

УДК 574.587

СРАВНИТЕЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА СТРУКТУРЫ СООБЩЕСТВ ДОННЫХ МАКРОБЕСПОЗВОНОЧНЫХ ВЕРХНИХ (РЕЧНЫХ) УЧАСТКОВ КАСКАДА КАМСКИХ ВОДОХРАНИЛИЩ

© 2025 г. И. В. Поздеев^{a, *}, В. В. Безматерных^b

^aСанкт-Петербургский научный центр Российской академии наук, Санкт-Петербург, Россия

^bПермский филиал Всероссийского научно-исследовательского института
рыбного хозяйства и океанографии, Пермь, Россия

*e-mail: pozdeev@spbrc.nw.ru

Поступила в редакцию 11.04.2024 г.

После доработки 08.05.2024 г.

Принята к публикации 12.05.2024 г.

По результатам сборов на речных участках Камского (2012 г.), Воткинского (2010 г.) и Нижнекамского (2015 г.) водохранилищ проведен сравнительный анализ таксономической и трофической структур сообществ донных беспозвоночных. Приведен видовой список, показаны тренды изменений бентофауны вниз по каскаду — ее обеднение на видовом и родовом уровнях, снижение доли видов поденок, веснянок и ручейников, абсолютного и относительного видового богатства хирономид, а также доли в них танитарзин, увеличение относительного видового богатства моллюсков и ракообразных. В количественном отношении основным трендом изменений было увеличение на речных участках водохранилищ вниз по каскаду абсолютных и относительных величин биомассы фильтраторов и соскребателей — брюхоногих и крупных двустворчатых моллюсков.

Ключевые слова: макробоентос, р. Кама, водохранилища, трофическая структура

DOI: 10.31857/S0320965225010112, **EDN:** CERMOO

ВВЕДЕНИЕ

Долинные речные водохранилища — рукотворные водные объекты, объединяющие в себе черты рек и озер. Протяженность и значение “речных” участков в функционировании экосистем водохранилищ зависит от рельефа затопленной территории, а также от характера регулирования и расположения водохранилища в каскаде. На примере каскадов камских и волжских водохранилищ показано, что с течением времени бентофауна водохранилища становится беднее по сравнению с участком реки, попавшей под затопление, а структура сообществ более однообразной и монотонной (Мордухай-Болтовской, Дзюбан, 1966; Алексеевнина, Преснова, 2017; Истомина, 2017; Перова, Щербина, 2018). Наиболее существенные изменения биотических сообществ водохранилищ Волжско-Камского каскада уже после их стабилизации произошли в результате изменения количества и качества поступающих сточных вод (Алексеевнина, Преснова, 2017; Томилина и др., 2018; Чуйко, Подгорная, 2018) и биологических инвазий (Алексеевнина, Истомина, 2008;

Яковлева, Яковлев, 2014; Щербина и др., 2018; Курина, Селезнев, 2019). Основными отличиями верхних (речных) участков водохранилищ от участков рек в нижнем бьефе плотин выступают, прежде всего, обеднение бентофауны, снижение видового и функционального разнообразия донных сообществ, сокращение доли измельчителей и увеличение — фильтраторов (de Jalon et al., 1992; Cortes et al., 1998; Martínez et al., 2013; Nelson, Miller, 2023). При этом сведения по формированию структуры биотических сообществ речных участков водохранилищ, объединенных в каскады, почти отсутствуют.

Цель настоящей работы — оценить качественные и количественные изменения структуры сообществ донных беспозвоночных верхних участков водохранилищ, испытывающих влияние регулируемых колебаний уровня воды в каскаде.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Материал собирали в зонах выклинивания подпора водохранилищ, входящих в камскую ветвь Волжско-Камского каскада (рис. 1). Водоемы значительно различаются по ряду параметров, их краткая характеристика приведена в табл. 1

Сокращения: DPO — сумма Diamesinae, Prodiamesinae, Orthoclaadiinae; EPT — Ephemeroptera, Plecoptera, Trichoptera.

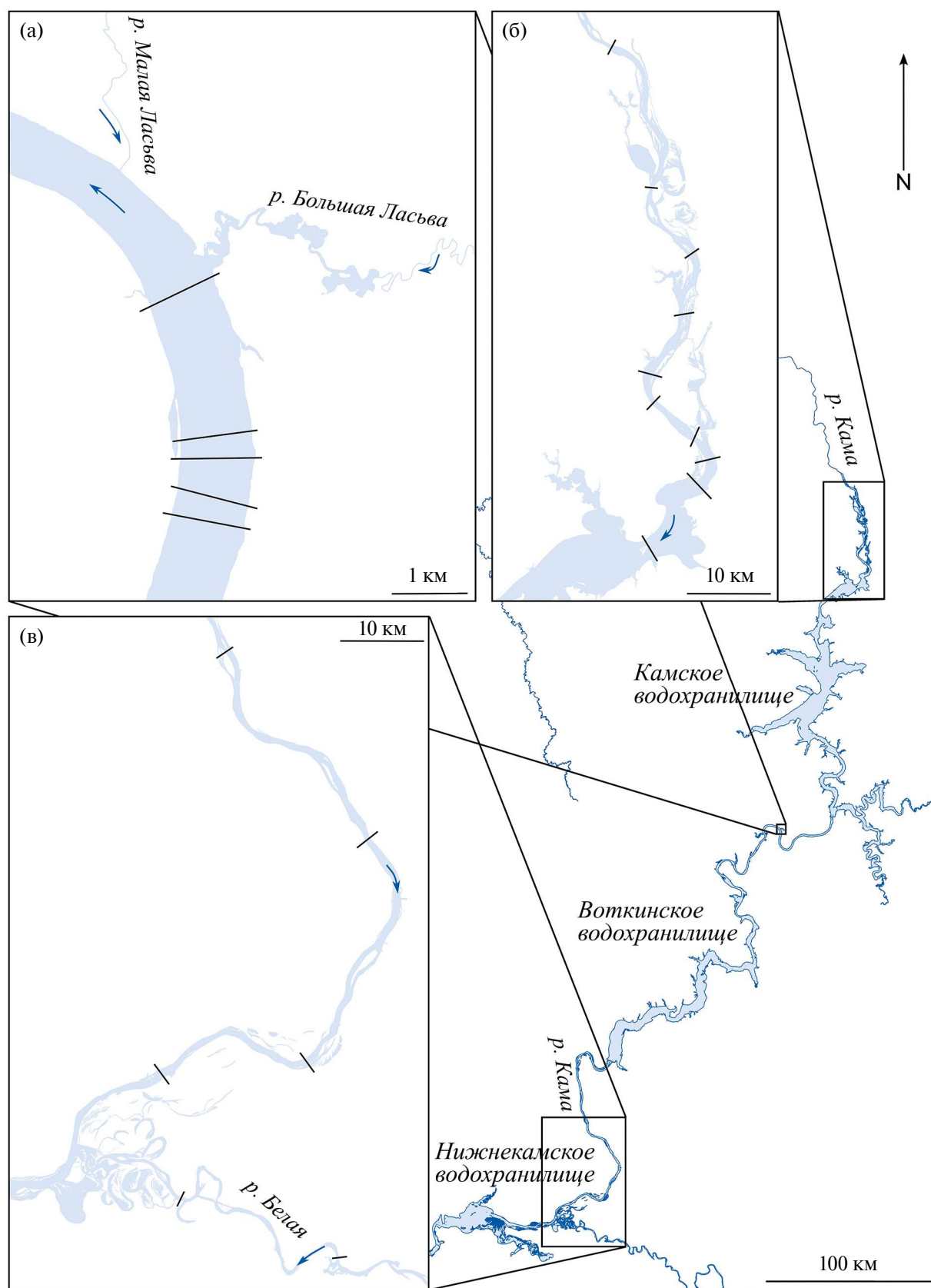


Рис. 1. Карта района исследования и расположение разрезов сбора проб зообентоса: а – Пермский, б – Соликамский, в – Нефтекамский участки.

Таблица 1. Основные морфометрические и гидрологические параметры камских водохранилищ и характеристика мест отбора проб

| Параметр | Камское | Воткинское | Нижнекамское |
|--|--------------------------------------|-----------------------------|-------------------------|
| Основные характеристики водоема | | | |
| Год создания | 1956 | 1964 | 1982 |
| Объем полный, млн м ³ | 12205 | 9360 | 2900 |
| Площадь при НПУ, км ² | 1915 | 1120 | 1080 |
| Длина, км | 365 | 300 | 185 |
| Глубина максимальная/средняя, м | 32/6.5 | 30/8.4 | 20/3.3 |
| Уровень сработки, м | 7–8 | 4 | <1 |
| Ширина максимальная/средняя, км | 13.5/5.5 | 8.2/3.4 | 15.0/4.0 |
| Годовой водообмен | 4.3 | 5.7 | 6.85 |
| Доля боковой приточности, % | 30–40 | 5–7 | 36 |
| Доля площади мелководий, % | 19.3 | 14.3 | ~49 |
| Наибольшие площади мелководий, район | Верхний | Центральный, приплотинный | Центральный |
| Протяженность зоны выклинивания, км | ~60 | ~60 | ~85 (Кама), ~55 (Белая) |
| Характеристика мест отбора проб | | | |
| Глубина, м: | | | |
| мелководья | 1.2 ± 0.60 | 2.7 ± 1.46 | 2.1 ± 0.74 |
| русло | 7.5 ± 1.24 | 6.6 ± 0.48 | 9.6 ± 0.92 |
| Преобладающий тип грунта: | | | |
| мелководья | Заиленный песчаный | Заиленный песчано-гравийный | Заиленный песчаный |
| русло | Песчаный, заиленный песчано-галечный | Гравийно-галечный | Гравийно-песчаный |
| Температура воды (поверхность), °С: | | | |
| мелководья | 11.2 ± 0.49 | 7.8 ± 0.19 | 15.9 ± 0.89 |
| русло | 11.1 ± 0.51 | 8.9 ± 0.72 | 16.0 ± 1.12 |
| Прозрачность по Секки, м | 1.2 ± 0.27 | 1.1 ± 0.26 | 1.6 ± 0.46 |

(Двинских, Китаев, 2008; Научно-прикладной..., 2015; Даценко, Пуклаков, 2020). Следует отметить, что Нижнекамское водохранилище, нижнее в каскаде камских, не доведено до проектной отметки 68.0 м, уровень, при котором водохранилище эксплуатируется, неоднократно менялся между отметками 62.0–63.3 м.

