

УДК 574.587

## ВЛИЯНИЕ РАСПРОСТРАНЕНИЯ МОЛЛЮСКОВ СЕМЕЙСТВА DREISSENIDAE (BIVALVIA) НА СТРУКТУРУ ДОННЫХ СООБЩЕСТВ СРЕДНЕКАМСКИХ ВОДОХРАНИЛИЩ

А. М. Истомина

Пермское отделение ФГБНУ «ГосНИОРХ»  
Россия, 614002, Пермь, Чернышевского, 3  
E-mail: annamk@ya.ru

Поступила в редакцию 18.05.14 г.

**Влияние распространения моллюсков семейства Dreissenidae (Bivalvia) на структуру донных сообществ среднекамских водохранилищ.** – Истомина А. М. – Обсуждается распространение и количественное развитие моллюсков сем. Dreissenidae в Камском и Воткинском водохранилищах, оценивается влияние моллюсков на структуру донных сообществ водоёмов.

*Ключевые слова:* *Dreissena polymorpha*, *D. bugensis*, макрозообентос, Камское водохранилище, Воткинское водохранилище.

**Impact of Dreissenid (Bivalvia) irradiation on the benthic communities composition in Middle Kama reservoirs.** – Istomina A. M. – Dreissenid irradiation and quantitative rates in the benthic communities of the Kama and Votkinsk reservoirs are discussed. The impact of these mollusks on the structure of benthic communities of the studied water bodies is estimated.

*Key words:* *Dreissena polymorpha*, *D. bugensis*, macrobenthic community, Kama reservoir, Votkinsk reservoir.

### ВВЕДЕНИЕ

Среднекамские водохранилища (Камское и Воткинское) являются основными рыбохозяйственными объектами Пермского края. Заполнение Камского водохранилища – самого северного в каскаде водоёмов, созданных на р. Каме, произошло в 1954 – 1956 гг., Воткинского – в 1962 – 1964 гг.

Анализ многолетней динамики структуры макрозообентоса показал, что формирование бентофауны в среднекамских водохранилищах в целом соответствовало схеме, предложенной Ф. Д. Мордухай-Болтовским (1962) для водохранилищ р. 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 (Грандилевская-Дексбах, 1961; Громов и др., 1970; Алексеева, Гореликова, 1988).

В период некоторой стабилизации донных сообществ (70-е гг. XX в.) Камское водохранилище по величине биомассы бентофауны по шкале трофности, предложенной С. П. Китаевым (2007), оценивалось как мезотрофное. Уровень количественного развития зообентоса Воткинского водохранилища был значительно выше и определялся массовым развитием олигохет, преимущественно представителей сем. Tubificidae (Алексеева, 1988; Алексеева, Гореликова, 1988). Трофический статус водоёма в этот период оценивался как эвтрофный.

В 80-е гг. XX в. в среднекамских водохранилищах произошло значительное увеличение общей биомассы макрозообентоса за счет развития крупных моллюсков из семейств Viviparidae, Unionidae и Dreissenidae. Одновременно с этим, вместо прогнозируемого повышения кормности водоёмов, наблюдалось снижение биомассы «мягкого» бентоса, главным образом, за счет олигохет, что позволило в период 1980 – 1990 гг. считать их олиготрофными (Алексеевнина, Каган, 2004; Истомина, 2007).

С 2000 г. в обоих водоёмах наблюдаются довольно высокие общие биомассы макрозообентоса, причем в Воткинском водохранилище более 50% общей биомассы приходится на долю *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1774). Биомасса кормового бентоса в Камском водохранилище по-прежнему невелика, а в Воткинском – напрямую зависит от распространения дрейссенид.

Цель работы – установить современный уровень количественного развития представителей Dreissenidae и оценить влияние моллюсков на структуру донных сообществ водоёмов.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом для настоящей работы послужили пробы макрозообентоса, собранные в 2000 – 2012 гг. в среднекамских водохранилищах. В обоих водоёмах исследовали верхние, центральные и приплотинные районы, а в Камском водохранилище – и наиболее крупные заливы (Иньвенский, Косьвинский, Обвинский, Сылвенский и Чусовской) (рисунок). На Камском водохранилище пробы отбирали на 34 разрезах, на Воткинском – на 9. Кроме этого использованы материалы многолетних экспедиционных и стационарных наблюдений, проводимых сотрудниками Пермского университета и Пермского отделения ГосНИОРХ с первых лет существования водоёмов. Сбор и обработка материала проведены по общепринятой гидробиологической методике (Методика изучения..., 1975).

