

УДК 574.583

## ОСОБЕННОСТИ СТРУКТУРЫ И РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ЛЕТНЕГО ЗООПЛАНКТОНА КАМСКОГО И ВОТКИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩ

© 2025 г. Е. М. Целищева<sup>a,\*</sup>, В. В. Безматерных<sup>a</sup>

<sup>a</sup>Пермский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии, Пермь, Россия

\*e-mail: lady\_in\_red91@mail.ru

Поступила в редакцию 09.04.2024 г.

После доработки 14.05.2024 г.

Принята к публикации 18.05.2024 г.

За период 2014–2023 гг. исследован летний (июль–август) зоопланктон Камского и Воткинского водохранилищ, также использованы архивные данные 2012–2013 гг. для составления видового списка. Всего зарегистрировано 149 таксонов, четыре из них указаны впервые для этих водоемов. Прослежено распространение каспийского вселенца *Cercopagis pengoi* и выявлены закономерности массового развития северо-американской коловратки *Kellicottia bostoniensis*. Установлено, что в Камском водохранилище наиболее многочисленны Rotifera (43%) и Copepoda (32%), Cladocera формировали 73% биомассы. В Воткинском водохранилище по численности доминировали Rotifera (53%), по биомассе – Cladocera (77%). Средняя численность летнего зоопланктона за исследованный период в Камском водохранилище составила  $120 \pm 6$  тыс. экз./ $\text{м}^3$ , в Воткинском –  $115 \pm 8$  тыс. экз./ $\text{м}^3$ . Обсуждаются многолетнее изменение видового состава, структуры и обилия, особенности пространственного распределения зоопланктона.

**Ключевые слова:** зоопланктон, Камское водохранилище, Воткинское водохранилище, состав, обилие, структура

**DOI:** 10.31857/S0320965225010055, **EDN:** CFQPXC

### ВВЕДЕНИЕ

Из трех водохранилищ камского каскада первым было создано Камское, его наполнение началось в 1954 г., в 1956 г. уровень был доведен до проектной отметки (108 м БС). Воткинское водохранилище образовано в 1962 г., плотина Воткинского гидроузла перекрыла р. Кама у г. Чайковский, до проектной отметки заполнено в 1964 г. Подпор от Воткинского гидроузла при нормальном проектном уровне (НПУ) распространяется вверх по реке и достигает нижнего бьефа Камской ГЭС (Двинских, Китаев, 2008).

Характерная черта Камского водохранилища – значительная изрезанность береговой линии. В соответствии с особенностями геоморфологического строения камской долины для водоема свойственно чередование расширений акватории с узкими проливами, что создает существенные различия в гидрологическом режиме отдельных его участков. Наибольшая ширина водохранилища приходится на среднюю озеровидную часть (Назаров и др., 2008). Средняя ширина водохранилища равна 2.6 км, максимальная – 14 км. Площадь водного зеркала при НПУ 1754.1 км<sup>2</sup>, объем водной массы 10.8 км<sup>3</sup> (Михалев, Мацкевич, 2010).

Воткинское водохранилище является вторым в каскаде камских водоемов. Между городами Пермь и Чайковский оно представляет собой узкий извилистый водоем долинного типа (Назаров и др., 2008). Площадь при НПУ составляет 1068 км<sup>2</sup>, объем водной массы 8.48 км<sup>3</sup>, полезный – 3.45 км<sup>3</sup>, средняя глубина 7.9 м, максимальная – 22.8 м (Калинин, 2012).

Зоопланктон Камского и Воткинского водохранилищ изучали с начала их заполнения (Уломский, 1959; Кортунова, 1983; Кортунова, Галанова, 1988). Современное состояние планктона водохранилищ дано в работах (Преснова, Хулапова, 2015; Селеткова, 2015; Алексеевна, Преснова, 2017; Лазарева, 2020; Целищева, Лазарева, 2021). В них описывают исследования продолжительностью не более 6 лет, в нашей работе представлены данные за 10 лет. Распределение зоопланктона в водохранилищах неравномерно, на это влияет морфометрия водоемов, гидрофизические условия, уровень развития зоопланктона, нагонные явления (Авакян и др., 1979; Суг, Sprules, 2022).