Материал получен на следующих речных участках: “Соликамский” — в Камском водохранилище от п. Тюлькино до п. Орел (15–17.09.2012), “Пермский” — в Воткинском водохранилище у д. Гамы (14.10.2010), “Нефтекамский” — в Нижнекамском водохранилище от г. Сарапул до с. Каракулино в Камском отроге и от д. Азякуль до д. Татарские Ямалы в Бельском отроге (27–30.09.2015). Пробы зообентоса отбирали дночерпателем Петерсена с площадью захвата 0.025 м² (Камское, Воткинское водохранилища) или ДАК-100 (Нижнекамское водохранилище) с площадью захвата 0.01 м², по два подъема на одну пробу, на гидробиологических разрезах: правый берег — русло — левый берег. Глубины, температура и прозрачность воды, а также

преобладающие типы грунтов в местах отбора проб представлены в табл. 1. Пробы промывали через мельничное сито с размером ячеей 200–220 мкм. Донных животных извлекали из проб живыми и фиксировали 8%-ным формалином.

Дальнейшую обработку материала выполняли в лабораторных условиях, животных подсчитывали и взвешивали по видам. Общий объем материала — 62 пробы зообентоса.

Видовую идентификацию проводили по определителям и ключам (Комарова, 1991; Определитель пресноводных..., 1997, 1999, 2001; Определитель насекомых..., 2006; Timm, 2009; Определитель зоопланктона..., 2016; Copilaș-Ciocianu, Sidorov, 2022). Большинство видов хирономид (58) идентифицировано по результатам выведений, сопоставления личинок и куколок в пробах, а также идентификации фартатных имаго. При невозможности идентифицировать до видового уровня — устанавливали низший определяемый таксон (НОТ) (Баканов, 1997). Таксономический список приведен в

соответствии с современным уровнем систематики (Saether, Spies, 2013; Vinarski, Kantor, 2016).

Базовые аналитические операции — составление видовых списков, расчет численностей, биомасс, частоты встречаемости и индексов доминирования отдельных видов, таксономической и трофической структур сообществ, показателей таксономического и трофического разнообразия, таксономических индексов — проведены с использованием Benthos Explorer (Безматерных и др., 2023).

Для оценки видового разнообразия рассчитывали следующие индексы разнообразия: числовые эквиваленты энтропии Реньи — видовое богатство, индекс Шеннона, максимальный индекс Шеннона, индекс Пиелу, индекс разности выравненности и индекс вероятности межвидовых встреч (по численности и биомассе отдельных видов) (Pielou, 1969; Денисенко и др., 2013). Таксономическое разнообразие оценивали по среднему индексу таксономической отличительности и его вариабельности (Clarke, Warwick, 2001), таксономическую иерархию формировали из семи уровней: тип — класс — отряд — подотряд или надсемейство — семейство — род — вид. Учитывали долю отдельных или суммы нескольких (*EPT* — Ephemeroptera, Plecoptera, Trichoptera; *DPO* — Diamesinae, Prodiamesinae, Orthoclaadiinae) таксонов в общем видовом богатстве или богатстве материнского таксона. Трофическое разнообразие (на уровне трофических гильдий по численности и биомассе их представителей) оценивали по индексу Шеннона, максимальному индексу Шеннона, индексу Пиелу и индексу разности выравненностей. Сложность трофической структуры определяли по среднему индексу отличительности и его вариабельности, трофическую иерархию формировали из трех уровней: хищные, мирные или всеядные — трофическая группа — гильдия. Сведения о трофической специализации видов приняты по литературным источникам (Mandaville, 2002; Monakov, 2003; Timm, 2009; Определитель зоопланктона..., 2016; Moog, Hartmann, 2017). Классификация трофических групп и гильдий проведена по А.В. Монакову (Monakov, 2003) с дополнениями.

Для отдельных видов анализа использовали среду R. Для выявления ассоциированности отдельных видов к исследованным участкам (далее — отличительные таксоны) применяли анализ паттернов — функция *multipatt* пакета *indicspecies*. Различия по структурным показателям сообществ оценивали непараметрическим критерием Краскала–Уоллиса — функция *kruskal.test* в базовом пакете *stats*, и непараметрическим тестом Данна для попарных сравнений (*Z*) — функция *dunnTest* в пакете *FSA*. Различия видовой структуры на исследованных участках водохранилищ оценивали с помощью анализа сходства — функция *anosim*

пакета *vegan* и непараметрического дисперсионного анализа — функция *PERMANOVA* одноименного пакета на основе модифицированного индекса доминирования Арнольди (Щербина, 1993), и с использованием расстояний Брея–Кертиса.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Видовой состав. В результате проведенных исследований на изученных участках камских водохранилищ зарегистрировано 155 НОТ из 41 семейства, 98 родов, принадлежащих полихетам, олигохетам, пиявкам, двусторчатым и брюхоногим моллюскам, ракообразным и насекомым, 151 таксон определен до вида (табл. 2). Частотой встречаемости >40% отличались четыре вида — хирономиды *Polypedilum nubeculosum*, *Procladius culiciformis*, *Chironomus nudiventris* и олигохета *Limnodrilus hoffmeisteri*. Основу фаунистического списка формировали комары-звонцы (39%) и малощетинковые черви (20%). Видовое богатство речных участков отдельных водохранилищ насчитывало 53–111 НОТ, по числу видов преобладали хирономиды (36–40%). Величины индекса видового сходства Чекановского–Серенсена достигали 0.43–0.49 между участками смежных водохранилищ, и 0.29 между участками водохранилищ, отстоящих друг от друга. Только на Соликамском участке отмечены представители Ephemeroptera, Odonata, Coleoptera, Chaoboridae, Muscidae, Tipulidae, только на Пермском — олигохеты семейства Pristinidae, только на Нефтекамском — Polychaeta, ракообразные Gammaridae, Mysidae, а также брюхоногие моллюски Lymnaeidae и Lithoglyphidae (табл. 2 и 3).

На всех изученных участках камских водохранилищ встречались 19 НОТ, но значимой ассоциации с каждым из них, согласно анализу паттернов, не показал ни один таксон. Согласно величинам статистики ассоциативной связи и достигнутым *p*-уровням, отличительными таксонами для двух речных участков водохранилищ каскада выступали только четыре вида: для Соликамского и Пермского — это хирономиды *Procladius culiciformis* ($p = 0.008$) и *Polypedilum nubeculosum* ($p = 0.022$), Пермского и Нефтекамского — бокоплав *Chelicorophium curvispinum* ($p = 0.001$) и двусторчатый моллюск *Unio tumidus* ($p = 0.046$). При этом существенную корреляцию с конкретными водохранилищами проявили 23 таксона ($p < 0.05$), из них 6 — с высоким уровнем значимости ($p = 0.001$) (табл. 2).

Анализ видового списка и параметров таксономического разнообразия (табл. 2 и 3) показывает, что бентофауны зон выклинивания подпора отдельных водохранилищ камского каскада отличались также следующими пулами видов. На Соликамском участке это амфибиотические насекомые, о чем свидетельствуют доли *EPT* и хирономид в общем видовом богатстве, на