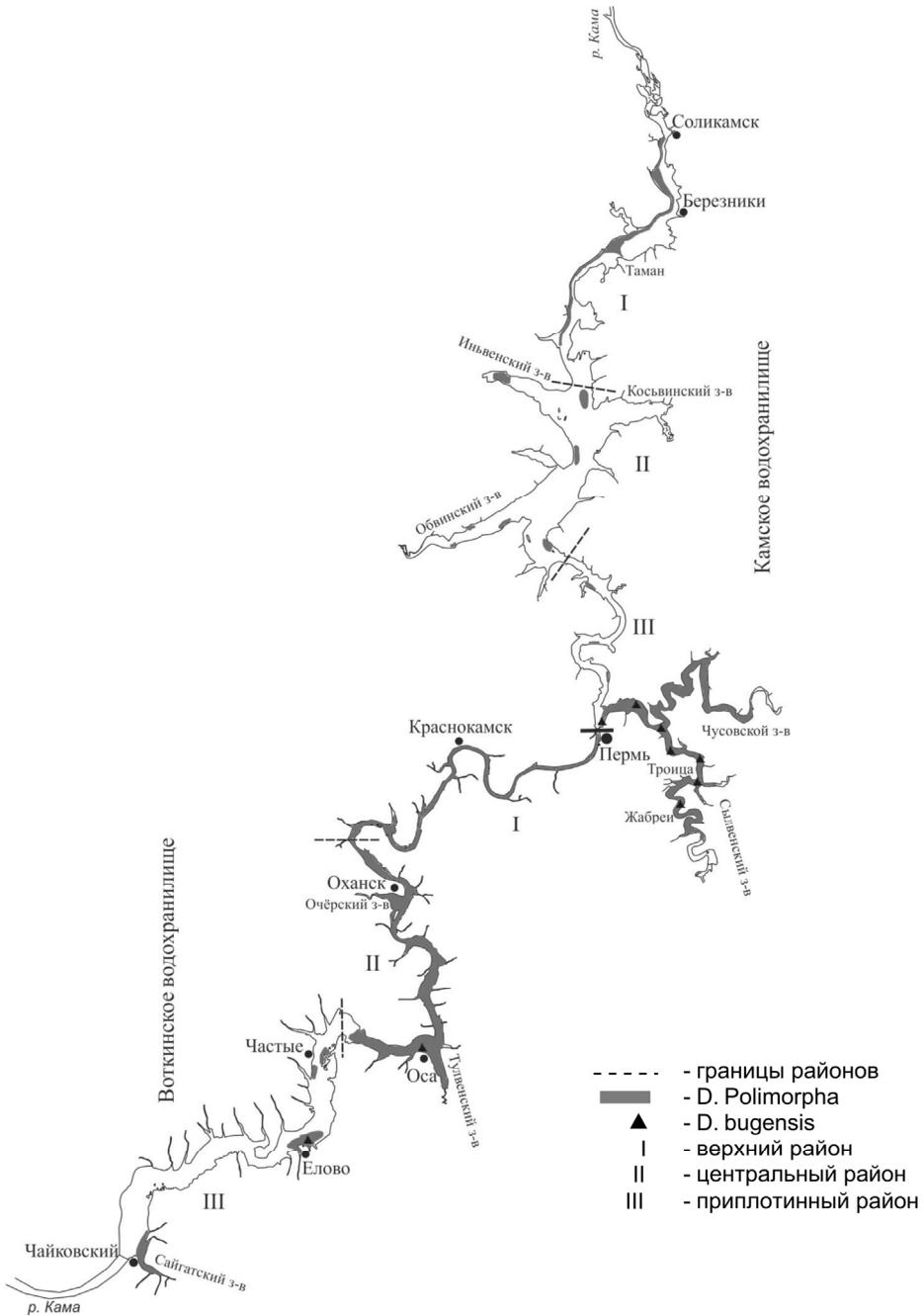
## РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

До 50-х гг. XX в. ареал *Dreissena polymorpha* ограничивался нижним течением р. Кама до впадения р. Белая. С зарегулированием стока р. Кама дрейссена постепенно начала осваивать новые территории. Так, в Камском водохранилище моллюск впервые был обнаружен в 1959 г. в Сылвенском заливе, где в дальнейшем занял все свободные биотопы и стал самой массовой формой бентофауны, вытеснив других фильтраторов. В 1960 г. дрейссена отмечена в Чусовском заливе, попав туда из Сылвенского, а в более северном Обвинском заливе первые находки дрейссены были сделаны только в 1972 г. (Громов, 1965; Губанова, Серкина, 1980).

