

УДК 574.587

**А. М. Истомина**

Пермское отделение ФГБНУ «ГосНИОРХ», Пермь, Россия

Пермский государственный национальный исследовательский университет, Пермь, Россия

## СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ МАКРОЗООБЕНТОСА КАМСКОГО И ВОТКИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩ

За время исследований (с 2000 по 2016 гг.) в донной фауне Камского и Воткинского водохранилищ зарегистрировано 275 таксонов. Для водохранилищ практически все время их существования были характерны низкие величины кормовой биомассы, в настоящее время средняя биомасса кормовых организмов в водоемах не превышает 5.5 г/м<sup>2</sup>. Лимитирующим фактором для развития бентофауны (особенно в мелководной зоне) является сработка уровня воды, достигающая в осенне-зимний период 78.1% общего объема Камского водохранилища и 40.7% общего объема Воткинского водохранилища. Исключение составляют Сылвенский залив Камского водохранилища и участок глубоководной зоны приплотинного района Воткинского водохранилища, которые, благодаря массовому развитию младшевозрастных особей дрейссенид и ракообразных, можно считать участками с повышенной трофностью.

**Ключевые слова:** макрозообентос; Камское водохранилище; Воткинское водохранилище.

**A. M. Istomina**

Perm Branch FSBSI «GosNIORH», Perm, Russian Federation

Perm State University, Perm, Russian Federation

## CURRENT STATE OF MACROBENTHOS OF KAMA AND VOTKINSK RESERVOIRS

275 taxa were registered in benthic fauna of Kama and Votkinsk reservoirs during 2000 to 2016. Low forage biomasses are typical for Kama and Votkinsk reservoirs during almost all their lifetime. Nowadays average forage biomass does not exceed 5.5 g/m<sup>2</sup>. Kama reservoir drawdown reaches 78.05% of its volume during autumn and winter and that is limiting factor for benthic fauna development especially at shallows. The same is true for Votkinsk reservoir which is drawing up to 40.72% of body volume. Sylva Bay in Kama reservoir and deep zone near dam in Votkinsk reservoir are an exception and due to mass development of young dreissenids and crustaceans can be rated as high trophic zones.

**Key words:** macrobenthic community; Kama Reservoir; Votkinsk Reservoir.

### Введение

Водохранилища – особые водные экосистемы, в формировании которых главное значение имеют антропогенные факторы. В настоящее время установлены основные закономерности становления биологического режима большинства равнинных водохранилищ. Но для каждого водоема характерны и специфические черты, обусловленные физико-географическими особенностями: положение в каскаде, морфометрия, гидрологический, термический и химический режимы, степень антропогенной нагрузки.

Камское и Воткинское водохранилища являются основными рыбохозяйственными объектами Пермского края. Заполнение Камского водохрани-

лища – самого северного в каскаде водоемов, созданных на р. Каме, произошло в 1954–1956 гг., Воткинского – в 1962–1964 гг. Для обоих водохранилищ характерны большая зимняя сработка уровня воды (до 7.0 м в Камском и до 4.0 м в Воткинском) [Китаев, 2009], неустойчивый уровенный режим в течение вегетационного периода и сильная антропогенная нагрузка с момента создания. На их берегах располагаются крупные промышленные города: Соликамск, Березники, Пермь и Краснокамск, стоки предприятий которых оказали негативное воздействие на формирование и развитие бентофауны. Заливы Камского водохранилища загрязнялись шахтными водами, нефтепродукта-

ми, древесиной и древесными остатками от лесосплава, сохранившимися до сих пор.

С первого года существования Камского и Воткинского водохранилищ и до конца 80-х гг. XX в. проводились систематические исследования состояния экосистемы водоемов. Результаты многолетних наблюдений на Воткинском водохранилище приводятся в коллективной монографии [Биология ..., 1988]. В 90-е гг. прошлого века, в связи с перестройкой экономики нашей страны, регулярные комплексные экспедиционные исследования гидробионтов водоема практически прекратились и возобновились только с 2000 г. усилиями сотрудников Пермского отделения ФГБНУ «ГосНИОРХ».

### Материал и методы исследования

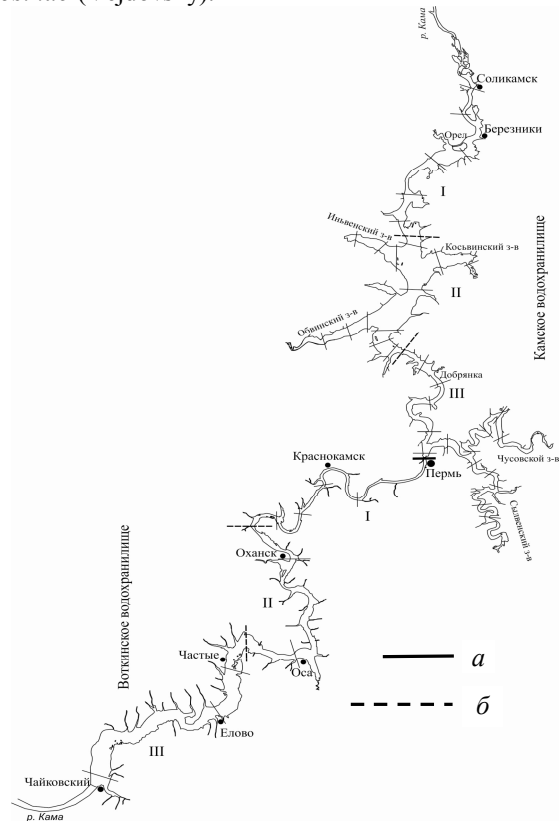
Материалом для настоящей работы послужили пробы макрозообентоса, собранные в 2000–2016 гг. В обоих водоемах исследовали верхние, центральные и приплотинные районы, а в Камском водохранилище, кроме того, и наиболее крупные заливы (Иньвенский, Косьвинский, Обвинский, Сылвенский и Чусовской) (рисунок). На Камском водохранилище пробы отбирали на 34 гидробиологических разрезах, на Воткинском – на 9. При выборе станций отбора проб учитывались исследования прошлых лет с целью сравнения наших данных с ранее полученными и установления многолетней динамики бентофауны водохранилищ. Кроме результатов собственных исследований, были использованы материалы многолетних экспедиционных и стационарных наблюдений, проводимых сотрудниками Пермского университета и Пермского отделения ФГБНУ «ГосНИОРХ» с первых лет существования водоемов. Сбор и обработка материала проведены по общепринятой гидробиологической методике [Методика ..., 1975].

