бентосных вселенцев, которые формировали биомассу донных беспозвоночных [10]. В пробах чаще регистрировался *C. curvispinum* (67 %), но в количественном отношении на глубоководных участках преобладал моллюск *D. bugensis*. В 2017 г. в летне-осенний период фауна донных беспозвоночных на Камском плесе насчитывала 27 таксонов, где разнообразно были представлены Diptera. Высокая встречаемость отмечалась для *L. naticoides* и *C. sowinskyi*. Общие показатели численности зообентоса составили 2160 ± 1039 экз./м² (за счет Crustacea), биомассы – $76,9 \pm 63,0$ г/м² (моллюсков и ракообразных) [20]. В последние годы возросла роль инвазионных видов донных беспозвоночных в формировании количественных показателей зообентоса (более 67 % суммарных показателей) по сравнению с началом 2000-х гг.

Среднее значение индекса Шеннона по численности составило $1,76 \pm 0,07$ бит/экз., а по биомассе – $1,20 \pm 0,06$ бит/г. Индекс благополучия Денисенко находился на уровне $-0,19 \pm 0,02$, индекс выравненности – $0,63 \pm 0,02$, индекс доминирования – $0,17 \pm 0,01$. Анализ структуры зообентоса акватории Камского плеса выявил невысокое видовое разнообразие ($H_N < 2$), что указывает на происходящий процесс дестабилизации исследуемого участка водохранилища. Невысокие значения индексов видового богатства, во-первых, объясняются тем, что по численности доминировали два вида – *C. sowinskyi* и *L. naticoides*. Помимо этого, снижение разнообразия обусловлено ухудшением условий обитания, которые связаны с увеличением концентраций загрязняющих веществ органического происхождения и вторичным загрязнением [21]. По данным индекса выравненности на рассматриваемой акватории водоема отмечено одинаковое развитие компонентов донного комплекса. Индекс Денисенко позволил оценить состояние донного сообщества как переходное от экологически благополучного к стрессовому.

Однофакторный дисперсионный анализ (ANOVA & Tukey's HSD test) выявил достоверное снижение ($p < 0,05$) таксономического разнообразия зообентоса с глубиной (на мелководье – 111 таксонов, на русле – 59). Оценка сходства видового состава донных беспозвоночных по индексу Т. Сьеренсена между двумя уча-

стками соответствовала среднему значению – 1,50. Распределение количества вселенцев по участкам, как и в планктонных сообществах, было одинаковым – по 22 вида, что подтверждается исследованиями, проведенными в верховьях этого водоема [9]. На побережье чаще встречались виды-вселенцы из класса Crustacea (67 %), среди моллюсков – *D. bugensis* и *L. naticoides*, полихет – *H. kowalewskii*.

Численность зообентоса на мелководье (6972 ± 1022 экз./м²) была достоверно больше (ANOVA: $p=0,004$), чем на глубоководье (6551 ± 1718 экз./м²). На обоих участках основу данного показателя формировали преимущественно ракообразные (табл. 2).

Таблица 2. Распределение количественных показателей основных групп зообентоса на акватории Камского плеса Куйбышевского водохранилища в 2017–2022 гг. по участкам

Table 2. Distribution of quantitative indicators of the main groups of zoobenthos in the waters of the Kama reach of the Kuibyshev reservoir in 2017–2022 by site

Группы	Численность, экз./м ²		Биомасса, г/м ²	
	Прибрежье	Русло	Прибрежье	Русло
Nematoda	39±13	9±3	<0,1	<0,1
Polychaeta	147±35	208±55	0,5±0,1	1,1±0,3
Oligochaeta	391±45	303±48	0,8±0,1	1,0±0,2
Hirudinea	13±6	24±6	0,2±0,1	0,5±0,2
Bivalvia	698±272	1317±638	238,0±133,5	539,5±178,0
Gastropoda	721±115	39±10	21,5±4,3	1,5±0,6
Crustacea	4393±921	4495±1219	4,6±1,1	6,4±1,6
Hydracarina	39±12	–*	<0,1	–
Insecta	530±81	156±27	1,6±0,6	0,2±0,04

Примечание. *– не обнаружено.

Основу биомассы зообентоса везде формировали двустворчатые моллюски, однако общее среднее значение рассматриваемого показателя на русле ($550,1 \pm 179,1$ г/м²) было в 2 раза выше, чем на побережье ($267,7 \pm 133,8$ г/м²). Дисперсионный анализ не выявил достоверных отличий по участкам ($p > 0,05$), это связано с тем, что особи *Bivalvia* на мелководье отличались меньшими размерно-весовыми характеристиками.