Таблица 2. Таксономический состав бентофауны речных участков камских водохранилищ

| Таксон | Участок | | |
|--|-------------|----------|--------------|
| | Соликамский | Пермский | Нефтекамский |
| Класс Oligochaeta | | | |
| <i>Aulodrilus limnobius</i> Bretsches, 1899 | — | + | — |
| <i>A. pluriseta</i> (Piguet, 1906) | — | + | — |
| <i>Enchytraeus albidus</i> Henle, 1837 | — | + | — |
| <i>Limnodrilus claparedianus</i> Ratzel, 1869 | + | — | — |
| <i>L. hoffmeisteri</i> Claparede, 1862 | + | * | + |
| <i>L. profundicola</i> (Verrill, 1871) | + | — | — |
| <i>L. udekemianus</i> Claparede, 1862 | + | — | — |
| <i>Lumbriculus variegatus</i> (Müller, 1774) | + | + | + |
| <i>Nais communis</i> Piguet, 1906 | — | + | + |
| <i>N. elinguis</i> Muller, 1774 | + | — | — |
| <i>N. pseudobtusa</i> Piguet, 1906 | + | + | — |
| <i>N. variabilis</i> Piguet, 1906 | + | — | — |
| <i>Ophidonais serpentina</i> (Muller, 1774) | + | — | — |
| <i>Piguetiella blanci</i> (Piguet, 1906) | + | + | — |
| <i>Potamothrix hammoniensis</i> (Michaelson, 1901) | + | * | — |
| <i>P. moldaviensis</i> Vejdovsky, Mrazek, 1903 | + | + | — |
| <i>Pristina aequisetata</i> Bourne, 1891 | — | + | — |
| <i>P. bilobata</i> (Bretscher, 1903) | — | * | — |
| <i>P. rosea</i> (Piguet, 1906) | — | + | — |
| <i>Propappus volki</i> Michaelson, 1916 | — | * | — |
| <i>Psammoryctides albicola</i> (Michaelson, 1901) | — | + | — |
| <i>P. barbatus</i> (Grube, 1861) | — | * | — |
| <i>Slavina appendiculata</i> (Udekem, 1855) | + | + | — |
| <i>Specaria josinae</i> (Vejdovsky, 1884) | + | * | — |
| <i>Spirosperma ferox</i> Eisen, 1879 | + | * | — |
| <i>Stylaria lacustris</i> (L., 1767) | + | — | — |
| <i>Stylodrilus heringianus</i> Claparede, 1862 | + | — | — |
| <i>Tubifex newaensis</i> (Michaelson, 1903) | + | + | + |
| <i>T. smirnowi</i> Lastockin, 1927 | — | + | — |
| <i>T. tubifex</i> (Müller, 1774) | + | * | — |
| <i>Uncinais uncinata</i> (Orsted, 1842) | + | + | + |
| Класс Hirudinea | | | |
| <i>Alboglossiphonia heteroclita</i> (L., 1761) | — | + | — |
| <i>Archaeobdella esmonti</i> Grimm, 1876 | — | — | + |
| <i>Cystobranchnus fasciatus</i> (Kollar, 1842) | + | — | — |
| <i>Helobdella stagnalis</i> (L., 1758) | — | + | + |
| <i>Piscicola geometra</i> (L., 1758) | — | — | + |
| Класс Polychaeta | | | |
| <i>Hypania invalida</i> (Grube, 1860) | — | — | + |
| Класс Bivalvia | | | |
| <i>Anodonta anatina</i> (L., 1758) | + | — | — |
| <i>Dreissena polymorpha</i> (Pallas, 1771) | + | + | + |
| <i>Euglesa casertana</i> (Poli, 1791) | + | * | + |
| <i>E. henslowana</i> (Sheppard, 1825) | * | + | — |

Продолжение таблицы 2.

| Таксон | Участок | | |
|---|-------------|----------|--------------|
| | Соликамский | Пермский | Нефтекамский |
| <i>E. supina</i> (A. Schmidt, 1850) | + | + | — |
| <i>Odhnneripisidium moitessierianum</i> (Paladilhe, 1866) | + | + | + |
| <i>O. tenuilineatum</i> (Stelfox, 1918) | + | + | + |
| <i>Pisidium amnicum</i> (O.F. Muller, 1774) | + | + | + |
| <i>Pseudanodonta complanata</i> (Rossmassler, 1835) | — | + | — |
| <i>Sphaerium corneum</i> (L., 1758) | + | — | + |
| <i>S. nitidum</i> Clessin, 1876 | + | — | — |
| <i>S. nucleus</i> (Studer, 1820) | + | + | — |
| <i>S. rivicola</i> (Lamarck, 1818) | — | — | + |
| <i>S. solidum</i> (Normand, 1844) | + | — | — |
| <i>Unio crassus</i> Philipsson, 1788 | — | + | — |
| <i>U. pictorum</i> (L., 1758) | + | + | + |
| <i>U. tumidus</i> Philipsson, 1788 | — | + | + |
| Класс Gastropoda | | | |
| <i>Ampullaceana balthica</i> (L., 1758) | — | — | + |
| <i>Bithynia leachii</i> (Sheppard, 1823) | + | — | — |
| <i>B. tentaculata</i> (L., 1758) | + | — | + |
| <i>Lithoglyphus naticoides</i> (C. Pfeiffer, 1828) | — | — | * |
| <i>Valvata ambigua</i> Westerlund, 1873 | + | — | + |
| <i>V. cristata</i> O.F. Muller, 1774 | + | — | — |
| <i>V. depressa</i> (C. Pfeiffer, 1821) | — | * | — |
| <i>Viviparus contectus</i> (Millet, 1813) | — | — | + |
| <i>V. viviparus</i> (L., 1758) | + | + | * |
| Класс Crustacea | | | |
| <i>Chelicorophium curvispinum</i> Sars, 1895 | — | + | + |
| <i>Dikergammarus haemobaphes</i> (Eichwald, 1841) | — | — | * |
| <i>Gammarus lacustris</i> Sars, 1863 | — | — | + |
| <i>Obesogammarus platycheir</i> (Sars, 1896) | — | — | + |
| <i>Paramysis intermedia</i> Czerniavsky, 1882 | — | — | + |
| Класс Insecta | | | |
| Отряд Ephemeroptera | | | |
| <i>Caenis horaria</i> (L., 1758) | + | + | — |
| <i>C. lactea</i> (Burmeister, 1839) | + | — | — |
| <i>C. macrura</i> Stephens, 1835 | + | — | — |
| <i>C. robusta</i> Eaton, 1884 | + | — | — |
| <i>Ephemerella lineata</i> Eaton, 1870 | + | — | + |
| <i>Heptagenia sulphurea</i> (Muller, 1776) | + | — | — |
| <i>Kageronia fuscogrisea</i> (Retzius, 1783) | + | — | — |
| Отряд Odonata | | | |
| <i>Somatochlora flavomaculata</i> (Vander Linden, 1825) | + | — | — |
| <i>Gomphus vulgatissimus</i> (L., 1758) | + | — | — |
| <i>Leucorrhinia pectoralis</i> Charpentier, 1825 | + | — | — |
| Отряд Plecoptera | | | |
| <i>Xanthoperla apicalis</i> (Newman, 1836) | + | — | — |
| Отряд Hemiptera | | | |
| <i>Micronecta</i> sp. | + | — | + |

Продолжение таблицы 2.

| Таксон | Участок | | |
|---|-------------|----------|--------------|
| | Соликамский | Пермский | Нефтекамский |
| Отряд Trichoptera | | | |
| <i>Agraylea multipunctata</i> Curtis, 1834 | + | — | — |
| <i>Athripsodes cinereus</i> (Curtis, 1834) | + | — | — |
| <i>Brachycentrus subnubilus</i> Curtis, 1834 | + | — | — |
| <i>Hydropsyche bulgaromanorum</i> Malicky, 1977 | + | — | — |
| <i>H. contubernalis</i> McLachlan, 1865 | + | — | + |
| <i>Molannodes tinctus</i> (Zetterstedt, 1840) | + | — | — |
| <i>Neureclipsis bimaculata</i> (L., 1758) | + | — | + |
| <i>Oecetis notata</i> (Rambur, 1842) | + | — | — |
| <i>Oe. ochracea</i> (Curtis, 1825) | + | — | — |
| <i>Phryganea grandis</i> L., 1758 | + | — | — |
| Отряд Coleoptera | | | |
| <i>Spercheus emarginatus</i> (Schaller, 1783) | + | — | — |
| Отряд Diptera | | | |
| Семейство Ceratopogonidae | * | + | + |
| Семейство Chaoboridae | | | |
| <i>Chaoborus flavicans</i> (Meigen, 1830) | + | — | — |
| Семейство Muscidae | | | |
| <i>Limnophora riparia</i> (Fallen, 1824) | + | — | — |
| Семейство Tipulidae | | | |
| <i>Tipula vittata</i> Meigen, 1804 | + | — | — |
| Семейство Chironomidae | | | |
| <i>Ablabesmyia longistyla</i> Fittkau, 1962 | + | — | + |
| <i>A. monilis</i> (L., 1758) | + | — | — |
| <i>Benthalia carbonaria</i> (Meigen, 1804) | + | + | — |
| <i>Chironomus acutiventris</i> Wuelker, Ryser, Scholl, 1983 | + | + | + |
| <i>Ch. anthracinus</i> Zetterstedt, 1860 | + | + | — |
| <i>Ch. melanotus</i> Keyl, 1961 | + | — | — |
| <i>Ch. muratensis</i> Ryser, Scholl, Wuelker, 1983 | — | — | + |
| <i>Ch. nudiventris</i> Ryser, Scholl, Wuelker, 1983 | * | + | — |
| <i>Ch. riparius</i> Meigen, 1804 | + | — | — |
| <i>Ch. salinarius</i> Kieffer, 1915 | — | + | — |
| <i>Cladopelma viridulum</i> (L., 1767) | — | + | — |
| <i>Cladotanytarsus atridorsum</i> Kieffer, 1924 | + | — | — |
| <i>C. mancus</i> (Walker, 1856) | + | + | + |
| <i>C. vanderwulpi</i> (Edwards, 1929) | + | — | — |
| <i>Cricotopus bicinctus</i> (Meigen, 1818) | + | — | + |
| <i>C. sylvestris</i> (Fabricius, 1794) | + | — | — |
| <i>C. triannulatus</i> (Macquart, 1826) | — | — | + |
| <i>Cryptochironomus defectus</i> (Kieffer, 1913) | — | — | + |
| <i>C. rostratus</i> Kieffer, 1921 | — | * | — |
| <i>C. ussouriensis</i> Goetghebeur, 1933 | — | + | — |
| <i>Cryptochironomus</i> gr. <i>defectus</i> | * | — | + |
| <i>Demicryptochironomus vulneratus</i> (Zetterstedt, 1838) | * | + | — |
| <i>Dicrotendipes fusconotatus</i> (Kieffer, 1922) | — | + | — |