### Результаты и их обсуждение

За время наблюдений (с 2000 по 2016 гг.) в донной фауне исследованных водохранилищ зарегистрировано 275 таксонов (в Камском – 252, в Воткинском – 166), 77% от общего числа видов приходится на долю трех основных групп животных: личинок хирономид (126 видов), олигохет (39 видов) и моллюсков (46 видов). Личинки ручейников представлены 24 видами, поденок – 11, ракообразные – 7, видовой состав остальных групп макрозообентоса включает от 2 до 6 видов.

Массовыми видами в обоих водоемах являются личинки хирономид *Procladius ferrugineus* Kieff и *Cryptochironomus* gr. *defectus*, олигохеты *Limnodrilus hoffmeisteri* Claparede и *Uncinails uncinata* (Oersted). Кроме них, довольно высокую встречаемость имеют личинки хирономид *Cladotanytarsus*

gr. *mancus*, *Polypedilum nubeculosum* (Meigen), *P. bicrenatum* Kieffer, *Dicotendipes nervosus* (Staeger), *Cryptotendipes nigronitens* (Edwards), *Paralauterborniella nigrohalteralis* (Malloch) и виды р. *Chironomus*. В олигохетофауне водохранилищ широко представлены *Potamothenis hammoniensis* (Mich.), *Tubifex newaensis* (Michaelsen), *Stylaria lacustris* (Linnaeus) и *Vejdovskyella intermedia* (Bretscher). С 2007 г. довольно часто стали регистрироваться *Psammoricides barbatus* (Grube), *Piquetiella blanci* (Piquet) и *Specaria josinae* (Vejdovsky).



Карта-схема расположения основных гидробиологических разрезов на среднекамских водохранилищах в 2001-2016 гг.:

I – верхний, II – центральный, III – приплотинный районы  
 а – створы взятия гидробиологических проб  
 б – границы районов

С конца 80-х гг. XX в. по всей акватории водоемов значительно возросла встречаемость двустворчатых и брюхоногих моллюсков: *Dreissena polymorpha* (Pallas) и *Viviparus viviparus* (L.), кроме них, широко распространены виды родов *Pisidium*, *Amesoda*, *Henslowiana*. В русловой зоне верхнего и центрального районов Воткинского водохранилища и в Сылвенском заливе Камского водохранилища и в Сылвенском заливе Камского водохранилища и в Сылвенском заливе Камского водохранилища и в Сылвенском заливе Камского водохранилища высокая встречаемость каспийских ракообразных *Corophium curvispinum* Sars. и *Dikerogammarus haemobaphes* (Eichwald).

Помимо вышеперечисленных каспийских вселенцев, отмеченных в обоих водохранилищах вскоре после их наполнения, в период с 2009 по

2012 г. нами было зарегистрировано еще пять инвазионных видов: моллюски (*Dreissena bugensis* (Andrusov) и *Lithoglyphus naticoides* Pfeiffer) и ракообразные (*Gmelinoides fasciatus* (Stebbing), *Paramysis intermedia* (Czerniavsky) и *P. lacustris* (Czerniavsky)).

*Dreissena bugensis* в водохранилищах Волжского каскада (Куйбышевское и Саратовское водохранилища) была впервые обнаружена в 1992 г., в Камском каскаде – в 2003 г. (Нижекамское водохранилище). В дальнейшем бугская дрейссена широко распространилась в этих водоемах и вошла в состав доминантных комплексов [Антонов, 1993, 2008; Филинова и др., 2008; Щербина, 2009; Яковлева, Яковлев, 2010; Курина, 2016].

В Камском и Воткинском водохранилищах *Dreissena bugensis* была впервые зарегистрирована в 2009 г. в Сылвенском заливе (п. Троица, Камское водохранилище) и в приплотинном районе Воткинского водохранилища (п. Елово). Моллюск заселил серые илы русловой зоны на глубинах 5–10 м [Истомина и др., 2012]. В 2010 г. в Сылвенском заливе несколько экземпляров бугской дрейссены были отмечены выше по течению (пос. Жабрей). К 2012 г. моллюск широко распространился по всему заливу, а также был зарегистрирован в Сылвенско-Чусовском участке и в приплотинном районе Камского плеса (ниже впадения Чусовского залива). К настоящему времени продвижения моллюска вверх по течению не отмечено. В Воткинском водохранилище с 2011 г. *D. bugensis* в небольшом количестве регистрируется на заиленных песчаных грунтах русловой зоны среднего района (г. Оса), а в 2016 г. она уже встречается (единично) в районе пос. Усть - Качка (верхний район).

*Lithoglyphus naticoides* был впервые отмечен в Волгоградском, Саратовском, Куйбышевском и Горьковском водохранилищах в начале 90-х гг. XX в. В Нижекамском водохранилище вид обнаружен в 2002 г. в приплотинном участке, а в 2004 г. – в устьевой части р. Белой. С 2000-х гг. моллюск является одним из массовых бентосных видов [Зинченко и др., 2008; Яковлев и др., 2009; Курина, 2016]. В 2014 г. этот вид в значительном количестве был отмечен нами на участке Нижекамского водохранилища (от 0.6 км до 2.5 км ниже плотины Воткинской ГЭС) [Истомина и др., 2015]. По устному сообщению И.В. Поздеева *L. naticoides* с 2009 г. является одним из доминирующих видов на всем Камско-Бельском плесе Нижекамского водохранилища.

