

# ИНВАЗИИ ДИАТОМОВЫХ ВОДОРОСЛЕЙ В КАМСКОМ И ВОТКИНСКОМ ВОДОХРАНИЛИЩАХ

© 2019 Беляева П.Г.<sup>a, b</sup>

<sup>a</sup> «Институт экологии и генетики микроорганизмов УрО РАН» – филиал ПФИЦ УрО РАН,  
Пермь 614002, Россия.

<sup>b</sup> Пермское отделение ГосНИОРХ, Пермь 614002, Россия.  
e-mail: [belyaeva@psu.ru](mailto:belyaeva@psu.ru)

Поступила в редакцию 13.07.2018, После доработки 14.01.2019, Принята к публикации 27.02.2019

На основании анализа литературных данных и материалов собственных исследований фитопланктона в работе представлено распространение восьми чужеродных видов диатомовых водорослей в Камском и Воткинском водохранилищах. Отмечено, что только *Actinocyclus normanii* (Greg.) Hust. достигал значительного развития. Диаметр створки *A. normanii* варьировал от 16.5 до 48.5 мкм. Рассмотрена динамика численности и биомассы этого вида во временном аспекте (2004–2017 гг.), изучено его распределение по акватории водохранилищ. Отмечено изменение размера *A. normanii* в зависимости от минерализации и температуры воды. Показано отсутствие связей количественного развития этого вида в водохранилищах Средней Камы с изменениями температуры и водностью года, содержанием биогенных элементов, минерализацией воды, долей цианопрокариот (цианобактерий) и общей численностью фитопланктона.

**Ключевые слова:** фитопланктон, солоноватоводный вид, *Actinocyclus normanii*, инвазии, диатомовые водоросли, Камское и Воткинское водохранилища.

## Введение

Проникновение, распространение и натурализация различных водных растений и животных в экосистемы, находящиеся за пределами их естественных ареалов (биологические инвазии) служат предметом многочисленных исследований в последние десятилетия [Корнева, 2007; Naury, Pattee, 1997], а сами виды в этом случае принято называть «вселенцами» или «чужеродными видами» [Биологические инвазии..., 2004; Дгебуадзе и др., 2005]. Во многих случаях их вселение в новый водоём сопровождается «взрывом» численности, который характерен для большинства видов-вселенцев [Карпевич, 1975]. Среди планктонных водорослей особенно активно расселяются морские и солоноватоводные организмы [Mills et al., 1993].

Появление в составе альгофлор пресноводных экосистем солоноватоводных видов-вселенцев, распространяющихся и доминирующих в структуре сообществ, может приводить к нарушениям в разнообразии

аборигенной флоры и требует изучения закономерностей их появления и распространения.

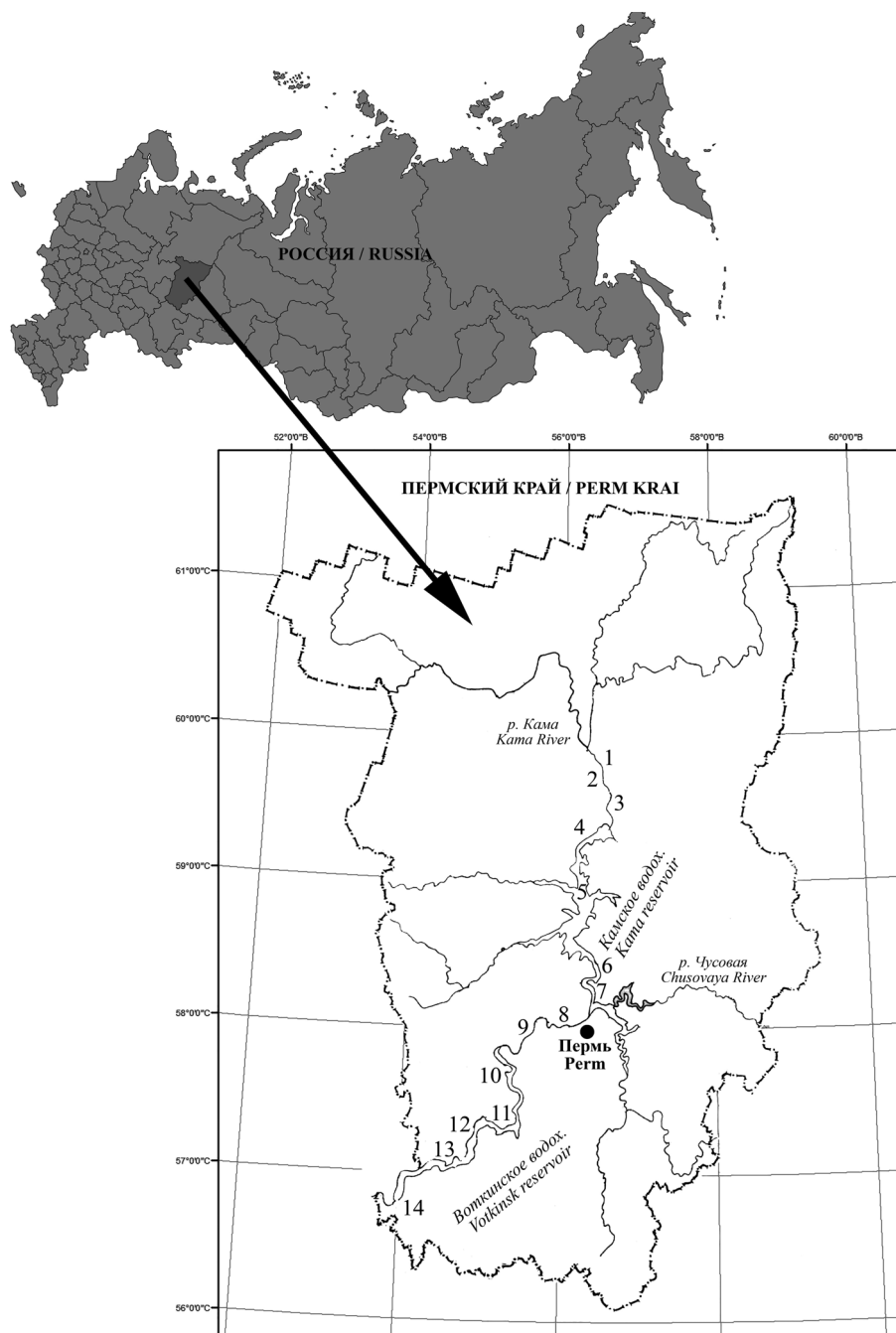
Цель исследования – оценить роль чужеродных планктонных диатомовых водорослей и изучить распространение и развитие ценозообразующего *A. normanii* в Камском и Воткинском водохранилищах.