Окончание таблицы 2.

| Таксон | Участок | | |
|--|-------------|----------|--------------|
| | Соликамский | Пермский | Нефтекамский |
| <i>D. nervosus</i> (Staeger, 1839) | + | + | + |
| <i>D. pulsus</i> (Walker, 1856) | + | — | — |
| <i>Endochironomus albipennis</i> (Meigen, 1830) | + | — | + |
| <i>Glyptotendipes cauliginellus</i> (Kieffer, 1913) | + | — | — |
| <i>G. glaucus</i> (Meigen, 1818) | + | — | — |
| <i>G. paripes</i> (Edwards, 1929) | + | — | — |
| <i>Harnischia curtilamellata</i> (Malloch, 1915) | + | + | + |
| <i>H. fuscimanus</i> Kieffer, 1921 | — | + | — |
| <i>Lipiniella araenicola</i> Shilova, 1961 | + | — | — |
| <i>L. moderata</i> Kalugina, 1970 | + | — | + |
| <i>Microchironomus tener</i> (Kieffer, 1918) | — | * | — |
| <i>Microtendipes pedellus</i> (De Geer, 1776) | + | — | + |
| <i>Monodiamesa bathyphila</i> (Kieffer, 1918) | + | + | — |
| <i>Orthocladius oblidens</i> (Walker, 1856) | — | + | — |
| <i>Parachironomus gracilior</i> (Kieffer, 1918) | — | + | — |
| <i>Paracladopelma camptolabis</i> (Kieffer, 1913) | + | — | — |
| <i>Parakiefferiella bathophila</i> (Kieffer, 1912) | — | * | — |
| <i>Paralauterborniella nigrohalteralis</i> (Malloch, 1915) | + | + | + |
| <i>Paratanytarsus austriacus</i> (Kieffer, 1924) | — | * | — |
| <i>Phaenopsectra flavipes</i> (Meigen, 1818) | + | — | — |
| <i>Polypedilum bicrenatum</i> Kieffer, 1921 | + | + | + |
| <i>P. nubeculosum</i> (Meigen, 1804) | + | + | + |
| <i>P. scalaenum</i> (Schränk, 1803) | + | + | + |
| <i>Potthastia longimanus</i> Kieffer, 1922 | + | + | + |
| <i>Procladius culiciformis</i> (L., 1767) | + | + | — |
| <i>Psectrocladius fabricius</i> Zelentsov, 1980 | + | — | — |
| <i>Pseudochironomus prasinatus</i> (Staeger, 1839) | + | — | — |
| <i>Robackia demeijerei</i> (Kruseman, 1933) | + | — | — |
| <i>Stempellinella edwardsi</i> Spies, Saether, 2004 | + | — | — |
| <i>Stictochironomus pictulus</i> (Meigen, 1830) | + | — | — |
| <i>S. sticticus</i> (Fabricius, 1781) | + | — | — |
| <i>Tanytarsus lestagei</i> Goetghebuer, 1922 | + | — | — |
| <i>T. verralli</i> Goetghebuer, 1928 | + | — | — |
| <i>Telmatopelopia nemorum</i> (Goetghebuer, 1921) | + | — | — |
| <i>Thienemannimyia</i> gr. <i>lentiginosa</i> | + | — | + |
| <i>Trissopelopia longimanus</i> (Staeger, 1839) | — | * | — |
| <i>Tvetenia bavarica</i> (Goetghebuer, 1934) | + | — | — |

Примечание. “+” — вид присутствует, “—” вид отсутствует, “*” — вид присутствует и статистически значимо ($p < 0.05$) отличен.

Пермском — комплекс видов олигохет и хирономид, значимо ассоциированный с ним и не встречающийся на других речных участках, на Нефтекамском — виды из разных таксономических групп, преимущественно понто-каспийского комплекса (*Hypania invalida*, *Archaeobdella esmonti*, *Lithoglyphus naticoides*, мизиды и амфиподы) (табл. 2 и 3).

Ключевыми трендами изменений донных сообществ речных участков камских водохранилищ вниз по каскаду следует считать обеднение бентофауны на видовом и родовом уровнях, снижение доли *EPT*, абсолютного и относительного видового богатства хирономид и доли тагитарзин в их числе, увеличение относительного

Таблица 3. Структурные показатели донных сообществ речных участков камских водохранилищ

| Параметр | Соликамский | Пермский | Нефтекамский |
|--|---------------|---------------|-----------------|
| Основные показатели | | | |
| Численность, экз./м ² * | 1757 ± 1816 | 3824 ± 2555 | 4458 ± 4277 |
| Биомасса, г/м ² * | 22.20 ± 55.48 | 32.49 ± 58.05 | 302.61 ± 512.74 |
| Биомасса без крупных моллюсков, г/м ² | 5.56 | 7.21 | 50.95 |
| Показатели таксономического разнообразия | | | |
| Количество видов | 111 | 69 | 53 |
| Количество родов | 73 | 47 | 42 |
| Количество семейств | 30 | 15 | 23 |
| Доля видов Oligochaeta, % | 18.0 | 33.3 | 9.4 |
| Доля видов Mollusca, % | 16.2 | 20.3 | 28.3 |
| Доля EPT, % | 16.2 | 1.4 | 5.7 |
| Доля видов Chironomidae, % | 40.5 | 39.1 | 35.8 |
| Отношение Tanytarsini/Chironomidae, % | 13.3 | 7.4 | 5.3 |
| Отношение DPO/Chironomidae, % | 13.3 | 14.8 | 15.8 |
| Средний индекс отличительности* | 83.01 ± 23.10 | 84.38 ± 25.30 | 89.10 ± 21.65 |
| Вариабельность индекса отличительности | 533.8 | 640.1 | 468.8 |
| Показатели видового разнообразия | | | |
| Индекс Шеннона: | | | |
| по численности, бит/экз.** | 4.76 ± 0.03 | 3.65 ± 0.01 | 2.77 ± 0.01 |
| по биомассе, бит/г** | 2.59 ± 0.15 | 2.91 ± 0.29 | 2.42 ± 0.08 |
| Максимальный индекс Шеннона | 6.79 | 6.11 | 5.73 |
| Индекс Пиелу: | | | |
| по численности | 0.70 | 0.60 | 0.48 |
| по биомассе | 0.38 | 0.48 | 0.42 |
| Индекс вероятности межвидовых встреч: | | | |
| по численности | 0.92 | 0.84 | 0.65 |
| по биомассе | 0.64 | 0.81 | 0.71 |
| индекс разности выравненностей | −0.32 | −0.12 | −0.06 |
| Показатели трофического разнообразия | | | |
| Количество гильдий | 14 | 9 | 14 |
| Индекс Шеннона: | | | |
| по численности, бит/ экз.** | 2.35 ± 0.02 | 1.94 ± 0.01 | 1.87 ± 0.01 |
| по биомассе, бит/г** | 1.57 ± 0.28 | 1.17 ± 0.20 | 1.22 ± 0.05 |
| Максимальный индекс Шеннона | 3.81 | 3.32 | 3.81 |
| Индекс Пиелу: | | | |
| по численности | 0.62 | 0.58 | 0.49 |
| по биомассе | 0.41 | 0.35 | 0.32 |
| Индекс разности выравненностей | −0.20 | −0.23 | −0.17 |
| Средний индекс отличительности * | 97.1 ± 10.4 | 96.8 ± 11.0 | 97.1 ± 10.3 |
| Вариабельность индекса отличительности | 108.7 | 121.2 | 105.4 |

Примечание. * — среднее ± стандартное отклонение; ** — оценка и ее стандартная ошибка.

видового богатства моллюсков и ракообразных. В количественном отношении основным трендом изменений было увеличение абсолютных и относительных величин биомассы олигохет, ракообразных, брюхоногих и крупных двустворчатых

моллюсков при снижении этих показателей у хирономид (табл. 3, рис. 2).