На Камском водохранилище *L. naticoides* впервые зарегистрирован в 2012 г. на песчано-галечных грунтах мелководных зон Сылвенского залива (средняя его часть) и в приплотинном районе (пос. Левшино), численность его на отдельных участках достигала 200 экз./м<sup>2</sup>. Так же, как и в случае с *Dreissena bugensis*, продвижения *Lithoglyphus naticoides* вверх по течению Камского

водохранилища нами отмечено не было.

Байкальский бокоплав *Gmelinoides fasciatus* был интродуцирован в Горьковское водохранилище с целью обогащения кормовой базы рыб в 1960-х гг. В Куйбышевском водохранилище *G. fasciatus* впервые встречен в 1977 г., в Рыбинском – в 1986 г. С 2000 г. вид широко распространен в волжских водохранилищах [Биологические инвазии..., 2004; Зинченко и др., 2008; Щербина, 2009]. В 2012 г. *G. fasciatus* впервые зарегистрирован в Сылвенском заливе Камском водохранилища, Сылвенко-Чусовском участке, в приплотинном районе Камского плеса (пос. Левшино и г. Добрянка), а также в устье Обвинского залива. Наиболее значительным количеством *G. fasciatus* было в Сылвенском заливе, на отдельных участках его численность достигала 7.4 тыс. экз./м<sup>2</sup> [Истомина, 2015]. В 2014–2016 гг. *G. fasciatus* стал постоянным компонентом бентофауны приплотинного и центрального (участок ниже устья Обвинского залива) районов Камского плеса, количество его на разных станциях варьировало от 20 до 2000 экз./м<sup>2</sup>.

Мизиды *Paramysis intermedia* и *P. lacustris* были выпущены в Куйбышевское (в 1958 г.), Волгоградское (в 1960–1967 гг.) и Саратовское водохранилища (в 1972–1974 гг.) с целью повышения кормовой базы рыб. Виды успешно натурализовались в водоемах, но количество их невелико [Зинченко и др., 2008; Филинова и др., 2008; Яковлева, Яковлев, 2010]. В Воткинском водохранилище *Paramysis intermedia* и *P. lacustris* в впервые были отмечены в 2010 г. в среднем районе (г. Оса) в количестве нескольких экземпляров. С 2011 г. эти виды единично встречаются еще в верхнем и приплотинном районах водоема.

Анализ многолетней динамики структуры макрозообентоса показал, что формирование бентофауны в Камском и Воткинском водохранилищах в целом соответствовало схеме, предложенной Ф.Д. Мордухай-Болтовским [1962] для водохранилищ Волги. Однако, в отличие от большинства волжских водохранилищ, мотылевая стадия в первые годы существования Камского водохранилища отмечалась только на отдельных участках, а в Воткинском не наблюдалась вовсе [Биология ..., 1988].

В период некоторой стабилизации донных сообществ (1970-е гг.), Камское водохранилище по величине биомассы бентофауны оценивалось как мезотрофное. Продуктивность зообентоса Воткинского водохранилища была значительно выше и определялась массовым развитием олигохет, преимущественно представителей сем. Tubificidae [Биология ..., 1988]. Трофический статус водоема в этот период оценивался как эвтрофный (табл. 1).

В дальнейшем, и в Камском, и в Воткинском водохранилищах, произошло увеличение общей биомассы макрозообентоса (особенно значительное в Воткинском водохранилище) за счет массо-

вого развития крупных моллюсков из семейств *Viviparidae*, *Unionidae* и *Dreissenidae*. Одновременно с этим, вместо прогнозируемого повышения кормности водоемов, произошло значительное снижение биомассы «мягкого» бентоса, главным образом, за счет олигохет, что позволило в период 1980–1990 гг. считать их олиготрофными (табл. 1). С 2000 г. в обоих водоемах наблюдаются также довольно высокие общие биомассы макрозообентоса. Биомасса кормового бентоса в Камском водохранилище по-прежнему невелика, а в Воткин-

ском – напрямую зависит от распространения моллюсков-дрейссенид и ракообразных.

Средняя общая биомасса макрозообентоса Камского плеса осенью 2016 г. равнялась 57.2 г/м<sup>2</sup>, на долю *Viviparus viviparus* и *Dreissena polymorpha* приходилось 90.4% (табл. 2). Плотность поселений донных животных составила 6.4 тыс. экз./м<sup>2</sup>. Уровень развития кормового зообентоса несколько ниже – 5.5 г/м<sup>2</sup>, личинки хирономид составляли 50.1% биомассы кормового бентоса, олигохеты – 28.5%.

Таблица 1

Многолетняя динамика летней биомассы (г/м<sup>2</sup>) зообентоса водохранилищ

Водоем	Биомасса	1955	1956-1963	1964-1967	1969-1978	1979-1987	1992-1998	2002-2004	2007-2009	2010-2016
Камское	Общая	6.9	1.6	2.7	4.3	11.5	10.5	12.6	38.8	30.1
	Кормовая	6.9	1.6	2.7	4.3	1.6	1.1	2.1	3.0	1.6
Воткинское	Общая	–	16.2	17.0	12.7	4.0	206.2	85.2	288.2	118.0
	Кормовая	–	3.2	16.2	12.1	3.9	3.4	2.3	8.1	4.2

Примечание. Данные по Камскому водохранилищу за 1955–1987 гг. приводятся по М.С. Алексеевниной, И.Ф. Губановой [1983]; по Воткинскому – за 1962–1984 по [Биология ..., 1988]; за 1992–1998 гг. – по материалам наблюдений Пермского отделения ФГБНУ «ГосНИОРХ» и Пермского университета.