Количественные показатели групп Nematoda, Gastropoda, Hydracarina и Insecta выше на побережье (ANOVA: $p < 0,05$), тогда как остальные характеризовались максимальным развитием на русле. Дисперсионный анализ показал, что с увеличением глубины значения численности и биомассы пиявок возрастали ($p < 0,02$).

Индексы видового богатства и благополучия донного сообщества на обоих участках изменялись в пределах ошибки и составили на побережье $0,17 \pm 0,01$ и $-0,20 \pm 0,03$ соответственно, на русле – $0,17 \pm 0,01$ и $-0,18 \pm 0,04$. Видовое разнообразие было выше на мелководье (по численности – $1,86 \pm 0,09$ бит/экз. и по биомассе – $1,25 \pm 0,07$ бит/г), чем на русле ($1,58 \pm 0,11$ бит/экз. и $1,12 \pm 0,10$ бит/г соответственно). Значение индекса Пиелу было несколько выше на глубоководном участке ($0,67 \pm 0,03$), чем на побережье ($0,61 \pm 0,02$). Однако дисперсионный анализ не выявил достоверных отличий ($p < 0,05$) значений рассматриваемых индексов по вы-

шеназванным участкам, что указывает на равномерное развитие донной фауны по всей акватории плеса.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Зоопланктон и зообентос на рассматриваемой акватории Камского плеса Куйбышевского водохранилища в 2017–2022 гг. были представлены 127 и 124 таксонами соответственно. Из общего таксономического списка к вселенцам среди планктонных беспозвоночных относились 22 вида, а среди зообентоса – 26.

Средние значения численности и биомассы по зоопланктону составили $22,45 \pm 5,40$ тыс. экз./м³ (доминировали Rotifera) и $0,15 \pm 0,03$ г/м³ (Cladocera), по бентосу – 6815 ± 903 экз./м² (Crustacea) и $372,9 \pm 107,4$ г/м² (Mollusca) соответственно.

Согласно анализу структурных показателей обоих сообществ видовое разнообразие характеризовалось сравнительно невысокими значениями, но при этом, согласно значениям индекса выравненности, компоненты в целом развивались равномерно. Экологическое состояние зоопланктона и зообентоса по индексу благополучия оценивалось как переходное от благополучного к стрессовому.

Фауна зообентоса на мелководье была представлена разнообразнее, тогда как для планктонных форм беспозвоночных такой особенности не выявлено. Видовое сходство между побережьем и руслом для обеих групп гидробионтов по индексу Т. Сьеренсена характеризовалось значениями выше среднего.

Численность зоопланктона была в 2,5 раза выше на мелководьях, чем на русле, тогда как биомасса на указанных участках находилась на одном уровне. Средняя численность зообентоса, как и у зоопланктона, максимальных значений достигала на мелководье, тогда как биомасса на русле была выше в 2 раза. Таким образом, участки с глубинами менее 5 м представляют собой своеобразный биотоп, где формируются благоприятные условия для развития бентосных беспозвоночных, в отличие от русловых участков, характеризующихся наличием больших глубин и течением.

Список источников

1. Куйбышевское водохранилище (Научно-информационный справочник). Тольятти: ИЭВБ РАН, 2008. 123 с.
2. Экология фитопланктона Куйбышевского водохранилища / Отв. ред. С. М. Коновалов, В. Н. Паутова. Л.: Наука, 1989. 304 с.
3. Куйбышевское водохранилище. Л.: Наука, 1983. 214 с.
4. Аристовская Г. В. Формирование бентоса Куйбышевского водохранилища в первые годы после полного затопления водоема // Тр. Тат. Отд. ГосНИОРХ, 1960. Вып. 9. С. 71–105.
5. Горшкова А. Т. Специфика структуры водных экосистем Нижнекамского водохранилища и ее роль в определении экологической ситуации // Сборник научных трудов «Актуальные проблемы гидроэкологии». Казань: Отечество, 2006. С. 174–189.
6. Волга и ее жизнь. Ленинград: Наука, 1978. 348 с.