Структура донных сообществ. Доминантные комплексы на речных участках камских водохранилищ слагали пять широко распространенных

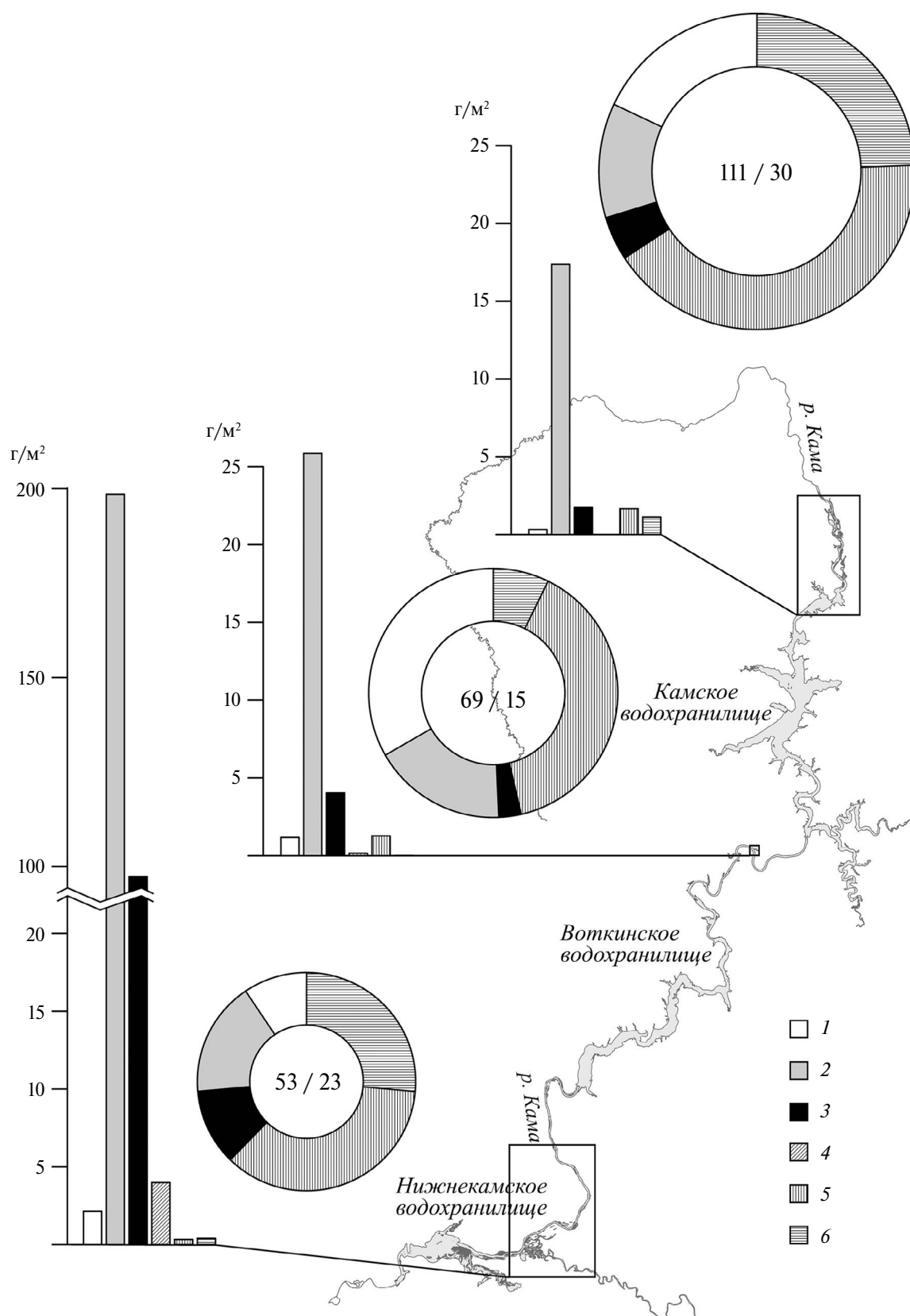


Рис. 2. Видовое богатство, количество семейств и биомасса основных групп зообентоса речных участков камских водохранилищ: 1 — олигохеты, 2 — двустворчатые моллюски, 3 — брюхоногие моллюски, 4 — ракообразные, 5 — хирономиды, 6 — прочие (полихеты, пиявки, поденки, стрекозы, веснянки, клопы, ручейники, жуки, мокрецы, хабориды, долгоножки, настоящие мухи).

видов. На Соликамском участке – хирономида *Polypedilum nubeculosum* и двустворчатый моллюск *Unio pictorum*, на Пермском – олигохета *Limnodrilus hoffmeisteri* и хирономида *Polypedilum nubeculosum*, на Нефтекамском – бокоплав *Chelicorophium curvispinum* и брюхоногий моллюск *Lithoglyphus naticoides*. Согласно статистике Данна, средние численность и биомасса зообентонтов последовательно, но не существенно, возрастали от Соликамского участка к Пермскому (численность: $Z = 2.53$, $p = 0.03$; биомасса: $Z = 0.51$, $p = 0.61$) и далее – к Нефтекамскому (численность: $Z = 0.49$, $p = 0.62$; биомасса: $Z = -1.49$, $p = 0.27$). Различия между Соликамским и Нефтекамским участками находились на границе уровня значимости (численность: $Z = -2.15$, $p = 0.06$; биомасса: $Z = -2.34$, $p = 0.06$). Изменение этих параметров без учета крупных “некормовых” моллюсков семейств Unionidae и Viviparidae имело такую же направленность. Основной группой в формировании биомассы донных сообществ всех трех изученных участков выступали двустворчатые моллюски, в численном отношении ключевую роль играли разные группы – хирономиды (Соликамский), олигохеты и хирономиды (Пермский) и ракообразные (Нефтекамский). Параметры оценки разнообразия, основанные на учете численности зообентонтов вниз по каскаду, закономерно снижались. Для параметров, основанных на учете биомассы, зарегистрированы незакономерные изменения, а именно их увеличение на Пермском участке (рис. 2, табл. 3).

Сравнение бентофаун речных участков камских водохранилищ с учетом количественной представленности отдельных видов показало значимые различия (ANOSIM: $R = 0.352$, $p = 0.001$; Permanova: $F\text{-exp} = 5.94$, $p = 0.001$) (рис. 3). Сложность таксономической структуры последовательно, но незначимо, увеличивалась вниз по течению. Оценка уровня экологического благополучия донных сообществ при помощи индекса разности выравнинностей показала увеличение уровня стресса вниз по каскаду (табл. 3).

Трофическая структура. Донные животные исследованных участков водоемов объединены в 16 гильдий, соотношение численности и биомассы их представителей очень различно. Вниз по каскаду снижались доли сестоно-фитодетритофагов фильтраторов + собирателей (мелких двустворчатых моллюсков, хирономид *Chironomus* и *Tanytarsini*), всеядных собирателей + хватателей (преимущественно видов Trichoptera и Chironomidae) и значительно увеличивались доли сестоно-фитодетритофагов фильтраторов (Bivalvia: Unionidae, *Dreissena polymorpha*) и не-селективных фитодетритофагов-соскребателей (Gastropoda: Valvatidae, Viviparidae, Bithyniidae, Lithoglyphidae). Отмечены также изменения в составе наиболее богатой в видовом отношении

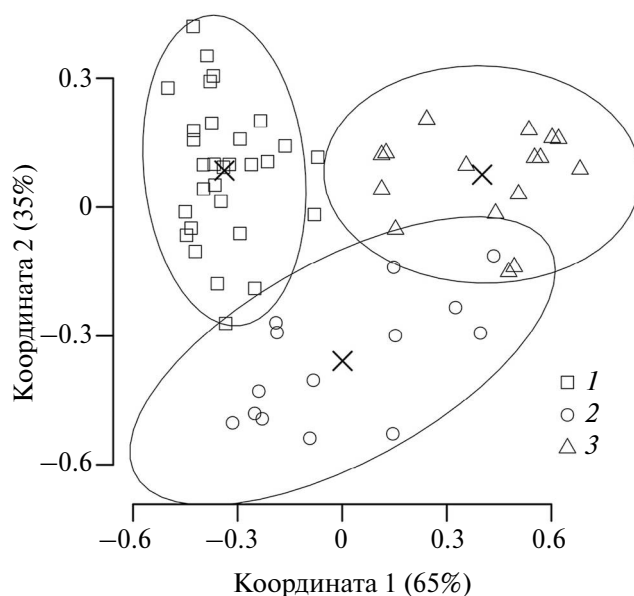


Рис. 3. Диаграмма фаунистического сходства речных участков камских водохранилищ, метод главных компонент. Эллипс покрывает 90% данных в группе. 1 – Соликамский, 2 – Пермский, 3 – Нефтекамский участки.

гильдии сестоно-фитодетритофагов фильтраторов + собирателей: от Соликамского к Нефтекамскому участку происходило уменьшение относительной значимости двустворчатых моллюсков Sphaeriidae и увеличение таковой бокоплава *Chelicorophium curvispinum*, что привело к снижению доли гильдии в биомассе сообществ и к увеличению в численности (рис. 2 и 4).