Таблица 2

Биомасса (г/м<sup>2</sup>) основных групп макрозообентоса в различных районах среднекамских водохранилищ 2016 г.

Группа	Верхний		Центральный		Приплотинный		В среднем по водохранилищам	
	КВ	ВВ	КВ	ВВ	КВ	ВВ	КВ	ВВ
Олигохеты	1.0	0.6	2.2	1.3	1.3	2.4	1.5	1.4
Брюхоногие моллюски: крупные	17.2	360.7	–	118.1	21.9	–	13.0	159.6
мелкие	–	1.3	–	–	0.2	–	0.1	0.4
Двустворчатые моллюски: крупные	116.2	28.0	–	10.0	–	–	38.7	12.7
мелкие	2.8	0.3	–	–	–	–	0.9	0.1
Ракообразные		3.7	–	1.1	0.3	<0.1	0.1	1.6
Хирономиды	3.4	1.3	3.3	1.7	1.3	0.2	2.6	1.1
Прочие	0.9	0.4	<0.1	0.1	0.1	–	0.3	0.2
<b>Всего</b>	<b>141.5</b>	<b>396.3</b>	<b>5.5</b>	<b>132.3</b>	<b>25.1</b>	<b>2.6</b>	<b>57.2</b>	<b>177.1</b>
<b>Всего кормового зообентоса:</b>	<b>8.1</b>	<b>7.6</b>	<b>5.5</b>	<b>4.2</b>	<b>3.2</b>	<b>2.6</b>	<b>5.5</b>	<b>4.8</b>

Примечание. КВ – Камское, ВВ – Воткинское водохранилища; к группе Прочие относятся пиявки, личинки поденок, ручейников, стрекоз и мотыльков.

Наиболее благоприятные условия для развития гидробионтов складывались в верхнем районе Камского плеса, где отмечена максимальная на всем водохранилище биомасса зообентоса. Величина биомассы животных, используемых в пищу рыбами, составила 8.1 г/м<sup>2</sup>, на долю личинок хирономид (главным образом, *Procladius ferrugineus* и виды из рода *Chironomus*) и моллюсков (*Dreissena polymorpha*) приходилось 46.2% и 38.2% биомассы кормовых животных, соответственно (табл. 2). В центральном районе, по сравнению с верхним, величина кормового бентоса была ниже в 1.5 раза, 59.5% ее обеспечивали личинки хирономид, в основном виды из рода *Chironomus*. В приплот-

инном районе отмечена минимальная биомасса кормовых макробеспозвоночных (3.2 г/м<sup>2</sup>), доли личинок хирономид и олигохет одинаковы: по 42.2%.

В целом, по величине биомассы макрозообентоса Камское водохранилище осенью 2016 г. относилось к водоемам мезотрофного типа [Китаев, 2007].

Анализ многолетней динамики осеннего макрозообентоса Камского водохранилища показывает, что значительных изменений в структуре донных сообществ и их количественном развитии не отмечено. В верхнем районе к настоящему времени наблюдается некоторое снижение биомассы кормо-

вого зообентоса, главным образом за счет мелких двусторчатых моллюсков. В центральном районе биомасса животных, доступных для рыб, с 2007 остается относительно постоянной (более 5.0 г/м<sup>2</sup>) и определяется развитием видов из рода *Chirono-*

*mus* и представителей сем. Tubificidae. В приплотинном районе в 2015–2016 гг. величина кормовой биомассы находится на уровне 2001–2004 гг. (табл. 3).

Таблица 3

**Многолетняя динамика осенней биомассы (г/м<sup>2</sup>) основных групп кормового макрозообентоса в разных районах Камского плеса**

Группа	Верхний			Центральный			Приплотинный		
	2001-2004	2007-2012	2015-2016	2001-2004	2007-2012	2015-2016	2001-2004	2007-2012	2015-2016
Олигохеты	1.6	0.5	0.3	0.8	1.7	2.7	1.3	1.3	1.2
Моллюски	1.5	2.7	1.8	0.3	0.4	<0.1	0.4	1.0	0.2
Хирономиды	2.4	1.5	1.9	1.7	3.6	3.6	0.6	1.9	0.7
Прочие	0.1	0.8	0.2	0.1	<0.1	0.2	0.1	<0.1	0.2
<b>Всего</b>	<b>5.6</b>	<b>5.5</b>	<b>4.2</b>	<b>2.9</b>	<b>5.7</b>	<b>6.5</b>	<b>2.4</b>	<b>4.2</b>	<b>2.3</b>

Примечание. К группе Прочие относятся ракообразные, личинки ручейников, поденок и мотыльков.

Исследование бентофауны заливов Камского водохранилища в последний раз проводилось осенью 2012 г.

Наибольшее видовое разнообразие наблюдалось в Сылвенском и Чусовском заливах: 119 и 121 таксон, соответственно. В Обвинском заливе отмечено 89 видов, в Иньвенском и Косьвинском заливах зарегистрировано минимальное число видов (60 и 65), что связано с их сильным загрязнением.

Косьвинский залив загрязняется стоками Кизеловско-Губахинского промзла. В самой р. Косье качество воды очень низкое. По данным сайта <http://permeology.ru> в период с 2000 по 2015 гг. среднегодовые концентрации железа в р. Косье находились в пределах от 25 до 45 ПДК, марганца – от 7 до 16 ПДК, меди – от 2 до 3 ПДК. Максимальные концентрации железа варьировали от 53 до – 110 ПДК, марганца от 15 до 22 ПДК. Основ-

ная причина загрязнения вод р. Косьвы – самоизлив шахтных вод с закрытых шахт Кизеловского угольного бассейна. Иньвенский залив до конца 80-х гг. XX в. засорялся древесиной и остатками лесосплава, сохранившимися до сих пор (фактически все дно устлано древесиной). Донные сообщества, сформированные в таких условиях, характеризуются упрощенной структурой и низким уровнем количественного развития. Так, в Косьвинском заливе в течение всего периода наших исследований регистрируются минимальные величины биомассы бентоса, а в Иньвенском – массовое развитие получают устойчивые к загрязнению виды из рода *Chironomus*.