К концу 80-х гг. XX в. дрейссена значительно расширила свой ареал, распространившись практически по всему Камскому водохранилищу и «заняла» биотопы с умеренно-заиленными песчано-гравийными грунтами, а также участки с затопленным лесом (Алексеевнина, 1988).

В Воткинском водохранилище единичные экземпляры дрейссены впервые были обнаружены в 1964 г. С 1968 г. моллюск образовал плотные скопления на за-

## ВЛИЯНИЕ РАСПРОСТРАНЕНИЯ МОЛЛЮСКОВ



Карта-схема Камского и Воткинского водохранилищ

топленной древесине и створках унионид в приплотинном районе и Очерском, Тулвенском и Сайгатском заливах (Громов и др., 1975). В последующие годы моллюск распространился в русловой зоне водохранилища и левобережном мелководье среднего района, где после зарегулирования стока р. Кама были затоплены леса (Алексеевнина, Гореликова, 1988).

В Камском водохранилище в период наших исследований *D. polymorpha* в Камском плёсе встречается на галечно-песчаных грунтах правобережного мелководья (глубины от 3.5 до 5.0 м) и русловой зоны верхнего района, но количество моллюсков невелико и их доля в общей биомассе не превышает 10% (табл. 1). Исключение составляет зона выклинивания подпора (район пос. Таман), где на глубинах от 3.5 до 8.0 м дрейссена образует массовые поселения, достигая в отдельные годы 10 тыс. экз./м<sup>2</sup> при биомассе 8000 г/м<sup>2</sup>. Практически на всем протяжении центрального и приплотинного районов дрейссена отмечается единично.

**Таблица 1**

Зональное распределение осенней биомассы (г/м<sup>2</sup>) кормовых организмов в Камском водохранилище в 2000 – 2012 гг.

Районы	Года	Всего зообентоса	Кормовой бентос						Всего
			Олигохеты	Дрейссена	Прочие моллюски	Ракообразные	Хирономиды	Прочие	
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Мелководная зона (глубины до 3.0 м)									
Камский плёс									
Верхний	2001–2004	42.19	1.12	0.52	1.24	0.01	2.62	0.09	5.60
	2007–2012	145.31	0.97	0.63	1.49	0.01	1.36	0.43	4.89
Центральный	2001–2004	0.95	0.21	0.16	–	0.08	0.55	0.02	1.02
	2007–2012	6.86	0.22	0.04	0.07	–	0.32	0.01	0.66
Приплотинный	2001–2004	3.27	0.26	0.3	0.15	0.21	0.84	0.15	1.91
	2007–2012	3.31	0.18	0.02	0.44	0.01	0.54	0.02	1.21
Заливы водохранилища									
Иньвенский	2001–2004	1.30	0.29	0.03	0.09	–	0.83	–	1.24
	2007–2012	17.06	0.60	0.12	0.19	–	3.48	0.01	4.4
Косьвинский	2001–2004	0.98	0.20	–	0.03	–	0.44	0.02	0.69
	2007–2012	0.32	0.08	–	–	–	0.3	0.2	0.58
Обвинский	2001–2004	35.4	0.54	0.45	–	–	0.61	–	1.6
	2007–2012	2.31	0.38	0.21	0.33	0.01	1.37	–	2.3
Чусовской	2001–2004	25.42	0.33	1.40	0.23	0.02	1.23	0.19	3.4
	2007–2012	5.11	0.30	0.93	0.75	0.02	0.65	0.05	2.7
Сылвенский	2001–2004	259.71	1.21	67.63	1.00	0.73	3.07	0.12	73.76
	2007–2012	277.94	0.70	130.23	2.80	2.30	1.88	0.02	137.93
Глубоководная зона (глубины более 5.0 м)									
Камский плёс									
Верхний	2001–2004	44.29	2.29	0.47	0.4	–	2.01	0.01	5.18
	2007–2012	8.10	0.55	0.03	0.37	–	0.74	0.23	1.92
Центральный	2001–2004	15.84	1.42	0.21	–	–	2.91	0.01	4.55
	2007–2012	11.38	3.86	–	–	–	7.52	0.01	11.39
Приплотинный	2001–2004	5.65	2.18	–	0.02	–	1.87	–	4.07
	2007–2012	8.49	3.60	–	0.12	–	4.77	–	8.49