## Материал и методы исследования

Река Кама – крупнейший левый приток Волги и главная река Западного Урала и Пермского края. Камское (площадь акватории при НПУ 1910 км<sup>2</sup>, объём водной массы 12.2 км<sup>3</sup>) и Воткинское (1120 км<sup>2</sup> и 9.4 км<sup>3</sup>) водохранилища Средней Камы представляют собой узкие водоёмы со значительной извилистостью, особенно в центральной и верхней частях. Подпор от плотины каждого водохранилища распространился вверх по течению р. Камы более чем на 300 км. Длительность тёплого периода года составляет в среднем 167 дней. Средняя продолжительность ледостава на Камском – 159–163 дня, на Воткинском – 141–158

дней [Матарзин и др., 1984]. Водохранилища характеризуются интенсивным сезонным водообменом. Минерализация вод выше в Камском вдхр. (средняя  $191.3 \pm 27.9$  мг/л) с максимумом в районе Соликамско-Березниковского промузла ( $247.8$ – $260.0$  мг/л) по сравнению с Воткинским ( $106.2 \pm 17.2$  мг/л), максимальная  $160$  мг/л. Прозрачность воды составляла  $0.6$ – $1.4$  м.

Отбор проб фитопланктона Камского и Воткинского водохранилищ проводили при маршрутных экспедициях по центральным плёсам в июне 2008 г., августе 2009–2010 г. и 2013–2017 гг. на стандартных гидробиологических створах (ст.) 1–7 для Камского и 8–14 для Воткинского (рис. 1). В работе также использованы собственные данные эпизодических



**Рис. 1.** Карта-схема расположения створов отбора проб фитопланктона: 1 – Пыскор, 2 – Орёл, 3 – Таман, 4 – Пожва, 5 – Иньва-Косьва, 6 – Добрянка, 7 – Тупица, 8 – Нижние Муллы, 9 – Усть-Нытва, 10 – Оханск, 11 – Оса, 12 – Частые, 13 – Елово, 14 – Чайковский.

**Таблица 1.** Характеристика температуры и осадков в Пермском крае

Показатель	2008	2009	2010	2013	2014	2015	2016	2017
Температура за лето	17.3 (+1.5)	17.0 (+0.5)	18.2 (+2.2)	18.4 (+2.2)	15.5 (-1.3)	15.5 (-1.3)	19.3 (+3.0)	16.2 (-0.5)
Температура за август	16 (0)	17.0 (+2)	17.9 (+3.0)	17.2 (+2.4)	17.1 (+2.3)	13.0 (-2.0)	21.7 (+6.9)	16.9 (+1.6)
Количество осадков за лето	80.0 (100)	112 (143)	64.7 (81.7)	64.3 (91.3)	82.3 (105)	137 (182.3)	49 (71.7)	137 (181)
Количество осадков за август	115 (145)	98 (125)	57 (80)	71 (105)	58 (85)	231(300)	40 (58)	64 (84)

Примечание: в скобках для температуры «+» показывает превышение нормы, «-» ниже нормы, для осадков – приведён % от нормы

сборов, проведённых в водохранилищах в июне – августе 2004 и 2005 гг.

Пробы фитопланктона объёмом 1–1.5 л отбирали батометром (2008, 2013–2014 гг.) или с подповерхностного слоя воды (2009–2010 и 2015–2017 гг.) с последующей фильтрацией через мембранные фильтры «Владипор» с диаметром пор 1.2–3.0 мкм, и фиксацией 4%-м раствором формалина. Численность водорослей подсчитывалась в камере «Нажотта» объёмом 0.01 мл, биомасса определялась счётно-объёмным методом [Методика изучения..., 1975]. Доминантами считали виды с биомассой или численностью, большей и равной 10% от общей биомассы или численности фитопланктона.

Очистку панцирей диатомовых водорослей от органической части проводили методом холодного сжигания [Методика изучения..., 1975]. Препараты исследовали в сканирующем электронном микроскопе «LEO-1420» и в световом «Аxiostar plus».

### Результаты и обсуждение

Годы исследований (2008–2017) значительно различались по водности и температурному режиму (табл. 1). Количество осадков и объём поверхностного притока были выше средних многолетних в 2009, 2015 и 2017 гг., соответствовали климатической норме в 2008, 2013 и 2014 гг. К тёплым маловодным относились 2010 и 2016 гг. Средняя температура воздуха

летом 2014 и 2015 гг. была существенно ниже средней многолетней, в 2008, 2010, 2013 и 2016 гг. – выше [Климатические особенности..., 2008–2016].

В течение всего периода исследований основу видового разнообразия фитопланктона водохранилищ Средней Камы формировали диатомовые, зелёные и цианопрокариоты (цианобактерии). Диатомовые водоросли (Bacillariophyta) составляли 30–38% общего видового списка флоры и представлены как центрическими формами (*Aulacosira granulata* (Ehr.) Sim., *A. ambigua* (Grun.) Sim. и *A. subarctica* (O.Müll.) Haworth. и *Actinocyclus normanii* (W. Greg.) Hust.), так и пениатными (*Asterionella formosa* Hass., *Diatoma tenuis* C.Ag., *Fragilaria capucina* Desm., *F. crotonensis* Kitt., *Staurosirella pinnata* (Ehr.) W.R., реже представителями родов *Nitzschia* и *Navicula*). По видовому богатству из диатомовых водорослей преобладали пениатные. Однако наибольший вклад в количественное развитие фитопланктона вносили центрические водоросли (от 19 до 63% общей численности).