В целом зарегистрированы разнонаправленные тренды изменения трофической структуры вниз по каскаду водохранилищ. Так, наибольшее количество гильдий и их выравнинность наблюдались на Соликамском участке; на нижележащих участках эти параметры снижались. При этом показатель сложности иерархии трофической структуры и его вариабельность почти не различались, индекс разности выравнинностей, рассчитанный по трофической структуре, оставался стабильным вниз по каскаду (табл. 3, рис. 4).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Большинство видов донных беспозвоночных, населяющих речные участки камских водохранилищ, – представители потамона (Hynes, 1970; Moog, Hartmann, 2017), в том числе обычные для р. Камы до ее зарегулирования (Бенинг, 1928). Относительно велика группа видов, проявляющих эврибионтность в отношении продольного деления водотоков или населяющих переходные участки от ритрали к потамали. Присутствуют также отдельные элементы ритрона – олигохета *Stylodrilus heringianus*, хирономиды *Trissopelopia longimanus*,

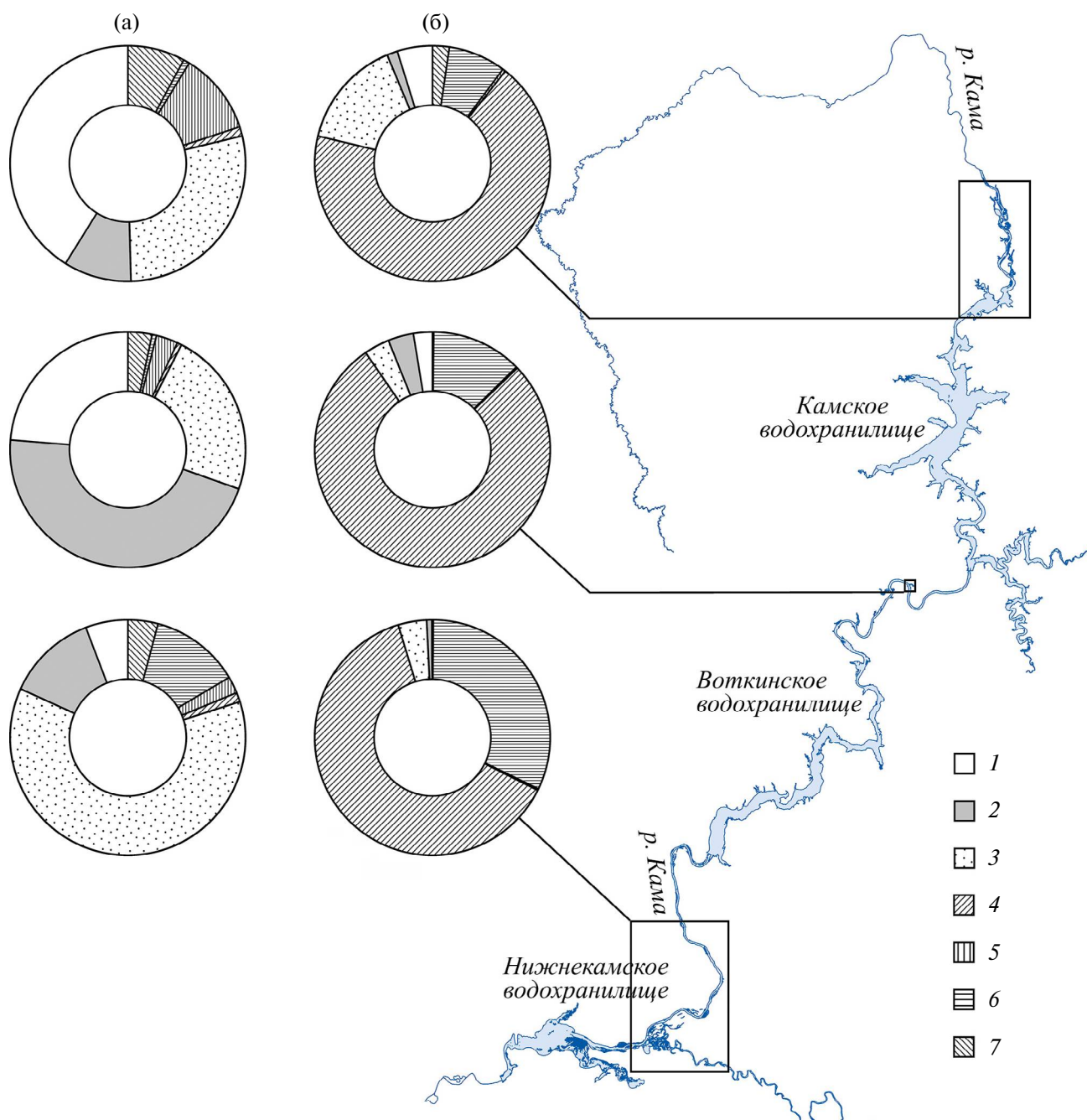


Рис. 4. Трофическая структура макрозообентоса по численности (а) и биомассе (б). Гильдии: 1 – всеядные собиратели + хвататели; 2 – детритофаги-глотатели; 3 – сестоно-фитодетритофаги-фильтраторы + собиратели; 4 – сестоно-фитодетритофаги-фильтраторы; 5 – фитодетритофаги-собиратели; 6 – фитодетритофаги-соскребатели; 7 – прочие (всеядные соскребатели, всеядные фильтраторы, альгофаги, детритофаги-собиратели, фитодетритофаги-соскребатели + собиратели, фитофаги-фильтраторы, гемофаги пойкилотермных, хищники-хвататели, хищники-высасыватели, сапрозоофаги).

Tvetenia bavarica. Не были отмечены высоко оксифильные псаммореофильные виды, получавшие распространение в реках Каме, Волге, Оке до начала гидростроительства (Behning, 1924; Бенинг, 1928; Громов, 1947). Таким образом, на речных участках камских водохранилищ сформировался ограниченный состав донных беспозвоночных, типичный для нижних участков рек, потерявший

часть уникальной фауны, но получивший ряд видов-вселенцев.

Несмотря на относительно высокое видовое богатство бентофауны речных участков среднекамских водохранилищ (Камское и Воткинское), в анализируемом материале не зарегистрированы мизиды, амфиподы (*Dikerogammarus haemobaphes*, *Pontogammarus sarsi* (Sowinsky, 1898),

Chelicorophium curvispinum), моллюски *Lithoglyphus naticoides* и *Dreissena bugensis* (Andrusov, 1897), которые присутствуют в бентосе этих водоемов, встречаясь единично или получая массовое развитие на отдельных биотопах (Истомина, 2017). В речном районе Нижнекамского водохранилища нами отмечен вид амфипод *Obesogammarus platycheir*, встречающийся в низовьях р. Волги до ее зарегулирования на песчаных и глинистых грунтах (Sars, 1896; Behning, 1924). В настоящее время вид встречается в Куйбышевском и Волгоградском водохранилищах, в последнем получает массовое развитие на открытых песчаных мелководьях (Курина, Селезнев, 2019). Для камской ветви каскада вид указывается впервые. В то же время многие другие виды-вселенцы из ракообразных, известные для Нижнекамского водохранилища (Мельникова, Ахметзянова, 2018; Поздеев, Митрофанова, 2018), не были нами обнаружены в его речном районе.

Анализ литературных данных показал, что комплекс описанных изменений таксономической структуры донных сообществ достаточно специфичен. Так, общее видовое богатство бентофауны в нижнем бьефе плотин относительно верхних участков водохранилищ может как повышаться, так и понижаться, но чаще происходит увеличение количества видов, что объясняют низким, но гарантированным уровнем воды ниже плотины (Benítez-Mora, Camargo, 2014; Ladrera et al., 2015; Krajenbrink et al., 2019). Поэтому обеднение бентофауны речных участков вниз по камскому каскаду на уровне видов, родов и отчасти семейств, при увеличении таксономической отличительности, скорее нетипично. В качестве возможных объяснений ограничения видового богатства можно рассматривать гидрологическую составляющую — снижение биотопического разнообразия в зоне переменного подпора, и крайне низкую боковую приточность исследованных участков, которая может быть потенциальным источником разнообразия (Townsend et al., 1997; Rice et al., 2001; Milner et al., 2019). Увеличение таксономической отличительности связано с приближением вниз по каскаду к водоемам-донорам комплекса разнородных по происхождению видов-вселенцев, список которых в Куйбышевском водохранилище насчитывает ~40 видов (Зинченко и др., 2008; Яковлева, Яковлев, 2014; Курина, Селезнев, 2019). Особенность бентофауны, общей для рек в нижнем бьефе, и отмеченной в камском каскаде, — снижение видового богатства *EPT* и его доли (Ladrera et al., 2015; Vilenica et al., 2016; Krajenbrink et al., 2019), при этом обилие отдельных групп может как снижаться, так и повышаться (чаще за счет ручейников *Hydropsychidae*) (Boon, 1988; Hauer, Stanford, 1991; Cortes et al., 1998). В случае камского каскада, протяженностью ~500 км по прямой и ориентированного в меридиональном

направлении, возможным объяснением снижения значимости видов *EPT*-комплекса выступает увеличение вниз по течению (с севера на юг) среднемесячных температур воздуха.

Поиск “индикаторных” видов, отличающихся высоким уровнем развития на всех речных участках водохранилищ камского каскада, не дал результата. Виды, значимо объединяющие, согласно анализу паттернов, донные сообщества смежных водохранилищ (*Polypedilum nubeculosum*, *Procladius culiciformis*, *Chelicorophium curvispinum*, *Unio tumidus*) являются эврибионтными с широкими пищевыми спектрами, а большинство и с разными способами добычи (всеядные собиратели + хвататели, сестоно-фитодетритофаги фильтраторы + собиратели, сестоно-фитодетритофаги фильтраторы).

Увеличение обилия донных животных в целом на речных участках в нижних бьефах плотин отмечается повсеместно (Armitage, 1976; Miyake, Akiyama, 2012; Benítez-Mora, Camargo, 2014). Однако и это не универсальный показатель: случаи снижения биомассы зообентоса ниже плотин также встречаются, что часто связано с наличием загрязнения (Han et al., 2012; Kuiper et al., 2014). В случае увеличения количественных показателей развития донных сообществ, это, как правило, происходит за счет фильтраторов и соскребателей (Armitage, 1987; Valentin et al., 1995; Nelson, Miller, 2023), как и в водохранилищах камского каскада. На наш взгляд, это связано, с одной стороны, с увеличением проточности речных участков, с другой — со снижением амплитуды колебания уровня. Так, большое количество доступной органики, аккумулированной в вышележащих водохранилищах, создает вниз по каскаду все более благоприятные условия для пассивных фильтраторов, а возрастающие стабильность уровня и прозрачность воды — для соскребателей, приуроченных к мелководьям.