Средняя биомасса гидробионтов Обвинского залива осенью 2012 г. составила 3.9 г/м<sup>2</sup>, на долю *Procladius ferrugineus* и видов из рода *Chironomus* приходилось 54.5% биомассы макрозообентоса (табл. 4).

Таблица 4

**Количественное развитие основных групп макрозообентоса в заливах Камского водохранилища осенью 2012 г.**

Группа	Камский плес			Чусовской плес	
	Иньвенский	Косьвинский	Обвинский	Чусовской	Сылвенский
Олигохеты	0.6	0.2	0.7	0.3	0.7
Брюхоногие моллюски: крупные	17.4	–	–	3.2	6.9
Они же мелкие	–	<0.1	0.3	0.1	3.6
Двусторчатые моллюски крупные	–	–	–	–	81.9
Они же мелкие	0.5	–	0.4	2.7	31.1
Ракообразные	–	–	<0.1	0.3	3.7
Хирономиды	3.2	0.6	2.4	0.8	3.5
Прочие	<0.1	<0.1	0.1	0.2	0.3
<b>Всего</b>	<b>21.7</b>	<b>0.8</b>	<b>3.9</b>	<b>7.6</b>	<b>131.7</b>
<b>Всего кормового зообентоса</b>	<b>4.3</b>	<b>0.8</b>	<b>3.9</b>	<b>4.4</b>	<b>42.9</b>

Примечание. К группе Прочие относятся пиявки, ракообразные, личинки ручейников, поденок и мотыльков.

В Чусовском заливе доминирующее развитие получал моллюск *Viviparus viviparus*, составляя 43.2% общей биомассы. Основу кормового зообентоса слагали младшевозрастные особи *Dreissena*

*polymorpha* (65.8%), на долю личинок хирономид приходилось 18.7% (табл. 4).

Донная фауна Сылвенского залива, по сравнению с другими заливами, значительно богаче. Для

залива с момента его образования и в период наших исследований характерны максимальные на всем водохранилище показатели развития макрозообентоса, обеспеченные большой плотностью поселений дрейссенид, занявших все доступные биотопы. Средняя общая биомасса макрозообентоса осенью 2012 г. составила 131.7 г/м<sup>2</sup>, кормовая – 42.9 г/м<sup>2</sup>, на долю младшевозрастных особей дрейссены приходилось 70.4 % кормовой биомассы (табл. 4). Только в бентоценозах с доминированием дрейссенид массовое развитие получает *Gmelinoides fasciatus*, так на одном из участков нижней части залива его биомасса достигала 36 г/м<sup>2</sup>. Обилие ракообразных характерно для сообществ с доминированием дрейссенид [Дрейссена ..., 1994; Щербина, 2009].

По уровню развития осеннего макрозообентоса в 2012 г. по шкале трофности, предложенной С.П.

Китаевым [2007], Косьвинский залив являлся водоемом  $\alpha$ -олиготрофного типа, Иньвенский, Обвинский и Чусовской заливы –  $\alpha$ -мезотрофного, а Сылвенский – эвтрофного типа.

Сравнивая результаты исследований макрозообентоса в 2010–2012 гг. с данными в период 2001–2004 гг., можно отметить, что к 2012 г. в Косьвинском заливе биомасса макрозообентоса снизилась в 2.5 раза, что свидетельствует о крайне неблагоприятных условиях для развития зообентоса. В Иньвенском, Обвинском и Чусовском заливах, наоборот, произошло увеличение биомассы кормовых организмов в 1.2–2.2 раза, главным образом, за счет личинок хирономид и младшевозрастных особей дрейссены. В Сылвенском заливе также отмечается значительный рост биомассы (в 3.3 раза), что связано с массовым распространением в заливе бугской дрейссены (табл. 5).

Таблица 5

**Многолетняя динамика осенней биомассы (г/м<sup>2</sup>) основных групп кормового макрозообентоса в заливах Камского водохранилища**

Группа	Иньвенский		Косьвинский		Обвинский		Чусовской		Сылвенский	
	2001-2004	2012	2001-2004	2012	2001-2004	2012	2001-2004	2010-2012	2001-2004	2010-2012
Олигохеты	0.3	0.8	0.5	0.2	1.2	0.7	0.7	0.5	1.4	0.9
Моллюски	0.1	0.2	0.8	<0.1	0.2	0.7	1.3	3.0	25.8	96.4
Хирономиды	1.8	3.8	0.8	0.6	1.4	2.4	1.6	0.9	3.6	2.4
Прочие	–	<0.1	<0.1	<0.1	–	<0.2	0.1	0.2	0.6	3.1
<b>Всего</b>	<b>2.2</b>	<b>4.8</b>	<b>2.1</b>	<b>0.8</b>	<b>2.8</b>	<b>3.8</b>	<b>3.7</b>	<b>4.6</b>	<b>31.4</b>	<b>102.8</b>

Примечание. К группе Прочие относятся ракообразные, личинки ручейников, поленок и мокрецов.

Средняя общая биомасса макрозообентоса Воткинского водохранилища летом 2016 г. составляла 177.1 г/м<sup>2</sup> при численности 8.2 тыс. экз./м<sup>2</sup>, однако 90% ее приходилось на долю *Viviparus viviparus* (см. табл. 2). Биомасса кормовых организмов была значительно ниже (4.8 г/м<sup>2</sup>), доли *Corophium curvispinum* и олигохет примерно одинаковы (34% и 31%, соответственно).