Цель работы – дать анализ многолетних изменений состава и структуры зоопланктона Камского и Воткинского водохранилищ.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Деление Камского и Воткинского водохранилищ на плесы, районы, участки по особенностям морфологии и морфометрии проведено Ю.М. Матарзинным и И.К. Мацкевичем (1970). Схемы гидрологического районирования с уточненными морфометрическими параметрами даны в работах (Михалев, Мацкевич, 2010; Михалев и др., 2011). Оба водохранилища принято делить на три района: верхний, центральный и приплотинный. В данном исследовании описание зоопланктонозов приурочено к указанным районам, поскольку эти крупные акватории отличаются друг от друга морфометрически.

Материал собирали в ходе комплексных экспедиций Пермского филиала Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии (ПермНИРО) на этих водохранилищах в конце июля–начале августа 2014–2023 гг. Также для оценки видового состава учитывали пробы 2012–2013 гг., собранные либо в осенний период, либо на створах, отличных от стандартной сетки станций. Пробы отбирали в пелагиали (глубина >5 м) и прибрежье (глубина 1–3 м), по стандартной схеме створов (20 разрезов), в трех районах обоих водохранилищ: 11 разрезов в Камском и 9 – в Воткинском (рис. 1). На каждом створе было по три станции – одна на русловом участке и две на мелководьях у правого и левого берегов, однако сетка станций варьировалась год от года (табл. 1). На Камском водохранилище в 2020 г. и 2022 г. сборы не проводили.

Концентрацию растворенного кислорода и температуру воды измеряли с помощью оксиметра HANNA HI 9146-04 (HANNA Instruments Ltd, England), электропроводность и pH воды – многопараметровым анализатором HANNA HI 98130 (HANNA Instruments Ltd, England).

Зоопланктон учитывали в тотальных пробах, которые отбирали сетью Джеди с диаметром входного отверстия 12 см и размером ячеи 100 мкм; облавливали весь столб воды от дна до поверхности водоема. Пробы фиксировали 4%-ным формалином и просматривали в лаборатории под микроскопами ЛОМО МСП-2, БИОЛАМ 70 (ЛОМО-Микросистемы, г. Санкт-Петербург) и ЛабоМед-3 вариант 1 (Labor-Microscopes, г. Санкт-Петербург). Ракообразных и коловраток идентифицировали согласно описанию в работах (Кутикова, 1970; Определитель..., 1994, 1995; 2010; Sukhikh, Alekseev, 2013; Коровчинский и др., 2021).

Базовые аналитические операции (составление видовых списков, таксономической структуры, расчет численности, биомассы, встречаемости, индексов доминирования) проводили с помощью программы Plankton Explorer (Безматерных и др.,

2023). Видовое богатство зоопланктона оценивали по числу видов в пробе (видовая плотность) и по общему числу видов в списке каждого водоема. Для оценки биомассы вычисляли индивидуальную массу планктеров по уравнениям в работе (Методические ..., 1982). Доминантные виды определяли по их относительной численности, отдельно в таксоценозах коловраток, ветвистоусых и веслоногих ракообразных (>10% общего количества численности таксона) и относительной биомассе (>10% биомассы зоопланктона). Сходство видового состава оценивали по индексу Съеренсена (Sørensen, 1948), сходство таксономической структуры – по индексу Пианки (Pianka, 1973).

## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

**Условия среды.** Средняя температура поверхности воды Камского и Воткинского водохранилищ в исследованный период изменялась в пределах 20.3–20.6°C. Минимальные значения зарегистрированы в 2015 г.: 11°C в Камском водохранилище и 14°C в Воткинском. Наибольший прогрев воды (до 29.5°C) отмечали в аномально жарком 2016 г. Содержание растворенного кислорода в поверхностных водах Камского и Воткинского водохранилищ, как правило, превышало 75% насыщения (табл. 2), лишь в отдельные годы регистрировали 68%. В придонном слое насыщение кислородом воды варьировало в пределах 50–60%.