Наряду с постоянными компонентами в фитопланктоне Камского и Воткинского водохранилищ, по литературным [Кузьмин, Охпакин, 1977; Третьякова и др., 1988; Тарасова, Буркова, 2009; Генкал, Охпакин, 2010; Беляева, 2011; Генкал, Беляева, 2011] и собственным данным, обнаружены 8 солоноватоводных видов диатомовых водорослей, которые, по

данным А.О. Таусон [1947], не встречались в фитопланктоне не зарегулированной р. Кама.

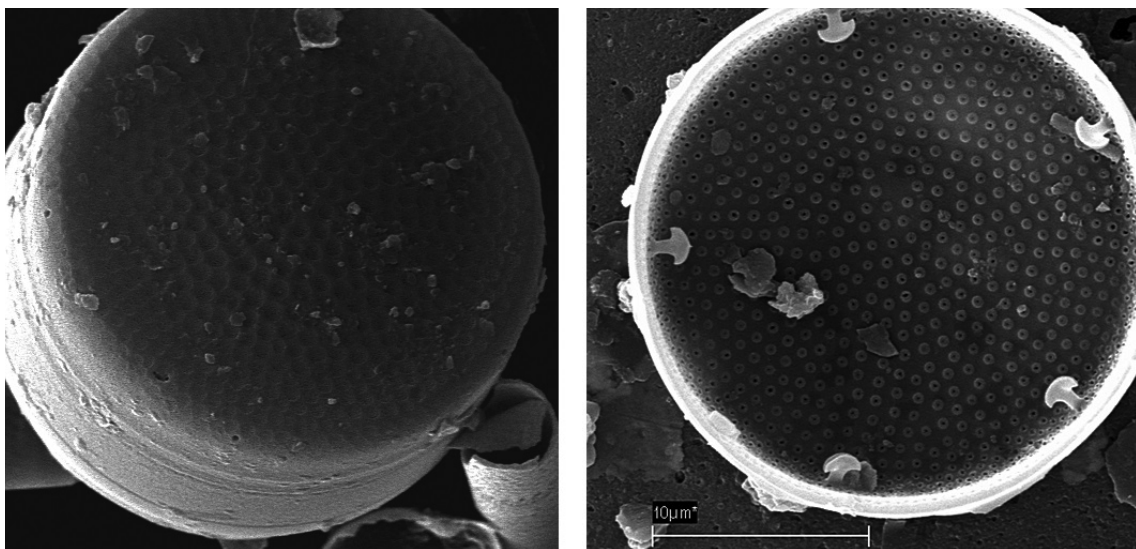
В Камском вдхр. присутствовал солоноватоводный представитель рода *Thalassiosira* Cleve: *Thalassiosira lacustris* (Grun.) G.R.Hasle (*Coscinodiscus lacustris* Grun.), отмеченный как доминантный вид в 1975 г. [Кузьмин, Охпакин, 1977], он также был обнаружен в Воткинском вдхр. в 1980-х гг. [Генкал, Охпакин, 2010], но значительного развития не достигал. В результате изучения фитопланктона обоих водохранилищ методами световой и электронно-сканирующей микроскопии [Третьякова и др., 1988; Генкал, Охпакин, 2010] в 1980-х гг. обнаружен вид-вселенец *Skeletonema subsalsum* (A.Cl.) Bethge., в настоящее время встречается по всей акватории водохранилищ. В 1980 г. в Воткинском вдхр. отмечен ещё один солоноватоводный вид *Thalassiosira bramaputrae* (Ehrenb.) Håkans. et Locker [Генкал, Охпакин, 2010].

С середины 2000-х гг. (в Камском вдхр. впервые в 2005 г. и в Воткинском – в 2004 г.) выявлен новый представитель центральных диатомовых *Actinocyclus normanii* (Greg.) Hust. [Беляева, 2011; Генкал, Беляева, 2011]. Одновременно в 2004 г. этот вид был зафиксирован для камских водохранилищ Н.Г. Тарасовой и Т.Н. Бурковой [2009].

В 2009 г. в планктоне Камского вдхр. с использованием электронно-сканирующей микроскопии отмечены виды из рода *Thalassiosira* (*T. pseudonana* Hasle et Heimdal, *T. incerta* Makar., *T. faurii* (Gasse) Hasle) и *Cyclotella ambigua* Grunow [Генкал, Беляева, 2011]. Не один из этих видов в фитопланктоне водоёма не достигает значительных количеств (до 1% общей численности фитопланктона).

Таким образом, в период наших исследований только один представитель центральных диатомовых, вселенец *Actinocyclus normanii*, активно натурализовался, достигал значительного развития в водохранилищах Камы и участвовал в образовании сообщества фитопланктона (рис. 2).

Встречаемость *A. normanii* в фитопланктоне водохранилищ Средней Камы достаточно высока и составляла в среднем в 2004–2013 гг. 70% для Камского и 82% для Воткинского. Данный вид значительно реже регистрировался в верхнем районе Камского вдхр. с 2014 г. (около 30%). Достоверное снижение встречаемости данного вида в обоих водохранилищах наблюдалось в тёплом 2016 г. (49 и 58% в Камском и Воткинском водохранилищах, соответственно). В 2017 г. встречаемость вида вновь находилась на уровне 60–70% за исключением верхнего района Камского водохранилища.



**Рис. 2.** Электронные микрофотографии створок *Actinocyclus normanii* (Greg.) Hust. (СЭМ). А – створка с наружной поверхности; В – створка с внутренней поверхности. Масштаб – 10 мкм.