ВЛИЯНИЕ РАСПРОСТРАНЕНИЯ МОЛЛЮСКОВ

Окончание табл. 1

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Заливы водохранилища									
Иньвенский	2001–2004	4.05	0.26	–	–	–	3.76	–	4.02
	2007–2012	6.45	1.09	–	0.08	–	4.47	0.01	5.65
Косьвинский	2001–2004	4.89	1.10	–	2.21	–	1.51	–	4.82
	2007–2012	2.83	1.24	–	0.03	–	1.56	–	2.83
Обвинский	2001–2004	9.82	3.51	–	–	–	4.35	–	7.86
	2007–2012	2.83	0.99	1.62	–	–	0.2	–	2.81
Чусовской	2001–2004	9.62	1.47	0.08	–	–	2.38	–	3.93
	2007–2012	81.33	0.63	1.83	0.05	0.01	0.67	0.01	3.2
Сылвенский	2001–2004	84.19	1.66	1.43	–	0.01	4.78	0.01	7.89
	2007–2012	49.65	0.84	7.60	0.01	0.17	2.21	–	10.83

*Примечание.* К группе «прочие» относятся личинки подёнок, ручейников и двукрылых, за исключением личинок хирономид; прочерк – отсутствие животных.

Что касается заливов Камского водохранилища, то дрейссена зарегистрирована во всех, за исключением Косьвинского, где она до сих пор так и не была обнаружена, по-видимому, из-за сильного загрязнения его шахтными водами. В Иньвенском заливе дрейссена отмечена только в верховье в количестве нескольких экземпляров, биомасса ее здесь не превышает  $0.5 \text{ г/м}^2$ , а в Обвинском – единично встречается на всем протяжении (см. табл. 1).

Единственный участок на всем Камском водохранилище, где дрейссена получила широкое распространение – это Сылвенский и Чусовской заливы (см. табл. 1). Так, в Чусовском заливе наибольшая встречаемость моллюска зафиксирована в средней его части на заиленных каменисто-галечных грунтах мелководной зоны, в 2010 – 2012 гг. плотность поселений *D. polymorpha* достигала  $300 \text{ экз./м}^2$  при биомассе  $400 \text{ г/м}^2$ . В Сылвенском заливе изначально сложились благоприятные условия обитания для дрейссены, поскольку вода залива имеет высокую природную минерализацию (225 – 1000 мг/л) (Китаев, 2004). И ранее, и в настоящее время в заливе отмечаются максимальные на всем водохранилище и плотность поселений дрейссены и ее биомасса, в 2010 – 2012 гг. в мелководной зоне достигающие 5 тыс. экз./м<sup>2</sup> и  $260 \text{ г/м}^2$  соответственно (см. табл. 1).

Сообщества с доминированием дрейссенид характеризуются наибольшим количественным развитием кормового бентоса на всем водохранилище. Так, на заиленных галечно-песчаных грунтах мелководной зоны (глубины от 3.0 до 5.0 м) Сылвенского залива отмечаются максимальные значения биомассы кормовых организмов, на долю дрейссены приходится более 90% (см. табл. 1). Только в этих бентоценозах в 2012 г. впервые был зарегистрирован *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing, 1899), биомасса его на одном из участков нижней части залива достигала  $36 \text{ г/м}^2$  при плотности поселений 7.5 тыс. экз./м<sup>2</sup>.

На обилие ракообразных в бентоценозах с доминированием дрейссены указывают многие авторы (Дрейссена..., 1994; Щербина, 2009; Зинченко, Курина, 2012; Фролова, Баянов, 2012), развиваясь в массе, моллюск создает благоприятные условия обитания для других организмов макрозообентоса (Дрейссена..., 1994).