В распределении бентофауны по районам наблюдается следующая тенденция. Верхний район характеризовался значительным количественным развитием зообентоса, в кормовом бентосе доминировали *Corophium curvispinum*, составляя 50.5% биомассы (см. табл. 2). В центральном районе биомасса кормовых организмов снижается в 1.8 раз, 41.5% ее приходилось на долю личинок хирономид и 31.5% – олигохет. Минимальные величины биомассы отмечены в приплотинном районе, доминирующее развитие получали олигохеты, главным образом представители сем. Tubificidae (93.5% биомассы макрозообентоса).

По уровню развития макрозообентоса Воткинского водохранилища летом 2016 г. по шкале С.П. Китаева [2007] относилось к водоемам мезотрофного типа.

Сравнивая полученные нами данные по уровню развития макрозообентоса в 2015–2016 гг. с исследованиями прошлых лет, следует отметить, что к 2007–2009 гг. в водоеме произошло значительное увеличение кормовой биомассы макрозообентоса (в 2.9–7.5 раз), главным образом за счет массового развития младшевозрастных особей *Dreissena polymorpha* и каспийских ракообразных (табл. 6).

С 2010 г. и по настоящее время в водоеме отмечается практически повсеместное исчезновение поселений дрейссены с ранее занимаемых ими биотопов, главным образом, в верхнем и центральном районах. На наш взгляд это связано с ухудшением кислородных условий в водоеме в 2010 г. из-за массового развития синезеленых водорослей [Истомина, 2015]. Уменьшение доли ювенильной дрейссены привело к снижению кормовой биомассы макрозообентоса в 1.8–4.7 раз (табл. 6). Вместе с дрейссеной из состава бентоценозов почти полностью «выпали» доминировавшие в «мягком» бентосе крупные каспийские ракообразные *Dikerogammarus haemobaphes*, уступив место имеющему гораздо меньшие размеры *Corophium curvispinum*, а биомасса олигохет уменьшилась в 1.7–3.2 раза. Преобладающее развитие в кормовом бентосе центрального и приплю-

тинного районов, как и в период 2000–2003 гг., вновь получили представители сем. Pisidiidae и личинки хирономид (главным образом виды р. *Chironomus*), на долю которых приходится более

60% биомассы. В верхнем районе значительна доля *Corophium curvispinum* (37% биомассы кормовых организмов).

Таблица 6

**Многолетняя динамика летней биомассы ( $\text{г}/\text{м}^2$ ) основных групп кормового макрозообентоса в разных районах Воткинского водохранилища**

Группа	Верхний			Центральный			Приплотинный		
	2000-2003	2007-2009	2010-2016	2000-2003	2007-2009	2010-2016	2000-2003	2007-2009	2010-2016
Олигохеты	0.4	1.0	0.6	0.8	2.1	0.7	0.7	2.1	0.6
Моллюски	1.1	0.4	1.0	0.6	9.0	1.6	–	3.0	0.6
Ракообразные	0.1	4.5	1.5	–	2.0	0.3	<0.1	0.1	0.1
Хирономиды	0.4	0.7	0.8	0.5	0.7	0.5	0.8	1.2	0.6
Прочие	0.6	0.5	0.1	–	0.1	<0.1	–	–	<0.1
<b>Всего</b>	<b>2.6</b>	<b>7.1</b>	<b>4.0</b>	<b>1.9</b>	<b>13.9</b>	<b>3.1</b>	<b>1.5</b>	<b>6.4</b>	<b>1.9</b>

Отсутствие скоплений дрейссены повлияло на трофический статус водоема. И если в 2007–2009 гг. Воткинское водохранилище по величине биомассы кормовых организмов относилось к водоемам  $\beta$ - мезотрофного типа, то в настоящее время верхний и центральный районы являются  $\alpha$ - мезотрофными, а приплотинный - олиготрофным. Исключение составляет только участок глубоководной зоны приплотинного района (у пос. Елово), на серых илах которого с 2009 г. регистрируются совместные поселения *Dreissena bugensis* и *Dreissena polymorpha*., так в период с 2009 по 2013 гг. биомасса животных, используемых в пищу рыбами, здесь составляла более  $60 \text{ г}/\text{м}^2$ , младшевозрастные особи обоих видов дрейссен обеспечивали своим развитием 85% кормовой биомассы.

### Заключение

Анализ многолетней динамики макрозообентоса исследованных водохранилищ показывает, что для Камского водохранилища практически за все время его существования были характерны низкие величины кормовой биомассы. Трофический статус водоема варьировал от олиготрофного до  $\alpha$ - мезотрофного. В Воткинском водохранилище величины кормовой биомассы в 1960–1970 гг. определялись массовым развитием представителей сем. Tubificidae (что было связано с поступлением в водоем неочищенных сточных вод с территории г. Перми и с Краснокамского ЦБК) [Биология .... 1988], а в 2007–2009 гг. – развитием младшевозрастных особей *Dreissena polymorpha* в глубоководной зоне. В эти периоды трофический статус водоема оценивался как эвтрофный и  $\beta$ - мезотрофный. Все остальное время по величине биомассы кормовых организмов Воткинское водохранилище, так же, как и Камское, относилось к водоемам олиготрофного и  $\alpha$ - мезотрофного типа.

Низкий трофический статус среднекамских водохранилищ определяется значительными объе-

мами зимне–весенней сработки уровня воды: в Камском водохранилище осушается 78.05% от общего объема при НПУ, а в Воткинском – 40.72% [Калинин, 2009]. В результате мелководья Камского и Воткинского водохранилищ практически на всем их протяжении олиготрофны. Биомасса кормового макрозообентоса на глубинах до 2.0 м за весь период наших исследований не превышала  $2.0 \text{ г}/\text{м}^2$ . В стабильных условиях глубоководной зоны водоемов (глубины более 5.0 м) сформировались преимущественно пелофильные донные сообщества, биомасса кормового зообентоса в которых определяется степенью развития видов из рода *Chironomus* и сем. Tubificidae и варьирует в пределах от 3.5 до  $12.7 \text{ г}/\text{м}^2$ .