Диаметр створки *A. normanii* за более чем десятилетний период варьировал от 16.5 до 48.5 мкм (табл. 2). Средний диаметр створок *A. normanii* в Камском вдхр. составлял  $27.9 \pm 0.6$  мкм, в Воткинском –  $26.7 \pm 0.4$  мкм, коэффициент вариации составлял 10–16%. Максимальные средние значения диаметра створок этой водоросли отмечены в 2014 г. в приплотинном районе Камского вдхр. (включая район сброса с ГРЭС, ст. 6). Минимальные размеры клеток зарегистрированы в обоих водохранилищах в 2016 г. (жарком маловодном году). На русловых станциях диаметр створок в среднем составил 26.3 мкм, в прибрежных зонах – 25.4 мкм. Отличия размеров клеток

между руслом и мелководьями статистически незначимы. Размеры клеток изменяются по годам, но значимые различия характерны только для мелководных станций. Достоверные различия также получены для величин до и после 2014 г. Коэффициент корреляции диаметра створок этого вида с температурой составлял  $-0.62$  (при  $p \leq 0.05$ ).

Максимальные размеры этого вида отмечены на участках Камского вдхр. с повышенной минерализацией вод (ст. 2 – ниже Соликамско-Березниковского промузла; ст. 5 – ниже впадения высокоминерализованных притоков: рек Иньва и Косьва; ст. 6 – район сброса подогретых вод с ГРЭС г. Добрянка).

**Таблица 2.** Диаметр створок *Actinocyclus normanii* (Greg.) Hust в водохранилищах Средней Камы

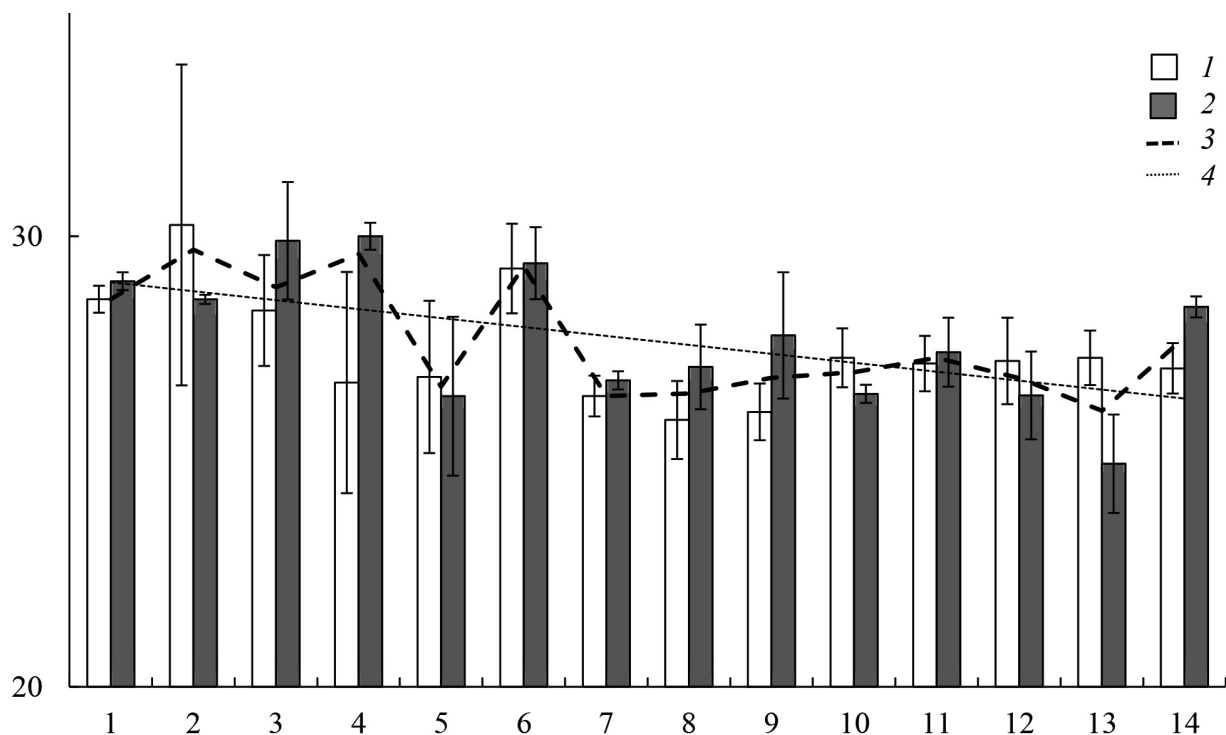
Район	2008	2009	2010	2013	2014	2015	2016	2017
<b>Камское</b>								
Верхний	18.5–40.0 27.5±0.9	20.5–35.5 27.2±1.8	*	–	23.4–33.8 28.6±3.1	–	–	–
Центральный	16.5–37.5 28.2±0.8	25.0–37.5 30.5±1.1	*	20.8–39.0 27.5±0.6	26.2–39.0 30.2±0.6	20.4–31.5 28.6±0.7	24.3±0.8	20.8–33.8 28.2±1.1
Приплотинный	20.0–40.0 29.5±0.5	22.0–30.4 26.6±1.2	*	20.8–44.2 28.7±0.7	24.1–41.6 31.4±0.5	23.2–36.4 28.6±0.8	25.7±0.7	24.8±0.6
Среднее	28.8±0.9	28.7±1.3	*	28.7±0.7	30.7±0.5	28.6±0.7	26.2±0.5	27.7±1.2
Коэф. вариации	16.2	15.1	*	15.8	13.9	13.3	9.8	12.0
<b>Воткинское</b>								
Верхний	*	*	*	23.4–36.4 26.4±0.4	20.8–44.2 28.0±0.4	26.0–41.6 29.3±0.4	20.8–31.2 27.8±0.3	20.8–28.6 26.0±0.8
Центральный	17.5–39.5 24.4±0.6	22.4–47.4	23.0–28.6 25.5±0.5	20.8–41.6 27.2±0.5	23.4–46.5 28.4±0.5	20.8–36.4 27.1±0.4	23.0–31.6 25.8±0.5	23.4–33.8 25.7±0.6
Приплотинный	17.0–37.5 26.4±0.5	18.0–40.5	22.8–29.2 26.0±0.5	20.4–44.2 27.2±0.6	23.4–39.2 28.4±0.3	20.8–36.4 27.8±0.3	23.4–26.0 25.4±0.4	20.8–33.8 25.8±0.9
Среднее	26.0±0.9	26.5±0.7	25.7±0.4	27.0±0.3	28.2±0.2	28.1±0.4	25.6±0.3	26.0±0.4
Коэф. вариации	15.0	14.7	9.4	16.3	17.5	9.8	15.5	12.8