Большая часть мелководной зоны водоёма, где наиболее сильно сказывается сработка уровня воды, достигающая в зимний период 7.5 м (Матарзин, Мацкевич, 1970), характеризуется низкими показателями количественного развития гидробионтов. Особенно негативно колебания уровня сказываются на мелководьях Косьвинского залива и центрального и приплотинного районов Камского плёса, биомасса кормовых организмов здесь в настоящее время не превышает  $1.3 \text{ г/м}^2$  (см. табл. 1).

На коричневых илах русловой зоны водохранилища, за исключением Сылвенского залива, где также отмечаются поселения дрейссенид, формируются пелофильные донные сообщества, биомасса кормового зообентоса в которых определяется степенью развития видов из рода *Chironomus* и представителей семейства Tubificidae (см. табл. 1).

В целом по шкале трофности, предложенной С. П. Китаевым (2007), Камский плёс в настоящее время относится к водоёмам  $\alpha$ -мезотрофного типа (биомасса кормового бентоса находится в пределах от 2.6 до  $4.0 \text{ г/м}^2$ ). Косьвинский залив является олиготрофным, Иньвенский, Обвинский и Чусовской заливы – мезотрофными, Сылвенский оценивается как эвтрофный.

В Воткинском водохранилище массовое развитие *D. polymorpha* отмечалось в 2007 – 2009 гг., когда моллюск был повсеместно распространён на заиленных песчано-галечных грунтах русловой зоны верхнего и центрального районов, его биомасса превышала  $500 \text{ г/м}^2$ . В приплотинном районе количество дрейссены было невелико, за исключением участка русловой зоны, где она образовала совместные поселения с дрейссеной бугской (табл. 2).

Плотные поселения дрейссены в этот период создали условия для появления в водохранилище новых бентоценозов, характеризующихся более высоким видовым разнообразием и значительным количественным развитием кормового бентоса (см. табл. 2). Только к сообществам с доминированием дрейссены были приурочены скопления каспийских ракообразных *Corophium curvispinum* Sars, 1895 и *Dikerogammarus haemobaphes* (Eichwald, 1841), достигавшие на отдельных участках верхнего района 12 тыс. экз./ $\text{м}^2$ .

В прибрежной зоне, так же как и в Камском водохранилище, из-за сильного влияния сработки уровня воды, достигающей 4.0 м (Китаев, 2009), биомасса кормовых организмов не превышает  $4.0 \text{ г/м}^2$ , основу ее слагают олигохеты, моллюски из сем. Pisidiidae и личинки хирономид.

На коричневых илах русловой зоны практически всего приплотинного района сформировались пелофильные донные сообщества, биомасса кормового зообентоса в которых, так же как и в Камском водохранилище, определяется степенью развития видов из рода *Chironomus* и сем. Tubificidae (см. табл. 2).

В 2010 – 2012 гг. в русловой зоне водоёма зарегистрировано значительное снижение как общей, так и кормовой биомассы макрозообентоса (в 6.6 и 3.4 раза соответственно), связанное практически с повсеместным исчезновением массовых поселений *Dreissena polymorpha* с ранее занимаемых ими биотопов в верхнем и центральном районах (см. табл. 2). Вместе с дрейссеной из состава бентоценозов почти полностью «выпали» каспийские ракообразные, а биомасса олигохет

## ВЛИЯНИЕ РАСПРОСТРАНЕНИЯ МОЛЛЮСКОВ

уменьшилась в 1.5 – 2.8 раз. Доминирующее развитие в кормовом бентосе, как и в период 2000 – 2003 гг., вновь получили представители сем. Pisidiidae и олигохеты из сем. Tubificidae, на долю которых приходится более 45% биомассы (см. табл. 2).

**Таблица 2**

Зональное распределение летней биомассы (г/м<sup>2</sup>) кормовых организмов  
в Воткинском водохранилище в 2000 – 2012 гг.