В Камское водохранилище впадает множество источников соленых вод, на отдельных участках регистрировали электропроводность до 3480–4870 мкСм/см (Лазарева, 2020). Поскольку наши точки отбора проб не были приурочены к выходам рассолов, электропроводность достигала 620 мкСм/см. Самые высокие значения показателя характерны для верхнего района Камского водохранилища, минимальные (220–280 мкСм/см) отмечены в приплотинных районах обоих водохранилищ. Значения pH в обоих водохранилищах варьировали от 7.3 до 8.9.

**Видовой состав.** По результатам исследований 2012–2023 гг. в изученных водоемах отмечено 149 таксонов зоопланктеров (74 – Rotifera, 49 – Cladocera, 26 – Copepoda) (табл. 3). Их них в Камском водохранилище – 144 таксона (73 – Rotifera, 49 – Cladocera, 22 – Copepoda), в Воткинском – 103 таксона (42 – Rotifera, 41 – Cladocera, 20 – Copepoda). Наибольшее таксономическое богатство (132) выявлено в верхнем районе Камского водохранилища, за весь период исследований здесь обнаружено самое высокое видовое богатство коловраток – 73 вида (табл. 4). Это связано с тем, что осенью 2012 г. в этом районе были проведены более детальные исследования, чем обычно.