Примечание: здесь и в табл. 3 «–» – отсутствие клеток *A. normanii* в пробах фитопланктона, «\*» – данные отсутствуют

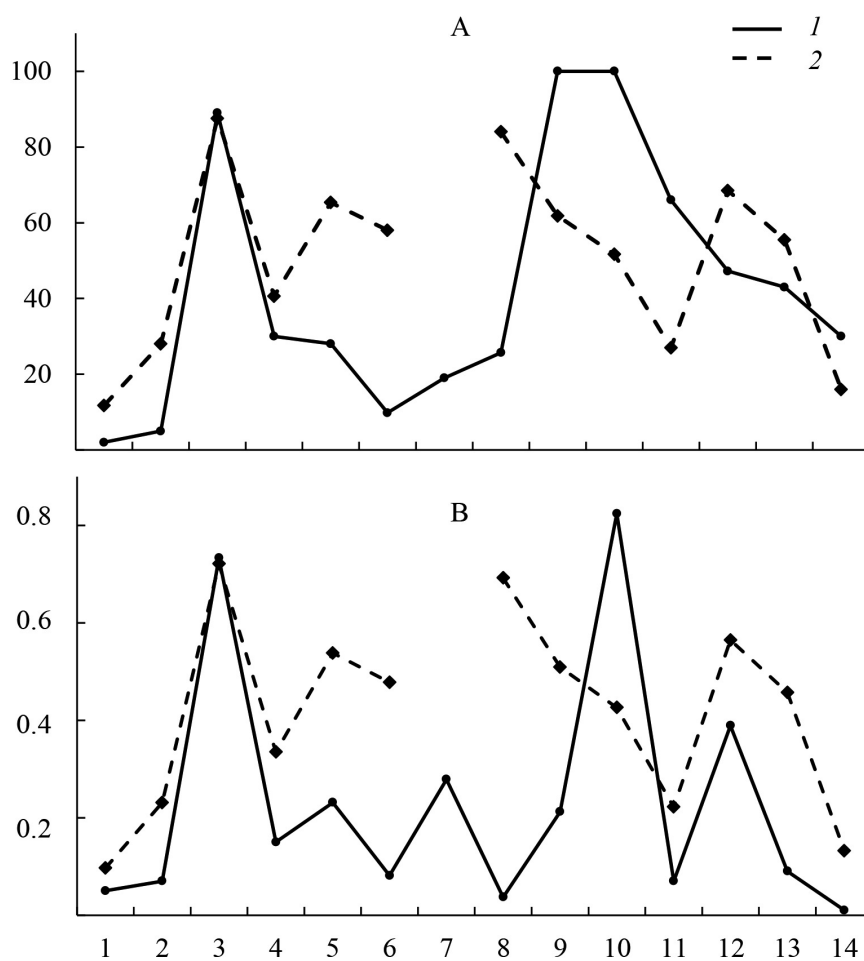
Атлантический вид *Actinocyclus normanii* (Greg.) Hust., известный в Европе ещё с 1880-х гг., лишь в последние десятилетия активно расселился в пресных водах России, Нидерландов, Англии, Финляндии, Германии, Словакии, Чехии и др. стран. Диаметр створок этого вида варьировал от 13 до 110 мкм в разнотипных водоёмах различных регионов: водохранилища и реки юга Англии 24–58 [Belcher, Swale, 1979]; реки и озёра Германии 13–31 [Kiss et al., 1990]; реки Чехии 14–32 [Kiss et al., 1990]; реки Сербии 16–29 [Vidaković et al., 2016]; реки Венгрии 13–66 [Kiss et al., 2012]; р. Волга 35–66 [Генкал, 1992; Kiss et al., 1990]; водоёмы Соединённого королевства Великобритании и Ирландии 25–110 [Krammer, Lange-Bertalot, 1991]; Великие озёра Североамериканского континента 16–47.5 [Mills et al., 1993]; реки Индии 16–50 [Bose et al., 2017]; Каспийское море 31–60 [Kiss et al., 1990] и др. Для водохранилищ Средней Камы диаметр створки изменялся от 16.5 до 48.5 мкм в Камском вдхр., в Воткинском – от 17.0 до 47.4 мкм. Согласно рис. 3, диаметр створок

этого вида уменьшается по оси водохранилищ.