Фауна хирономид как основа видового богатства донных сообществ значительно трансформируется от Соликамского участка к Нефтекамскому. Только один паттерн изменений совпадает с примерами других водохранилищ — снижение доли танитарзин и увеличение хирономин в видовом отношении. Характер динамики прочих параметров — доли *DPO*, общего количества видов, численности и биомассы хирономид — могут быть разнонаправленными (Armitage, 1976; Grzybkowska et al., 2012, 2020). Учитывая высокую устойчивость личинок хирономид к высушиванию, а также отсутствие у них поведенческих адаптаций к пересыханию грунта (Tokeshi, 1995; Poznańska et al., 2017), можно предполагать, что ключевым фактором в их распределении на участках, регулируемых колебаний уровня, выступает доступность кормовых ресурсов, а не характер регулирования.

Индекс разности выравненностей, рассчитанный по видовому разнообразию, возрастал от Соликамского участка к Нефтекамскому, приближаясь к нулю, что можно интерпретировать как увеличение сбалансированности между видами с разной жизненной стратегией. Это подтверждает положение об увеличении единообразия гидрологических и гидрохимических условий обитания вниз по каскаду (Martínez et al., 2013; Okuku et al., 2018; Zhao et al., 2024). Вариант индекса, рассчитанный по трофической структуре, оставался достаточно постоянным в камских водохранилищах, что свидетельствует о стабильности трофического разнообразия, несмотря на различия трофической структуры донных сообществ.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Донные сообщества речных участков каскада камских водохранилищ значительно отличались друг от друга. Наибольшая степень отличий показана при сравнении бентофаун с учетом количественной представленности отдельных видов, наименьшая — при сравнении общих количественных показателей макрозообентоса. Основные таксономические паттерны изменений структуры сообществ речных участков вниз по каскаду водохранилищ выражены в снижении богатства фауны на уровне видов и родов, видового богатства *EPT*, хирономид, и доли танитарзин в их числе, увеличении доли видов моллюсков. Показатели видового и трофического разнообразия сообществ донных беспозвоночных, оцененные по их численности, снижались вниз по течению. Увеличение обилия зообентоса вниз по каскаду происходило за счет фитодетритофагов — двустворчатых и брюхоногих моллюсков, в меньшей степени — за счет олигохет и ракообразных.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы признательны С.П. Огородову, В.С. Котельниковой (Пермский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии, М.А. Бакланову (Пермский государственный национальный исследовательский университет) и сотрудникам Татарского филиала Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии за помощь в сборе материала.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Сбор материала частично профинансирован Пермским и Татарским филиалами ФГБНУ Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алексеевнина М.С., Истомина А.М. 2008. Макробеспозвоночные — каспийские вселенцы в камских

водохранилищах и реках бассейна р. Камы // Биология внутр. вод. № 3. С. 61.

Алексеевнина М.С., Преснова Е.В. 2017. Изменение структуры бентоценозов Воткинского водохранилища за время его существования (1964–2014 гг.) // Вестн. Пермск. ун-та. Биология. № 3. С. 328.

Баканов А.И. 1997. Использование характеристик разнообразия зообентоса для мониторинга состояния пресноводных экосистем // Мониторинг биоразнообразия. М.: Ин-т проблем эволюции и экологии РАН. С. 278.

Безматерных В.В., Поздеев И.В., Огородов С.П. и др. 2023. Специализированное программное обеспечение сопровождения экологических исследований гидробионтов // Антропогенное влияние на водные организмы и экосистемы: Сб. матер. VIII Всерос. конф. по водной экотоксикологии, посвященной 85-летию со дня рождения Б.А. Флерова. Борок: Ин-т биологии внутр. вод РАН. С. 218.

Бенинг А.Л. 1928. Материалы по гидрофауне реки Камы: Материалы по гидрофауне придаточных систем р. Волги. Саратов.

Громов В.В. 1947. Характеристика донной фауны участка Камы от с. Галево до устья р. Белой // Изв. ест.-н. ин-та при Молотовском гос. ун-те им. М. Горького. Т. 12. № 5. С. 177.

Даценко Ю.С., Пуклаков В.В. 2020. Имитационное моделирование гидроэкологического режима Нижнекамского водохранилища // Водн. ресурсы. Т. 47. № 5. С. 515.
<https://doi.org/10.31857/S0321059620050065>

Двинских С.А., Китаев А.Б. 2008. Гидрология камских водохранилищ. Пермь: Пермск. гос. ун-т.

Денисенко С.Г., Барбацкова М.А., Скворцов В.В. и др. 2013. Результаты оценки экологического благополучия сообществ зообентоса по индексу “разности выравненностей” (D_E) // Биология внутр. вод. Т. 2013. № 1. С. 465.
<https://doi.org/10.7868/S0320965212040079>

Зинченко Т.Д., Головатюк Л.В., Загорская Е.П. и др. 2008. Распределение инвазионных видов в составе донных сообществ Куйбышевского водохранилища: анализ многолетних исследований // Изв. Самар. науч. центра РАН. Т. 10. № 2. С. 547.

Истомина А.М. 2017. Современное состояние макрозообентоса Камского и Воткинского водохранилищ // Вестн. Пермск. ун-та. Биология. № 3. С. 279.

Комарова Т.И. 1991. Мизиды. Киев: Наук. думка.

Курина Е.М., Селезнев Д.Г. 2019. Анализ закономерностей организации комплексов видов макрозообентоса понто-каспийского и понто-азовского происхождения в водохранилищах Средней и Нижней Волги // Экология. Т. 2018. № 1. С. 62.
<https://doi.org/10.1134/S0367059719010050>

Мельникова А.В., Ахметзянова Н.Ш. 2018. Сообщество донных беспозвоночных Нижнекамского водохранилища по данным исследований 2017 года // Современное состояние Нижнекамского водохранилища. Казань: ФГБНУ “ГосНИОРХ”. С. 51.

Мордухай-Болтовской Ф.М., Дзюбан Н.А. 1966. Формирование фауны беспозвоночных крупных