7. Лазарева В. И. Многолетние изменения состава и обилия зоопланктона водохранилищ р. Камы // Биология внутренних вод. 2020. № 3. С. 260–275.
8. Любин П. А., Зиганшин И. И. Состав и структура зоопланктона как индикатора экологического состояния водной среды низовий р. Камы // Самарский научный вестник. 2020. Т. 9. № 1 (30). С. 66–75.
9. Яковлева А. В., Яковлев В. А. Чужеродные бентосные беспозвоночные в верховьях Куйбышевского водохранилища. Казань: Отечество, 2014. 199 с.
10. Kurina E. M., Seleznev D. G., Sherysheva N. G. Distribution of alien species of macrozoobenthos and the species cenotic complexes in the Kama reservoirs // Russian Journal of Biological Invasions. 2022. V. 13. N 1. P. 64–73.
11. Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М.: Наука, 1975. 239 с.
12. Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресноводных водоемах. Зоопланктон и его продукция. Л., 1982. 33 с.
13. Руководство по гидробиологическому мониторингу пресноводных экосистем. СПб.: Гидрометеиздат, 1992. 318 с.
14. Шитиков В. К., Розенберг Г. С., Зинченко Т. Д. Количественная гидроэкология: методы системной идентификации. Тольятти: ИЭВБ РАН, 2003. 463 с.
15. Паньков Н. Н. Структурные и функциональные характеристики зообентоценозов р. Сылвы (бассейн Камы). Пермь: Изд-во Перм. гос. ун-та, 2004. 161 с.
16. Щербина Г. Х. Изменение видового состава и структурно-функциональных характеристик макрозообентоса водных экосистем Северо-Запада России под влиянием природных и антропогенных факторов: автореф. дис. д-ра биол. наук. Институт озероведения РАН, Санкт-Петербург. 2009. 50 с.
17. Pielou E. C. Ecological diversity. New York: Gordon and Breach Science Publisher, 1975. 165 p.
18. Денисенко С. Г. Информационная мера Шеннона и ее применение в оценках биоразнообразия (на примере морского зообентоса) // Морские беспозвоночные Арктики, Антарктики и Субантарктики. Сер. Исследования фауны морей. Вып. 56 (64). СПб, 2006. С. 35–46.
19. Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах. Москва: Товарищество научных изданий КМК, 2004. 436 с.
20. Мельникова А. В. Экологическое состояние Камского плеса Куйбышевского водохранилища по зообентосу по данным 2017 г. // Природа симбирского Поволжья. Сборник научных трудов XX межрегиональной научно-практической конференции «Естественнонаучные исследования в Симбирском – Ульяновском крае»: материалы. Ульяновск: Изд-во «Корпорация технологий продвижения», 2018. Вып. 19. С. 49–54.
21. Тимохина А. Ф. Зоопланктон как компонент экосистемы Куйбышевского водохранилища. Тольятти: ИЭВБ РАН, 2000. 193 с.

References

1. *Kuybyshevskoe vodokhranilishche (Nauchno-informatsionnyy spravochnik)*. [Kuibyshev reservoir (Scientific and information directory)]. Tol'yatti, IEVB RAN Publ., 2008, 123 p.

2. *Ekologiya fitoplanktona Kuybyshevskogo vodokhranilishcha* [Ecology of phytoplankton of the Kuibyshev reservoir]. Otv. red. S. M. Konovalov, V. N. Pautova. L., Nauka Publ., 1989, 304 p.
3. *Kuybyshevskoe vodokhranilishche* [Kuibyshev reservoir]. L., Nauka Publ., 1983, 214 p.
4. Aristovskaya G. V. Formirovaniye bentosa Kuybyshevskogo vodokhranilishcha v pervye gody posle polnogo zatopeniya vodoema [Formation of the benthos of the Kuibyshev reservoir in the first years after the complete flooding of the reservoir]. *Tr. Tat. Otd. GosNIORH* [Proc. of the Tat. Bran. of GosNIORH], Kazan', 1960, iss. 9, pp. 71–105.
5. Gorshkova A. T. Spetsifika struktury vodnykh ekosistem Nizhnekamskogo vodokhranilishcha i ee rol' v opredelenii ekologicheskoy situatsii [The specifics of the structure of the aquatic ecosystems of the Nizhnekamsk reservoir and its role in determining the ecological situation]. *Sbornik nauchnykh trudov "Aktual'nye problemy gidroekologii"* [Collection of scientific papers "Current problems of hydroecology"]. Kazan', Otechestvo Publ., 2006, pp. 174–189.
6. *Volga i ee zhizn'* [Volga and her life]. Leningrad, Nauka Publ., 1978, 348 p.
7. Lazareva V. I. Mnogoletnie izmeneniya sostava i obiliya zooplanktona vodokhranilishch r. Kamy [Long-term changes in the composition and abundance of zooplankton reservoirs of the Kama River]. *Biologiya vnutrennikh vod*, 2020, no. 3, pp. 260–275.
8. Lyubin P. A., Ziganshin I. I. Sostav i struktura zooplanktona kak indikatora ekologicheskogo sostoyaniya vodnoy sredy nizoviy r. Kamy [Composition and structure of zooplankton as an indicator of the ecological state of the aquatic environment of the lower reaches of the Kama River]. *Samarskiy nauchnyy vestnik*, 2020, vol. 9, no. 1 (30), pp. 66–75.
9. Yakovleva A. V., Yakovlev V. A. *Chuzherodnye bentosnye bespozvonochnyye v verkhov'yakh Kuybyshevskogo vodokhranilishcha* [Alien benthic invertebrates in the upper reaches of the Kuibyshev reservoir]. Kazan', Otechestvo Publ., 2014, 199 p.
10. Kurina E. M., Seleznev D. G., Sherysheva N. G. Distribution of alien species of macrozoobenthos and the species cenotic complexes in the Kama reservoirs. *Russian Journal of Biological Invasions*, 2022, V. 13, N 1, P. 64–73.
11. *Metodika izucheniya biogeotsenozov vnutrennikh vodoemov* [Methods of studying biogeocenoses of inland reservoirs]. M., Nauka Publ., 1975, 239 p.
12. *Metodicheskie rekomendatsii po sboru i obrabotke materialov pri gidrobiologicheskikh issledovaniyakh na presnovodnykh vodoemakh. Zooplankton i ego produktsiya* [Methodological recommendations for the collection and processing of materials during hydrobiological studies in freshwater reservoirs. Zooplankton and its products]. L., 1982, 33 p.
13. *Rukovodstvo po gidrobiologicheskomu monitoringu presnovodnykh ekosistem* [Guidelines for hydrobiological monitoring of freshwater ecosystems]. SPb., Gidrometeoizdat Publ., 1992, 318 p.
14. Shitikov V. K., Rosenberg G. S., Zinchenko T. D. *Kolichestvennaya gidroekologiya: metody sistemnoy identifikatsii* [Quantitative hydroecology: methods of system identification]. Tol'yatti, IEVB RAN Publ., 2003, 463 p.