В летний период 2004–2005 гг. в Камском вдхр. *A. normanii* наибольшей численности (3.2 тыс. кл./л) и биомассы (0.08 мг/л) достигал в верхней русловой части водоёма. В других районах водохранилища его численность не превышала 0.5–1.0 тыс. кл./л. В Воткинском вдхр. численность (250 тыс. кл./л) и биомасса (1.8 мг/л, или 52% общей биомассы фитопланктона) этого вида были значительно выше. В период 2009–2017 гг. изучение пространственного распределения вида показало, что он развивался по всей акватории Среднекамских водохранилищ и его средняя численность не превышала 100 тыс. кл./л (рис. 4). В годы с разными погодными условиями распределение вида по акватории неравномерно: наибольшим развитием *A. normanii* в жарком 2016 г. выделялись участки Камского и Воткинского водохранилищ, принимающие воды основных притоков – рек Иньва, Косьва, Нытва, Тулва; в 2014 г. (холодный) также створы ниже впадения притоков, ст. 6 – район сброса подогретых вод с ГРЭС г. Добрянка, ниже городов Пермь и



**Рис. 3.** Изменение диаметра створок *Actinocyclus normanii* (Greg.) Hust. по акватории водохранилищ Средней Камы (2009–2017 гг.): 1 – в русле и 2 – на мелководьях, со стандартной ошибкой, 3 – средний диаметр створок, 4 – линия тренда. По оси ординат – диаметр створок (мкм); по оси абсцисс створы отбора проб.



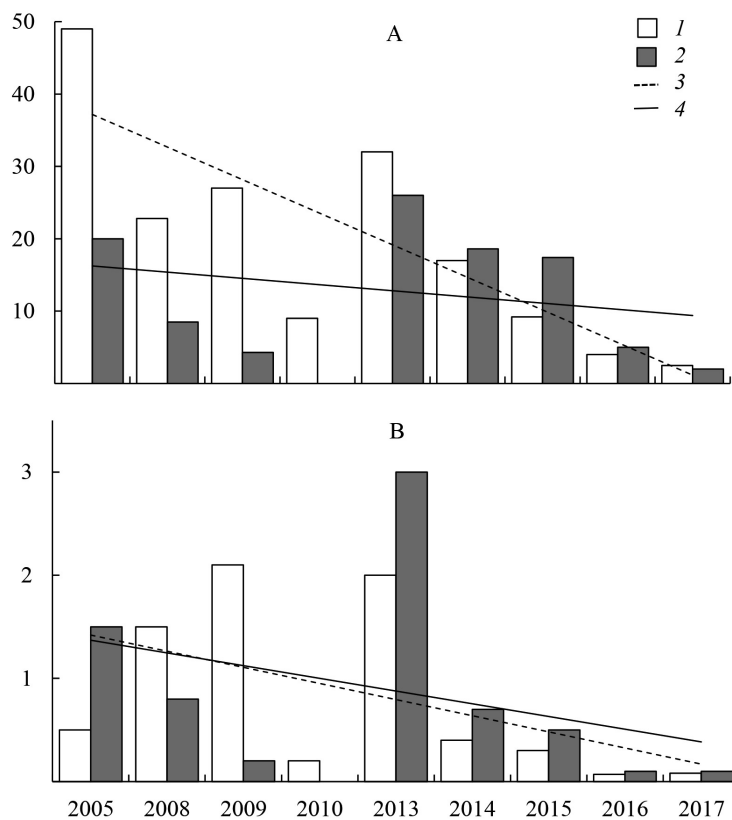
**Рис. 4.** Изменение численности и биомассы *Actinocyclus normanii* (Greg.) Hust. в фитопланктоне по продольному профилю водохранилищ. 1 – холодный год, 2 – тёплый год. По оси ординат: А – численность (тыс. кл./л); В – биомасса фитопланктона (мг/л); по оси абсцисс: русловые станции отбора проб.

Оса. Максимальные средние значения численности *A. normanii* отмечены в августе 2013 г. в приплотинных районах Камского и Воткинского водохранилищ (270 и 420 тыс. кл./л, соответственно), здесь же выявлены наибольшие значения средней биомассы этой водоросли (2.36 и 2.47 мг/л). Максимальные значения её численности и биомассы достигали (425 и 862 тыс. кл./л; 3.58 и 4.87 мг/л для Камского и Воткинского, соответственно). Минимальные значения численности за весь период исследований характерны для августа 2017 г. –  $14.9 \pm 2.0$  и  $31.4 \pm 8.6$  тыс. кл./л (соответственно для двух водохранилищ), биомасса  $0.12 \pm 0.02$  и  $0.26 \pm 0.07$  мг/л (табл. 3).

Доля *A. normanii* в фитопланктоне велика в 2005–2009 гг. При максимальном развитии этого вида в 2013 г., его относительная численность на отдельных станциях могла достигать 20%, а биомасса – 65% от общей в Камском вдхр. В Воткинском вдхр. в этот период вид обеспечивал своим развитием до 16% биомассы в верхнем, 15–32% в центральном и до 43% в приплотинном районе. Однако его вклад в суммарную биомассу и численность сообществ планктона обоих водохранилищ после 2013 г. стал заметно сокращаться (рис. 5). К 2017 г. доля *A. normanii* в фитопланктоне водохранилищ Средней Камы стала незначительна – 0.1% численности и 2–3% биомассы.

**Таблица 3.** Количественные показатели развития *Actinocyclus normanii* (Greg.) Hust. в водохранилищах Средней Камы

Год исследования	Численность, тыс. кл./л		Биомасса, мг/л	
	Камское	Воткинское	Камское	Воткинское
2008	<u>13.2–90</u> 51.9±14.1	<u>18.8–163.8</u> 73.9±11.7	<u>0.08–0.53</u> 0.31±0.08	<u>0.11–0.96</u> 0.43±0.07
2009	<u>7–138.5</u> 27.9±16.6	<u>11.5–162.5</u> 60.8±27.2	<u>0.04–0.81</u> 0.16±0.09	<u>0.06–0.95</u> 0.35±0.16
2010	–	<u>7.4–276.1</u> 93.7±15.5	–	<u>0.04–1.62</u> 0.57±0.09
2013	<u>70–426</u> 208.8±130.7	<u>13–826</u> 252.6±110.1	<u>0.54–3.58</u> 1.74±0.95	<u>0.07–4.85</u> 1.72±0.67
2014	<u>1–175</u> 51.3±11.7	<u>6–126</u> 42.7±9.5	<u>&lt;0.01–1.44</u> 0.42±0.09	<u>0.05–1.04</u> 0.35±0.08
2015	<u>4.9–61</u> 29.5±9.8	<u>4.9–90.6</u> 40.0±12.8	<u>0.04–0.50</u> 0.24±0.05	<u>0.04–0.75</u> 0.34±0.11
2016	<u>1–89</u> 26.8±5.7	<u>11.4–100</u> 44.2±13.9	<u>&lt;0.01–0.73</u> 0.22±0.05	<u>0.09–0.82</u> 0.36±0.11
2017	<u>8–26.7</u> 14.8±1.9	<u>7.5–150</u> 31.4±8.9	<u>0.06–0.22</u> 0.12±0.01	<u>0.06–1.24</u> 0.26±0.07
Среднее	58.7±27.1	80.0±26.2	0.46±0.19	0.55±0.17