- водохранилищ // Экология водных организмов. М.: Наука. С. 98.
- Научно-прикладной справочник: Основные гидрологические характеристики рек бассейна Камы. 2015. Ливны: Мухометов Г.В.
- Определитель насекомых Дальнего Востока России. 2006. Владивосток: Дальнаука.
- Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. 1997. СПб.: Зоол. ин-т РАН.
- Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. 1999. СПб.: Наука.
- Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. 2001. СПб.: Наука.
- Определитель зоопланктона и зообентоса пресных вод Европейской России. 2016. М.; СПб.: Т-во науч. изданий КМК.
- Перова С.Н., Щербина Г.Х. 2018. Зообентос глубоководной зоны водохранилища // Структура и функционирование экосистемы Рыбинского водохранилища в начале XXI века. М.: РАН. С. 242.
- Поздеев И.В., Митрофанова Д.А. 2018. Роль беспозвоночных-вселенцев в донных сообществах Нижнекамского водохранилища // Современное состояние Нижнекамского водохранилища. Казань: ФГБНУ "ГосНИОРХ". С. 63.
- Томилина И.И., Гапеева М.В., Ложкина Р.А. 2018. Изменение качества воды и донных отложений Шекснинского плеса Рыбинского водохранилища по химическим и токсикологическим показателям за период 1961–2017 гг. // Тр. Ин-та биологии внутр. вод им. И.Д. Папанина РАН. Т. 83. № 86. С. 32.
- Чуйко Г.М., Подгорная В.А. 2018. Пространственное распределение органических загрязняющих веществ в экосистеме водохранилища (ретроспективный аналитический обзор) // Структура и функционирование экосистемы Рыбинского водохранилища в начале XXI века. М.: РАН. С. 357.
- Щербина Г.Х. 1993. Годовая динамика макрозообентоса открытого мелководья Волжского плеса Рыбинского водохранилища // Тр. Ин-та биологии внутр. вод им. И.Д. Папанина РАН. Т. 69(72). С. 108.
- Щербина Г.Х., Перова С.Н., Пряничникова Е.Г. 2018. Донные виды-вселенцы // Структура и функционирование экосистемы Рыбинского водохранилища в начале XXI века. М.: РАН. С. 324.
- Яковлева А.В., Яковлев В.А. 2014. Чужеродные бентосные беспозвоночные в верховьях Куйбышевского водохранилища. Казань: Отечество.
- Armitage P.D. 1976. A quantitative study of the invertebrate fauna of the river tees below Cow Green Reservoir // Freshwater Biol. V. 6. P. 229. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.1976.tb01609.x>
- Armitage P.D. 1987. The classification of tailwater sites receiving residual flows from upland reservoirs in Great Britain, using macroinvertebrate data // Reg. Streams. N.Y.: Springer US. P. 131. https://doi.org/10.1007/978-1-4684-5392-8_9
- Behning A. 1924. Einige Ergebnisse qualitativer und quantitativer Untersuchungen der Bodenfauna der Wolga // SIL Proceedings. V. 2. № 1. P. 71. <https://doi.org/10.1080/03680770.1924.11898296>
- Benítez-Mora A., Camargo J.A. 2014. Ecological responses of aquatic macrophytes and benthic macroinvertebrates to dams in the Henares River Basin (Central Spain) // Hydrobiologia. V. 728. № 1. P. 167. <https://doi.org/10.1007/s10750-014-1816-6>
- Boon P.J. 1988. The impact of river regulation on invertebrate communities in the U.K. // Reg. Rivers: Res. Manag. V. 2. № 3. P. 389. <https://doi.org/https://doi.org/10.1002/rrr.3450020314>
- Clarke K.R., Warwick R.M. 2001. A further biodiversity index applicable to species lists: variation in taxonomic distinctness // Mar. Ecol. Prog. Ser. V. 216. P. 265. <https://doi.org/10.3354/meps216265>
- Copilaş-Ciocianu D., Sidorov D. 2022. Taxonomic, ecological and morphological diversity of Ponto-Caspian gammaroidean amphipods: a review // Org. Divers. Evol. V. 22. № 2. P. 285. <https://doi.org/10.1007/s13127-021-00536-6>
- Cortes R.M.V., Ferreira M.T., Oliveira S.V. et al. 1998. Contrasting impact of small dams on the macroinvertebrates of two Iberian Mountain rivers // Hydrobiologia. V. 389. № 1. P. 51. <https://doi.org/10.1023/A:1003599010415>
- Grzybkowska M., Leszczyńska J., Głowacki Ł. et al. 2020. Some aspects of the ecological niche of chironomids associated with submersed aquatic macrophytes in a tailwater // Knowl. Manag. Aquat. Ecosyst. № 421. P. 22. <https://doi.org/10.5324/fn.v31i0.1379>
- Grzybkowska M., Kurzawski M., Dukowska M. 2012. Response of Chironomidae (Diptera) to impoundments in lowland streams // Fauna Norv. V. 31. P. 25. <https://doi.org/10.1051/kmae/2020015>
- Han M., Yu H., Zhou B. et al. 2012. The impact of run-of-stream dams on benthic macroinvertebrate assemblages in urban streams // Acta Ecologica Sinica. V. 32. № 2. P. 380. <https://doi.org/10.5846/stxb201012081751>
- Hauer F.R., Stanford J.A. 1991. Distribution and abundance of Trichoptera in a large regulated river // SIL Proceedings. 1922–2010. V. 24. № 3. P. 1636. <https://doi.org/10.1080/03680770.1989.11899040>
- Hynes H. 1970. The Ecology of Running Water. Toronto: University of Toronto Press.
- Jalon D.G. de, Tánago M.G. del, Casado C. 1992. Ecology of regulated streams in Spain: An overview // Limnetica. V. 8. P. 161.
- Krajenbrink H.J., Acreman M., Dunbar M.J. et al. 2019. Macroinvertebrate community responses to river impoundment at multiple spatial scales // Sci. Tot. Environ. V. 650. P. 2648. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.09.264>
- Kuiper J.J., Janse J.H., Teurlincx S. et al. 2014. The impact of river regulation on the biodiversity intactness of floodplain wetlands // Wetl. Ecol. Manag. V. 22. № 6. P. 647. <https://doi.org/10.1007/s11273-014-9360-8>
- Ladrera R., Rieradevall M., Prat N. 2015. Massive growth of the invasive algae *Didymosphenia geminata* associated with discharges from a Mountain Reservoir alters the taxonomic and functional structure of macroinvertebrate community // River Res. Appl. V. 31. № 2. P. 216. <https://doi.org/10.1002/rra.2731>
- Mandaville S. 2002. Benthic macroinvertebrates in freshwaters — taxa tolerance values, metrics, and protocols.

- Project H-1. Soil & Water Conservation Society of Metro Halifax, Nova Scotia.
- Martínez A., Larrañaga A., Basaguren A. et al. 2013. Stream regulation by small dams affects benthic macroinvertebrate communities: from structural changes to functional implications // *Hydrobiologia*. V. 711. № 1. P. 31. <https://doi.org/10.1007/s10750-013-1459-z>
- Milner V.S., Yarnell S.M., Peek R.A. 2019. The ecological importance of unregulated tributaries to macroinvertebrate diversity and community composition in a regulated river // *Hydrobiologia*. V. 829. № 1. P. 291. <https://doi.org/10.1007/s10750-018-3840-4>
- Miyake Y., Akiyama T. 2012. Impacts of water storage dams on substrate characteristics and stream invertebrate assemblages // *J. Hydro-environment Res.* V. 6. № 2. P. 137. <https://doi.org/10.1016/j.jher.2012.01.006>
- Monakov A.V. 2003. Feeding of Freshwater Invertebrates. Ghent, Belgium: Kenobi Productions.
- Moog O., Hartmann A. 2017. Fauna Aquatica Austriaca. A comprehensive species inventory of austrian aquatic organisms with ecological notes. Wien: Lieferung.
- Nelson D., Miller S.W. 2023. Longitudinal patterns of diversity and secondary production in a large regulated river // *Hydrobiologia*. V. 850. № 7. P. 1601. <https://doi.org/10.1007/s10750-023-05166-x>
- Okuku E., Tole M., Bouillon S. 2018. Role of a cascade of reservoirs in regulating downstream transport of sediment, carbon and nutrients: case study of tropical arid climate Tana River Basin // *Lakes Reserv.* V. 23. № 1. P. 43. <https://doi.org/10.1111/lre.12206>
- Pielou E.C. 1969. An introduction to mathematical ecology. N.Y.: Wiley-Interscience.
- Poznańska M., Werner D., Jabłońska-Barna I. et al. 2017. The survival and behavioural responses of a near-shore chironomid and oligochaete to declining water levels and sandy substratum drying // *Hydrobiologia*. V. 788. № 1. P. 231. <https://doi.org/10.1007/s10750-016-3000-7>
- Rice S.P., Greenwood M.T., Joyce C.B. 2001. Tributaries, sediment sources, and the longitudinal organisation of macroinvertebrate fauna along river systems // *Can. J. Fish and Aquat. Sci.* V. 58. № 4. P. 824. <https://doi.org/10.1139/cjfas-58-4-824>
- Saether O.A., Spies M. 2013. Fauna Europaea: Chironomidae // Fauna Europaea: Diptera, version 2.6. <http://www.faunaeur.org>.
- Sars G.O. 1896. Crustacea Caspia. Contributions to the knowledge of the carcinological fauna of the Caspian Sea. Amphipoda // *Bull. de l'Acad. Imp. des Sc. de St.-Petersburg (Ser. 5)*. V. 4. № 5. P. 421.
- Timm T. 2009. A guide to the freshwater Oligochaeta and Polychaeta of Northern and Central Europe // *Lauterbornia*. V. 66. P. 1.
- Tokeshi M. 1995. Life cycles and population dynamics // *The Chironomidae*. Dordrecht: Springer Netherlands. P. 225. https://doi.org/10.1007/978-94-011-0715-0_10
- Townsend C.R., Scarsbrook M.R., Dolédec S. 1997. The intermediate disturbance hypothesis, refugia, and biodiversity in streams // *Limnol., Oceanogr.* V. 42. № 5. P. 938. <https://doi.org/10.4319/lo.1997.42.5.0938>
- Valentin S., Wasson J.G., Philippe M. 1995. Effects of hydropower peaking on epilithon and invertebrate community trophic structure // *Reg. Rivers: Res. Manag.* V. 10. № 2–4. P. 105. <https://doi.org/10.1002/rrr.3450100207>
- Vilenica M., Previšić A., Ivković M. et al. 2016. Mayfly (Insecta: Ephemeroptera) assemblages of a regulated perennial Mediterranean river system in the Western Balkans // *Biologia (Bratisl.)*. V. 71. № 9. P. 1038. <https://doi.org/10.1515/biolog-2016-0121>
- Vinarski M.V., Kantor Y.I. 2016. Analytical catalogue of fresh and brackish water molluscs of Russia and adjacent countries. Moscow: IPEE RAS.
- Zhao B., Zeng Q., Wang J. et al. 2024. Impact of cascade reservoirs on nutrients transported downstream and regulation method based on hydraulic retention time // *Water Res.* V. 252. P. 121187. <https://doi.org/10.1016/j.watres.2024.121187>

Comparative analysis of Structure in benthic Invertebrates communities of Upper (riverine) parts of reservoirs in Kama river cascade

I. V. Pozdeev^{1,*}, V. V. Bezmaternykh²

¹Saint-Petersburg Research Center of the Russian Academy of Sciences, Saint-Petersburg, Russia

²Perm Branch of Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography (VNIRO), Perm, Russia

*e-mail: pozdeev@spbrc.nw.ru

Comparative analysis of taxonomic and trophic structures of benthic invertebrates' communities had been carried out based on collections from riverine parts of Kama (2012), Votkinsk (2010) and Nizhnekamsk (2015) reservoirs. Species list is given, trends of changes in benthic fauna are shown. They are depauperization on specific and generic levels, decrease in ratio of mayflies, stoneflies and caddisflies, in absolute and relative species richness of chironomids, also in ratio of Tanitarsinae among chironomids, increase in mollusks and crustaceans' species richness. Major trend of changes in quantitative aspect downstream among riverine parts of studied reservoirs is increase of absolute and relative biomass density in filterators and scrapers, which are gastropods and large bivalve mollusks.

Keywords: macrozoobenthos, Kama basin, reservoirs, trophic structure