Районы	Года	Всего зообентоса	Кормовой бентос						Всего
			Олигохеты	Дрейссена	Прочие моллюки	Ракообразные	Хирономиды	Прочие	
Мелководная зона (глубины до 3.0 м)									
Верхний	2000–2003	92.99	0.33	0.06	0.86	0.02	0.53	0.80	2.60
	2007–2009	51.99	1.30	–	0.18	0.02	0.94	0.17	2.61
	2010–2012	44.12	0.68	0.01	0.55	0.19	1.33	0.02	2.78
Центральный	2000–2003	75.13	1.56	–	1.45	0.17	0.67	0.02	3.87
	2007–2009	59.48	1.81	0.06	0.62	0.66	0.71	0.03	3.89
	2010–2012	38.01	0.31	0.31	0.87	0.18	0.49	0.01	2.17
Приплотинный	2000–2003	9.88	0.10	0.41	0.06	0.06	1.05	0.01	1.69
	2007–2009	31.55	0.43	0.04	0.37	–	1.08	–	1.92
	2010–2012	67.19	0.56	0.47	0.60	0.08	0.68	–	2.39
Глубоководная зона (глубины более 5.0 м)									
Верхний	2000–2003	74.67	0.4	–	2.22	0.44	0.18	0.02	3.26
	2007–2009	392.74	0.66	5.04	0.58	12.43	0.16	0.67	19.54
	2010–2012	84.93	0.24	1.13	2.44	1.62	0.35	0.03	5.81
Центральный	2000–2003	109.90	0.36	–	0.34	0.17	0.19	–	1.06
	2007–2009	1023.11	1.96	13.96	0.55	4.32	0.37	0.15	21.31
	2010–2012	128.8	1.29	1.59	2.88	0.11	0.45	0.01	6.33
Приплотинный	2000–2003	20.32	2.02	–	0.01	–	2.04	0.01	4.08
	2007–2009	163.76	7.25	0.45	0.08	0.01	1.91	–	9.7
	2010–2012	7.26	1.17	0.19	0.06	0.09	0.76	–	2.27

*Примечание.* Условные обозначения см. табл. 1.

Исчезновение скоплений *D. polymorpha* в Воткинском водохранилище, на наш взгляд, может быть связано с ухудшением кислородных условий в водоёме в 2010 г. Известно, что дрейссена достаточно требовательна к содержанию кислорода, критическое для нее насыщение воды кислородом в придонных слоях близко к 25% (Дрейссена..., 1994). Мы не располагаем данными по насыщению кислородом воды в 2010 г. и об уменьшении его содержания можем судить только по косвенным признакам. В 2010 г. в течение длительного периода отмечались высокие летние температуры, что привело к массовому развитию фитопланктона, особенно синезелёных водорослей, наблюдавшемуся практически весь летний период (устн. сообщение П. Г. Беляевой). В результате периодически возникали заморные явления, следствием которых была гибель чувствительного к уменьшению содержания кислорода ерша (по сведениям сотрудников Пермского отделения ГосНИОРХ), для которого критическое насыщение воды кислородом составляет 28% (Аmineва, Яржомбек, 1984). Гибель дрейссены в 2010 г. была зарегистрирована и в волжских водохранилищах и обуславливалась также ухудшением кислородного режима (Зинченко, Курина, 2012; Пряничникова, 2013).

Отсутствие скоплений дрейссены привело к изменению трофического статуса водоёма. И если в 2007 – 2009 гг. Воткинское водохранилище по величине биомассы кормовых организмов относилось к водоёмам β-мезотрофного типа, то в настоящее время оно является α-мезотрофным.

Исключение составляет только участок глубоководной зоны, расположенный в районе пос. Елово, на серых илах которого с 2009 г. регистрируются совместные поселения *Dreissena bugensis* (Andrusov, 1897) и *D. polymorpha*.

*Dreissena bugensis* впервые была найдена в 2009 г. в Камском водохранилище в Сылвенском заливе в районе пос. Троица. Моллюск заселил все типы грунтов на глубинах более 5 м, численность и биомасса его в среднем были равны 1.79 тыс. экз./м<sup>2</sup> и 850 г/м<sup>2</sup> соответственно (Истомина и др., 2012). В 2010 г. *D. bugensis* в небольшом количестве (60 экз./м<sup>2</sup> и 18 г/м<sup>2</sup>) отмечена выше по течению в районе пос. Жабрей на заиленных галечных грунтах также на глубине 5 м. К 2012 г. моллюск распространился по всему заливу, а также был зарегистрирован в Сылвенско-Чусовском участке и в приплотинном районе ниже впадения Чусовского залива, численность его составляла от 20 до 54 экз./м<sup>2</sup> (см. рисунок).