Таким образом, одним из основных факторов, оказывающим неблагоприятное воздействие на количественное развитие зообентоса Камского и Воткинского водохранилищ, является глубокая сработка уровня воды. В настоящее время оба водоема практически на всем их протяжении характеризуются низким уровнем трофности. Единственным исключением являются Сылвенский залив Камского и небольшой участок глубоководной зоны приплотинного района Воткинского водохранилища, которые, благодаря массовому развитию младшевозрастных особей дрейссенид и ракообразных, можно отнести к мезо- и эвтрофным.

Выражаю свою глубокую признательность руководителям Пермского отделения ФГБНУ «ГосНИОРХ» Ю.И. Щербенку и А.Г. Мельниковой за помощь в организации сбора материала; профессору кафедры зоологии беспозвоночных и водной экологии ПГНИУ М.С. Алексеевниной и в.н.с. ИБВВ РАН Г.Х. Щербине за консультации, а также всем сотрудникам ФГБНУ «ГосНИОРХ», принимавшим участие в сборе материала.

**Библиографический список**

- Алексеевнина М.С., Губанова И.Ф. Характер развития бентофауны в Камском водохранилище // Комплексные исследования рек и водохранилищ Урала. Пермь, 1983. С. 74–80.
- Антонов П.И. О проникновении двусторчатого моллюска *Dreissena bugensis* (Andr.) в Волжские водохранилища // Экологические проблемы бассейнов крупных рек: тез. Междунар. конф. Тольятти, 1993. С. 52–53.
- Антонов П.И. Биоинвазивные организмы в водоемах средней Волги // Самарская Лука: проблемы глобальной и региональной экологии. 2008. Т. 17, № 3 (25). С. 500–517.
- Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах. М.; СПб., 2004. 436 с.
- Биология Воткинского водохранилища. Иркутск, 1988. 184 с.
- Дрейссена *Dreissena polymorpha* (Pall.) (Bivalvia, Dreissenidae). Систематика, экология, практическое значение. М., 1994. 239 с.
- Зинченко Т.Д. и др. Распределение инвазивных видов в составе донных сообществ Куйбышевского водохранилища: анализ многолетних исследований // Известия Самарского научного центра РАН. 2008. Т. 2, № 10. С. 547–558.
- Истомина А.М. Влияние распространения моллюсков семейства Dreissenidae на структуру донных сообществ среднекамских водохранилищ // Поволжский экологический журнал. 2015. № 1. С. 23–32.
- Истомина А.М., Поздеев И.В., Щербина Г.Х. Первая находка *Dreissena bugensis* (Andrusov, 1897) (Bivalvia: Dreissenidae) в среднекамских водохранилищах // Биология внутренних вод. 2012. № 1. С. 107–108.
- Истомина А.М. и др. Характеристика зоопланктона, макрозообентоса и ихтиофауны верхнего участка Камско-Бельского плеса Нижнекамского водохранилища // Современные проблемы водохранилищ и их водосборов: тр. Междунар. науч.-практ. конф. Пермь, 2015. С. 257–261.
- Калинин В.Г. О внутрисезонном распределении зимних расходов воды через ГЭС камских водохранилищ // Современные проблемы водохранилищ и их водосборов. Пермь, 2009. Т. 1. С. 51–54.
- Китаев А.Б. Водный баланс Камского и Воткинского водохранилищ (многолетний аспект) // Современные проблемы водохранилищ и их водосборов: тр. Междунар. науч.-практ. конф. Пермь, 2009. Т. 1. С. 54–57.
- Китаев С.П. Основы лимнологии для гидробиологов и ихтиологов. Петрозаводск, 2007. 395 с.
- Курина Е.М. Разнообразие, динамика распространения и структурная организация чужеродных видов бентоса Саратовского водохранилища // Российский журнал биологических инвазий. 2016. Т. 9, № 4. С. 97–111.
- Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М. 1975. 240 с.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д. Схема процесса формирования бентоса в водохранилищах средней полосы СССР // Вопросы экологии. 1962. Т. 5. С. 143–144.
- Филинова Е.И., Малинина Ю.А., Шляхтин Г.В. Биоинвазии в макрозообентосе Волгоградского водохранилища // Экология. 2008. № 3. С. 206–210.
- 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. СПб., 2009. 49 с.
- Яковлев В.А., Ахметзянова Н.Ш., Яковлева А.В. Встречаемость, распределение и размерно-весовые характеристики *Lithoglyphus naticoides* (Gastropoda: Hydrobiidae) в верхней части Куйбышевского водохранилища // Российский журнал биологических инвазий. 2009. Т. 2, № 1. С. 50–65.
- Яковлева А.В., Яковлев В.А. Современная фауна и количественные показатели инвазивных беспозвоночных в зообентосе верхних плесов Куйбышевского водохранилища // Российский журнал биологических инвазий. 2010. Т. 3, № 2. С. 97–111.