**Рис. 5.** Многолетние изменения вклада *Actinocyclus normanii* (Greg.) Hust. в общую биомассу и численность фитопланктона Камского и Воткинского водохранилищ. 1 – Камское, 2 – Воткинское, 3 – линия тренда для Камского, 4 – линия тренда для Воткинского. По оси ординат: А – биомасса (%); В – численность фитопланктона (%); по оси абсцисс: годы исследований.



Согласно полученным данным, значимые отличия для диаметра створок, их количества или биомассы *A. normanii* характерны для подповерхностного слоя и глубины одной прозрачности, а также между слоями двух и трёх прозрачностей. В слоях воды более 3 прозрачностей (более 4 м) значимые различия чаще отсутствовали. Несмотря на зависимость средних размеров (диаметр створок) этого вида от минерализации ( $r=0.54$ , при  $p \leq 0.05$ ) и температуры воды ( $r=-0.62$ , при  $p \leq 0.05$ ), связи количественного развития этого вида с изменениями температуры и водностью года, содержанием биогенных элементов, минерализацией воды, развитием цианопрокариот и общей численности фитопланктона не прослеживается (табл. 4). Однако, при интенсивном «цветении» воды водохранилищ цианопрокариотами в тёплые маловодные годы встречаемость *A. normanii* уменьшалась.

Таким образом, в настоящее время в Камском и Воткинском водохранилищах отмечено присутствие восьми аллохтонных центрических диатомовых водорослей из четырёх родов (*Thalassiosira*, *Skeletonema*, *Cyclotella* и *Actinocyclus*), но только *Actinocyclus normanii* (Greg.) Hust. являлся постоянным компонентом фитопланктона и мог входить в доминантный комплекс.

Встречаемость *A. normanii* в фитопланктоне водохранилищ Средней Камы изменялась от 30 до 82%. Достоверное снижение встречае-

мости данного вида в обоих водохранилищах наблюдалось в тёплом 2016 г. (49 и 58% в Камском и Воткинском водохранилищах, соответственно).

Диаметр створки *A. normanii* варьировал от 16.5 до 48.5 мкм. Средний диаметр створок водоросли в Камском вдхр. составлял  $27.9 \pm 0.6$  мкм, в Воткинском –  $26.7 \pm 0.4$  мкм. Размеры створок водоросли уменьшались по продольной оси водохранилищ. Максимальные размеры этого вида отмечены на участках водохранилищ с повышенной минерализацией вод, ниже впадения основных притоков.

Вклад *A. normanii* в структуру фитопланктона водохранилищ достигал 20% численности и 65% биомассы. После 2013 г. его вклад в суммарную биомассу и численность сообществ планктона стал заметно сокращаться (до 0.1% численности и 2–3% биомассы).

Достоверные различия количественного развития этого вида с изменениями температуры и водностью года, содержанием биогенных элементов, минерализацией воды, развитием цианопрокариот и общей численности фитопланктона в водохранилищах Средней Камы отсутствуют.

### Благодарности

Автор выражает искреннюю благодарность Цещинской Е.М. за помощь в обработке материала.

**Таблица 4.** Коэффициенты корреляции между количеством *Actinocyclus normanii* (Greg.) Hust. и некоторыми биотическими и абиотическими факторами

Фактор	2008–2009	2016–2017
Прозрачность по диску Секки, м	-0.25	0.17
Температура, °С	-0.19	-0.18
Аммонийный азот, мг/л	-0.21	**_
Нитратный азот, мг/л	-0.43*	–
Нитритный азот, мг/л	-0.42	–
Общий фосфор, мг/л	-0.49	–
Минерализация, мг/л	-0.44	-0.38
Биомасса фитопланктона, мг/л	-0.52*	-0.22
% цианопрокариот	-0.47	-0.36

Примечание: \* – коэффициенты корреляции достоверны при  $p < 0.05$ , \*\* – отсутствие данных.

Работа выполнена в рамках государственного задания номер госрегистрации темы: 01201353247 «Изучение функционального и видового разнообразия микроорганизмов, полезных для экоценозов и практической деятельности человека».