В Воткинском водохранилище бугская дрейссена также была впервые отмечена в 2009 г. в приплотинном районе (пос. Елово) (Истомина и др., 2012). Моллюск заселил серые илы русловой зоны на глубинах 8 – 10 м, плотность поселений его в 2009 – 2012 гг. в среднем составляла 485 экз./м<sup>2</sup> и 617 г/м<sup>2</sup>. С 2011 г. *D. bugensis* регистрируется в русловой зоне среднего района (г. Оса), но численность ее не превышает 100 экз./м<sup>2</sup>.

Появление бугской дрейссены привело к значительному увеличению численности и биомассы зообентоса на отдельных русловых участках Сылвенского залива и Воткинского водохранилища (табл. 3). Ранее биомассы кормового макробентоса на них не превышали 11.6 г/м<sup>2</sup>, основными компонентами являлись тубифициды и виды р. *Chironomus*, ювенильные особи *Dreissena polymorpha* встречались единично. В период 2009 – 2012 гг. биомасса животных, используемых в пищу рыбами, составляла более 20 г/м<sup>2</sup> в Сылвенском заливе и 100.4 г/м<sup>2</sup> в Воткинском водохранилище, более 85% обеспечивают своим развитием младшевозрастные особи обоих видов дрейссен (см. табл. 3). Кроме того на этих участках стали отмечаться и ракообразные *Corophium curvispinum* и *Dikerogammarus haemobaphes*, чего ранее не наблюдалось.

Таблица 3

Многолетняя динамика биомассы (г/м<sup>2</sup>) русловых участков среднекамских водохранилищ

Исследованные участки	Камское водохранилище, Сылвенский залив				Воткинское водохранилище	
	район пос. Троица		район пос. Жабрей		район пос. Елово	
	2001–2004	2010–2012	2001–2004	2010–2012	2000–2008	2010–2012
Общая биомасса	11.58	40.31	6.73	94.09	3.19	1229.2
Кормовая биомасса	11.58	20.59	4.69	23	3.19	100.38
в том числе <i>Dreissena bugensis</i>	–	13.13	–	4.5	–	51.33
в том числе <i>D. polymorpha</i>	–	4.29	0.02	16	–	46.98

## ВЫВОДЫ

*Dreissena polymorpha* в небольших количествах регистрируется на всех исследованных участках среднекамских водохранилищ, но массовое ее развитие в Камском водохранилище постоянно отмечается в Сылвенском заливе, а в русловой зоне Воткинского водохранилища наблюдалось в 2007 – 2009 гг.

*Dreissena bugensis* в обоих водоёмах была впервые зарегистрирована в 2009 г., в Камском водохранилище на всех типах грунтов средней части Сылвенского залива, в Воткинском – на серых илах одного из участков приплотинного района. К настоящему времени моллюск распространился по всему Сылвенскому заливу и единично отмечается в приплотинном районе Камского водохранилища. В Воткинском водохранилище *D. bugensis* продвинулась вверх по течению и зарегистрирована в русловой зоне среднего района.

В условиях общей олиготрофии водоёмов, определяемой бедностью мелководных зон, расселение моллюсков сем. Dreissenidae дало возможность появиться бентоценозам, в составе которых большое значение имеют каспийские ракообразные. Участки среднекамских водохранилищ с плотными скоплениями младшевозрастных особей *D. polymorpha* и *Dreissena bugensis* можно отнести к мезо- и эвтрофным.