**References**

- Alexeevna M.S., Gubanova I.F. [Developmental character of benthofauna in Kama reservoir]. *Kompleksnye issledovanija rek i vodochranilišč Urala* [Complex investigations of rivers and reservoirs on Urals]. Perm, 1983, pp. 74-80. (In Russ.).
- Antonov P.I. [On bivalve mollusk *Dreissena bugensis* (Andr.) introduction in Volga reservoirs] *Ekologičeskie problemy basseonov krupnych rek* [Ecological problems of the major river basins. Abstracts of the international conference]. Tolyatti, 1993, pp. 52-53. (In Russ.).
- Antonov P.I. [Bioinvasion organisms at the lakes of Middle Volga]. *Samarskaja Luka: problemy global'noj i regional'noj ekologii*, V. 17, N 3(25) (2008): pp. 500-517. (In Russ.).
- Biologičeskie invazii v vodnyh i nazemnyh ekosistemach* [Biological invasions in aquatic and terrestrial ecosystems]. Moscow-St-Petersburg, 2004. 436 p. (In Russ.).
- Biologija Воткинского водохранилища* [Biology of Votkinsk reservoir]. Irkutsk, 1988. 184 p. (In Russ.).
- Dreissena Dreissena polymorpha* (Pall.) (Bivalvia, Dreissenidae). *Sistematika, ekologija, praktičeskoe značenie* [Freshwater Zebra mussel *Dreissena polymorpha* (Pall.) (Bivalvia, Dreissenidae). Systematics, ecology, practical meaning]. Moscow, 1994. 239 p. (In Russ.).
- Zinchenko T.D., Golovatjuk L.V., Zagorskaya E.P., Antonov P.I. [Distribution of invasive species as a part of the bottom communities in the Kuibyshev water reservoir: analysis of long-term researches]. *Izvestija Samarskogo naučnogo centra RAN*, V. 2, N 10 (2008): pp. 547-558. (In Russ.).
- Istomina A.M. [Impact of dreissenid irradiation on



- benthic communities composition in middle kama reservoirs]. *Povolžskij ékologičeskij žurnal*, N 1 (2015): pp. 23-32. (In Russ.).
- Istomina A.M., Pozdeev I.V., Shcherbina G. Kh. [The first finding of Qugga mussel (*Bivalvia*, *Dreissenidae*) in the middle kama reservoirs]. *Biologija vnutrennich vod*, N 1 (2012): pp. 107-108. (In Russ.).
- Istomina A.M., Istomin S.G., Krainev E.Yu., Kuznietsova E.M., Melekhin M.S., Ogorodov S.P. [Zooplankton, makrobenthos and fish fauna of upper Kama-Belaya reach of Nizhnekamsk reservoir]. *Sovremennye problemy vodochranilišč i ich vodosborov* [Modern problems of reservoirs and watersheds. V international scientific-practical conference]. Perm, 2015, V. 2, pp. 257-261. (In Russ.).
- Kalinin V.G. [About season inside distribution of winter drain through the hydroelectric power stations on kama's reservoirs]. *Sovremennye problemy vodochranilišč i ich vodosborov* [Modern problems of reservoirs and watersheds. International scientific-practical conference]. Perm, 2009, V. 1, pp. 51-54. (In Russ.).
- Kitaev S.P. *Osnovy limnologii dlja gidrobiologov i ichtiologov* [Basic limnology for hydrobiologists and ichthyologists]. Petrozavodsk, 2007. 395 p. (In Russ.).
- Kitaev A.B. [Water balance of Kama and Воткинский water basins (long-term aspect)] *Sovremennye problemy vodochranilišč i ich vodosborov* [Modern problems of reservoirs and watersheds. International scientific-practical conference]. Perm, 2009, V. 1, pp. 54-57. (In Russ.).
- Kurina E.M. [Diversity, dynamics of distribution and structure of communities of benthic alien species in Saratov reservoir]. *Rossiyskij žurnal biologičeskich invazij*, V. 9, N 4 (2016): pp. 69-84. (In Russ.).
- Metodika izučeniya biogeocenzov vnutrennich vodoemov* [Methods of inland waters biogeocenoses investigation]. Moscow, 1975. 240 p. (In Russ.).
- Mordukhai-Boltovskoy F.D. [Reservoirs benthos development pattern in USSR midlands]. *Voprosy ékologii*, V. 5 (1962): pp. 143-144. (In Russ.).
- Filinova E.I., Malinina Yu.A., Shlyakhtin G.V. [Bioinvasions in macrozoobenthos of the Volgograd reservoir]. *Ékologija*, N 3 (2008): pp. 206-210. (In Russ.).
- Shcherbina G.Kh. *Izmenenie vidovogo sostava i strukturno-funkcional'nykh charakteristik makrozoobentosa vodnykh ékosistem severo-zapada Rossii pod vlijaniem prirodnykh i antropogennykh faktorov. Avtoref. diss. dokt. biol. nauk* [Changes in macrobenthos species composition, structural and functional characteristics in aquatic ecosystems of Russia North-West under natural and anthropogenous impacts. Abstract doct.diss.]. St-Petersburg, 2009. 49 p. (In Russ.).
- Yakovlev V.A., Akhmetzyanova N.Sh., Yakovleva A.V. [*Lithoglyphus naticoides* (Gastropoda: Hydrobiidae) in the upper part of the Kuybyshev water reservoir]. *Rossiyskij žurnal biologičeskich invazij*, V. 2, N 1 (2009): pp. 50-65. (In Russ.).
- Yakovleva A.V., Yakovlev V.A. [Modern fauna and quantitative parameters of invasive invertebrates in zoobenthos of upper reaches of the Kuybyshev reservoir]. *Rossiyskij žurnal biologičeskich invazij*, V. 3, N 2 (2010): pp. 97-111. (In Russ.).

Поступила в редакцию 18.06.2017

#### Об авторе

Истомина Анна Михайловна, кандидат биологических наук, зав. лабораторией экологии водоемов  
Пермское отделение ФГБНУ «ГосНИОРХ»  
**ORCID:** 0000-0003-0843-1393  
614002, Пермь, ул. Чернышевского, 3;  
annamk@yandex.ru; (342)2165070  
доцент кафедры зоологии беспозвоночных и водной экологии  
ФГБОУВПО «Пермский государственный национальный исследовательский университет»  
614990, Пермь, ул. Букирева, 15

#### About the author

Istomina Anna Mikhaylovna, candidat of biology, head of the laboratory of ecology of water bodies Perm Branch FSBSI «GosNIORH».  
**ORCID:** 0000-0003-0843-1393  
3, Chernyshevsky str., Perm, Russia, 614002;  
annamk@yandex.ru; (342)2165070  
associate professor of Department of invertebrate zoology and water ecology  
Perm State University.  
15, Bukirev str., Perm, Russia, 614990