### Литература

- Беляева П.Г. К вопросу о распространении *Actinocyclus normanii* (Greg.) Hust. (Bacillariophyta) в Камском и Воткинском водохранилищах // В сб.: Современные проблемы водохранилищ и их водосборов: Материалы Междунар. научно-практ. конф. Том IV. Водная экология. / Под ред. Е.А. Зиновьева. Пермь, Изд-во Перм. гос. ун-та, 2011. С. 19–23.
- Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах. М: Товарищество научных изданий КМК. 2004. 436 с.
- Генкал С.И. Атлас диатомовых водорослей планктона реки Волги. СПб.: Гидрометеиздат, 1992. 128 с.
- Генкал С.И., Беляева П.Г. Диатомовые водоросли (Centrophyceae) Камского водохранилища (Россия) // Альгология. 2011. Т. 21. № 3. С. 312–320.
- Генкал С.И., Охупкин А.Г. Диатомовые водоросли (Centrophyceae) в фитопланктоне Камских водохранилищ // Поволж. экол. журн. 2010. № 3. С. 254–262.
- Дгебуадзе Ю.Ю., Панов В.Е., Шестаков В.С., Дианов М.Б. Принципы создания национальной системы раннего предупреждения по чужеродным видам // В сб.: Чужеродные виды в Голарктике (Борок-2): Тез. докл. 2-го Международного симпозиума по изучению инвазивных видов / Под ред. Ю.Ю. Дгебуадзе, Ю.В. Слынько. Рыбинск; Борок, ИБВВ РАН, ИПЭЭ РАН, 2005. С. 18–19.
- Карпевич А.Ф. Теория и практика акклиматизации водных организмов. М.: Наука. 1975. 431 с.
- Климатические особенности в Пермском крае (Электронный ресурс) // (<http://accident.perm.ru/index.php/spravochnyj-razdel/klimat>), (<http://accident.perm.ru/index.php/novosti>) Проверено 28.06.2018.
- Корнева Л.Г. Современные инвазии планктонных диатомовых водорослей в бассейне р. Волги и их причины // Биология внутренних вод. 2007. № 1. С. 30–39.
- Кузьмин Г.В., Охупкин А.Г. Фитопланктон реки Камы в летнюю межень 1975 г. // Биол. внутр. вод: Информ. бюл. ин-та биол. внутр. вод АН СССР. 1977. № 36. С. 45–49.
- Матарзин Ю.М., Сорокина Н.Б., Пушкина Н.П. и др. Современные экологические условия Камы и Камских водохранилищ // Биологическая продуктивность и качество воды Волги и её водохранилищ. М.: Наука, 1984. С. 26–37.
- Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М., 1975. 239 с.
- Тарасова Н.Г., Буркова Т.Н. Летний фитопланктон водохранилищ Камы и их притоков // В сб.: Проблемы охраны вод и рыбных ресурсов Поволжья: Матер. V Поволжской гидроэкологической конференции. Казань: Изд-во КГУ, 2009. С. 61–63.
- Таусон А.О. Водные ресурсы Молотовской области. Молотов: ОГИЗ, 1947. 321 с.
- Третьякова С.А., Головачёва С.И., Батова Е.М. Фитопланктон // Биология Воткинского водохранилища. Иркутск: Изд-во Иркут. ун-та. 1988. С. 26–36, 153–157.
- Belcher J.H., Swale E.M.F. English freshwater records of *Actinocyclus normanii* (Greg.) Hustedt (Bacillariophyceae) // Br. Phycology. 1979. Vol. 14. P. 225–229. DOI:10.1080/00071617900650251
- Bose R., Bar R., Pal R. Floristic Assortment of Planktonic and Epipsammic Diatoms from Eastern India with new reports // J. Algal Biomass Utiln. 2017. Vol. 8. No. 4. P. 51–68.
- Haury J., Pattee E. Conséquences écologiques des introductions dans les hydrosystèmes: essai de synthèse // Bull. fr. pêche piscic. 1997. Vol. 344/345. P. 455–470.
- Kiss K.T., Klee R., Ector L., Ács E. Centric diatoms of large rivers and tributaries in Hungary: morphology and biogeographic distribution // Acta Botanica Croatica. 2012. Vol. 71. P. 311–363.
- Kiss K.T., Le Cohu R., Coste M., Genkal S.I., Houk V. *Actinocyclus normanii* (Bacillariophyceae), in some rivers and lakes in Europe. Morphological examinations and quantitative relations // Ouvrage dedie a H.Germain, Koeltz. 1990. P. 111–123.
- Krammer K., Lange-Bertalot H. (Unter Mitarbeit von Håkansson H., Nурpel, M.) Bacillariophyceae. 3. Teil: Centrales, *Fragilariaceae*, *Eunotiaceae* // Süßwasserflora von Mitteleuropa. Bd. 2/3. Stuttgart: Gustav Fisher Verlag, 1991. 576 s.
- Mills E., Leach J., Carlton J.T., Secor C.L. Exotic species in the Great Lakes: a history of biotic crises and anthropogenic introductions // J. Great Lakes Res. 1993. Vol. 19. No. 1. P. 1–54.
- Vidaković D., Krizmanić J., Šovran S., Cvijan M. Diatoms from a peat bog on the Pešter plateau (southwestern Serbia): New records for diatom flora of Serbia // Arch. Biol. Sci., Belgrade, 2016. Vol. 68(1). P. 107–116. DOI: 10.2298/ABS150512132V.

# INVASIONS OF DIATOMS ALGAE INTO THE KAMA AND VOTKINSK RESERVOIRS

© 2019 Belyaeva P.G.<sup>a, b</sup>

<sup>a</sup> Institute of Ecology and Genetics of Microorganisms of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, Perm 614990, Russia

<sup>b</sup> State Science Relation Institute of Lake & River Fishery (GosNIORCh), Perm 614990, Russia  
e-mail: [belyaeva@psu.ru](mailto:belyaeva@psu.ru)

Based on analysis of published data and our original research of phytoplankton, the paper presents distribution of 8 alien diatoms in Kama and Votkinsk reservoirs. It is noted that only *Actinocyclus normanii* (Greg.) Hust. reached considerable development. The diameter of the valve of *A. normanii* ranged from 16.5 to 48.5  $\mu\text{m}$ , and the size of the valves of this species decreased from the north to the south. The dynamics of the abundance and biomass of this species in long-term period (2004–2017) is considered, its distribution over the water area of reservoirs is studied. A change in the size of *A. normanii* was observed, depending on the mineralization and water temperature. It is shown that there is no correlation between the quantitative development of this species in the reservoirs of the Middle Kama with the changes in temperature and water content of a year, content of biogenic elements, water mineralization, proportion of cyanoprokaryota and the total number of phytoplankton.

**Key words:** phytoplankton, brackishwater species, *Actinocyclus normanii*, alien species, invasions, diatoms, Kama and Votkinsk reservoirs.