15. Pan'kov N. N. *Strukturnye i funktsional'nye kharakteristiki zoobentotsenozov r. Sylva (basseyn Kamy)* [Structural and functional characteristics of zoobenthocenes of the Sylva River (Kama basin)]. Perm', Perm. Gos. Un-t. Publ., 2004, 161 p.
16. Shcherbina G. H. *Izmenenie vidovogo sostava i strukturno-funktsional'nykh kharakteristik makrozoobentosa vodnykh ekosistem Severo-Zapada Rossii pod vliyaniem prirodnykh i antropogennykh faktorov. Avtoreferat diss. dokt. biol. nauk* [Changes in the species composition and structural and functional characteristics of macrozoobenthos of aquatic ecosystems of the North-West of Russia under the influence of natural and anthropogenic factors. Abstract. of dis. dr. sci.]. Saint-Petersburg, 2009, 50 p.
17. Pielou E. C. *Ecological diversity*. New York: Gordon and Breach Science Publisher, 1975, 165 p.
18. Denisenko S. G. *Informatsionnaya mera Shennona i ee primeneniye v otsenkakh bioraznoobraziya (na primere morskogo zoobentosa)* [The Shannon information measure and its application in biodiversity assessments (on the example of marine zoobenthos)]. *Morskie bespozvonochnye Arktiki Antarktiki i Subantarktiki. Ser. Issledovaniya fauny morey*. SPb, 2006, iss. 56 (64), pp. 35–46.
19. *Biologicheskie invazii v vodnykh i nazemnykh ekosistemakh* [Biological invasions in aquatic and terrestrial ecosystems]. Moscow, Tovarishestvo nauchnykh izdaniy KMK Publ., 2004, 436 p.
20. Melnikova A. V. *Ekologicheskoe sostoyaniye Kamskogo plesa Kuybyshevskogo vodokhranilishcha po zoobentosu po dannym 2017 g.* [Ecological state of the Kama Reach of the Kuibyshev reservoir according to zoobenthos according to 2017 data]. *Priroda simbirskogo Povolzh'ya. Sbornik nauchnykh trudov XX mezhregional'noy nauchno-prakticheskoy konferentsii «Estestvenno-nauchnye issledovaniya v Simbirskom–Ul'yanovskom krae»*. Ul'yanovsk, Korporatsiya tekhnologii prodvizheniya Publ., 2018, iss. 19, pp. 49–54.
21. Timokhina A. F. *Zooplankton kak komponent ekosistemy Kuybyshevskogo vodokhranilishcha* [Zooplankton as a component of the ecosystem of the Kuibyshev reservoir]. Tol'yatti, IEVB RAN Publ., 2000, 193 p.

Информация об авторах

М. А. Гвоздарева – старший специалист
А. В. Мельникова – кандидат биологических наук, заведующая лабораторией ихтиологии

Information about the author

M. A. Gvozdareva – laboratory assistant
A. V. Melnikova – PhD in Biology, Head of the Laboratory of Ichthyology

Статья поступила в редакцию 20.05.2024; одобрена после рецензирования 03.07.2024; принята к публикации 05.07.2024.
The article was submitted 20.05.2024; approved after reviewing 03.07.2024; accepted for publication 05.07.2024.