Исчезновение сообществ с доминированием *D. polymorpha* в Воткинском водохранилище в 2010 г. привело к тому, что на всем протяжении водоема сформировались бентоценозы, характеризующиеся низкими величинами биомассы, ведущую роль в которых играют олигохеты и личинки хирономид.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алексеевнина М. С. Структура донных зооценозов Камского водохранилища // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. 1988. Вып. 281. С. 87 – 91.
- Алексеевнина М. С., Гореликова Н. М. Зообентос // Биология Воткинского водохранилища. Иркутск : Изд-во Иркут. гос. ун-та, 1988. С. 65 – 92.
- Алексеевнина М. С., Каган А. М. Состояние бентофауны Воткинского водохранилища в 2000-2003 гг. (после 40 лет с начала его заполнения) // Вестн. Перм. ун-та. Биология. 2004. Вып. 2. С. 78 – 82.
- Аmineва В. А., Яржомбек А. А. Физиология рыб. М. : Легкая и пищ. пром-сть, 1984. 200 с.
- Грандильевская-Дексбах Н. М. Основные черты донной фауны и питания рыб Камского водохранилища (1955 –1959 гг.) // Тр. Уральск. отд-ния ГосНИОРХ. Свердловск, 1961. Вып. 5. С. 131 – 175.
- Громов В. В. Распространение *Dreissena polymorpha* Pall. в Сылвенском заливе Камского водохранилища в 1963 г. // Зоол. журн. 1965. Т. 44, вып. 7. С. 1084 – 1086.
- Громов В. В., Губанова И. Ф., Родионова Л. А. Формирование донной фауны Камского водохранилища (1954 – 1965 гг.) // Материалы итоговой науч. конф. зоологов Волжско-Камского края. Казань : Чистопольская городская типография, 1970. С. 292 – 301.
- Громов В. В., Гореликова Н. М., Демидова В. И. Донная фауна Воткинского водохранилища на реке Каме как кормовая база рыб (1964 – 1971 гг.) // Биологические ресурсы Камских водохранилищ. Пермь : Изд-во Перм. гос. ун-та, 1975. С. 132 – 136.
- Губанова И. Ф., Серкина Р. А. Расселение моллюска дрейссены в Камском водохранилище // Биологические ресурсы водоемов Западного Урала. Пермь : Изд-во Перм. гос. ун-та, 1980. С. 61 – 65.

Дрейссена *Dreissena polymorpha* (Pall.) (Bivalvia, Dreissenidae). Систематика, экология, практическое значение. М. : Наука, 1994. 239 с.

*Зинченко Т. Д., Курина Е. М.* Макрозообентос Саратовского и Куйбышевского водохранилищ: динамика расселения чужеродных видов // Бассейн Волги в XXI веке : структура и функционирование экосистем водохранилищ : материалы докл. Всерос. конф. Ижевск : Издатель Пермьяков С. А., 2012. С. 93 – 96.

*Истомина А. М.* Структура и функционирование донных биоценозов Камского водохранилища : автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб., 2007. 23 с.

*Истомина А. М., Поздеев И. В., Щербина Г. Х.* Первая находка *Dreissena bugensis* (Andrusov, 1897) (Bivalvia : Dreissenidae) в среднекамских водохранилищах // Биол. внутренних вод. 2012. № 1. С. 107 – 108.

*Китаев А. Б.* Химический состав вод водохранилища, его внутригодовое изменение // Актуальные вопросы гидрологии и гидрохимии Камского водохранилища. Пермь : Изд-во Перм. гос. ун-та, 2004. С. 180 – 185.

*Китаев А. Б.* Водный баланс Камского и Воткинского водохранилищ (многолетний аспект) // Современные проблемы водохранилищ и их водосборов : тр. Междунар. науч.-практ. конф. Пермь : Изд-во Перм. гос. ун-та, 2009. Т. I. С. 54 – 57.

*Китаев С. П.* Основы лимнологии для гидробиологов и ихтиологов. Петрозаводск : Изд-во Карельского науч. центра РАН, 2007. 395 с.

*Матарзин Ю. М., Мацкевич И. К.* Вопросы морфометрии и районирования водохранилищ // Вопросы формирования водохранилищ и их влияния на природу и хозяйство. Пермь : Изд-во Перм. гос. ун-та, 1970. С. 27 – 45.

Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М. : Наука, 1975. 240 с.

*Мордухай-Болтовской Ф. Д.* Схема процесса формирования бентоса в водохранилищах средней полосы СССР // Вопросы экологии. 1962. Т. 5. С. 143 – 144.

*Пряничникова Е. Г.* Многолетний анализ структуры поселений двух видов дрейссенид (Mollusca, Dreissenidae) в Рыбинском водохранилище // Дрейссениды : эволюция, систематика, экология : лекции и материалы докл. II Междунар. шк.-конф. Ярославль : Канцлер, 2013. С. 91 – 94.

*Фролова Е. А., Баянов Н. Г.* Оценка количественного развития кормовых организмов макрозообентоса в Чебоксарском водохранилище // Бассейн Волги в XXI веке : структура и функционирование экосистем водохранилищ : материалы докл. Всерос. конф. Ижевск : Издатель Пермьяков С. А., 2012. С. 319 – 322.

*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.