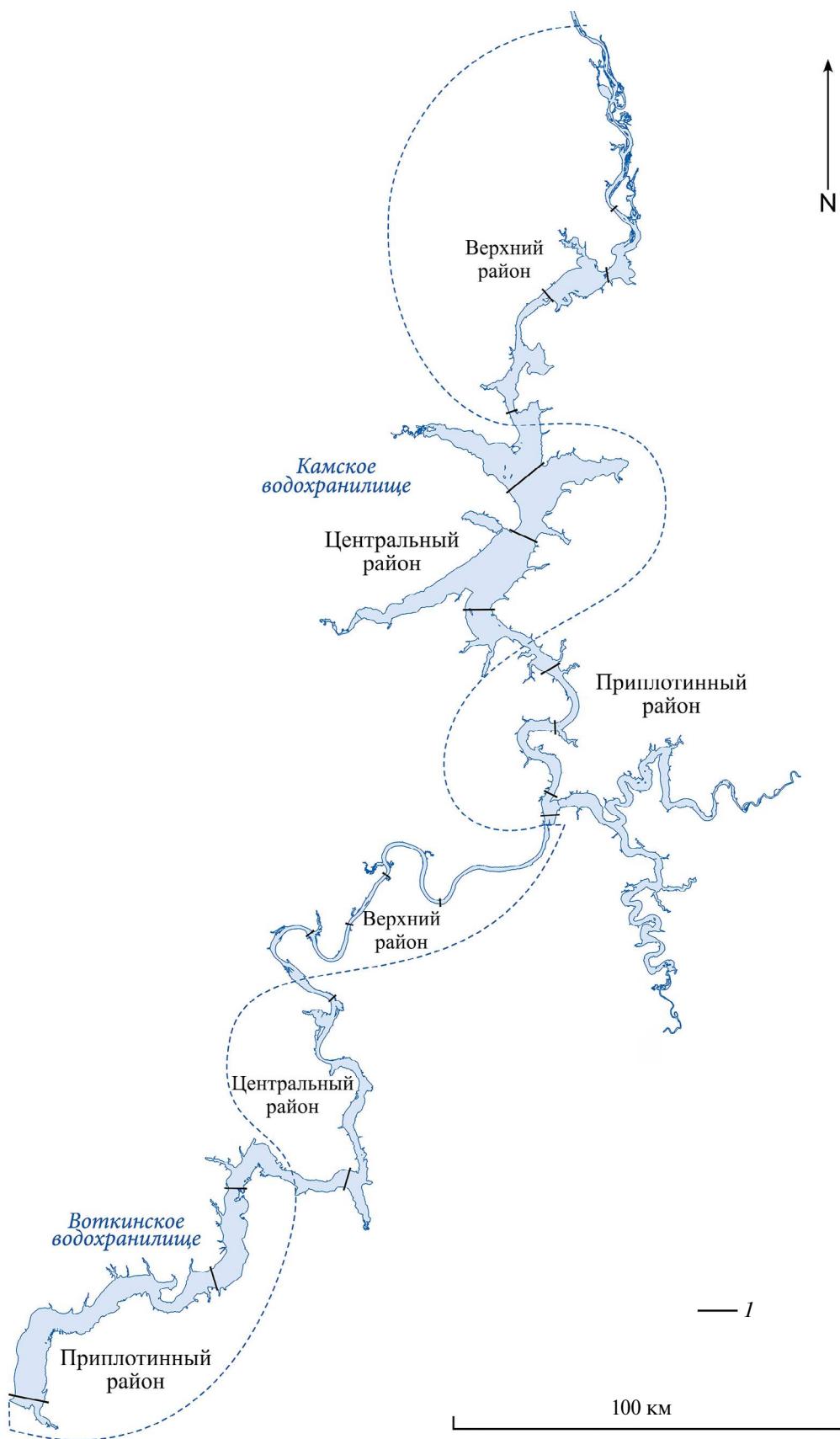


Рис. 1. Карта-схема районирования Камского и Воткинского водохранилищ. I – гидробиологические створы отбора проб.

**Таблица 1.** Местонахождение разрезов и годы отбора проб на исследованных водохранилищах

Разрез	Координаты		Год									
	с.ш.	в.д.	2014	2015	2016	2017	2018	2019	2020	2021	2022	2023
<b>Камское водохранилище</b>												
Верхний район												
Пыскор	59.469°	56.617°	+	+	+	+	—	—	—	—	—	—
Орел	59.331°	56.588°	+	+	+	+	—	+	—	+	—	+
Таман	59.286°	56.331°	+	+	+	+	+	—	—	+	—	+
Пожва	59.029°	56.183°	+	—	+	+	+	+	—	+	—	—
Центральный район												
Инъва-Косьва	58.882°	56.250°	+	—	+	+	—	+	—	+	—	+
Чермоз	58.750°	56.245°	+	—	—	+	+	+	—	+	—	—
Туренец	58.595°	56.068°	+	+	+	+	+	—	—	—	—	—
Приплотинный район												
Добрянка	58.439°	56.387°	+	—	+	+	+	—	—	+	—	+
Усть-Полазна	58.333°	56.370°	+	+	+	+	+	+	—	+	—	+
Тупица	58.184°	56.349°	+	—	+	+	+	—	—	+	—	+
Лёвшино	58.137°	56.348°	—	—	+	+	+	+	—	+	—	+
<b>Воткинское водохранилище</b>												
Верхний район												
Нижние Муллы	57.940°	55.883°	+	+	+	+	+	+	—	+	+	+
Усть-Качка	58.002°	55.655°	—	+	+	+	+	—	+	+	+	+
Новоильинский	57.891°	55.496°	—	+	—	—	+	+	+	+	—	—
Усть-Нытва	57.871°	55.332°	—	+	—	—	+	+	+	+	—	—
Центральный район												
Оханска	57.723°	55.418°	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Оса	57.320°	55.479°	—	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Приплотинный район												
Частые	57.290°	54.997°	—	+	+	—	+	+	+	+	—	—
Елово	57.090°	54.920°	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Чайковский	56.804°	54.172°	—	+	—	+	+	+	+	+	+	+

Примечание. “+” – пробы отбирали, “–” – сбор не проводили.

**Таблица 2.** Гидрофизические и гидрохимические условия обитания зоопланктона Камского и Воткинского водохранилищ в летний период 2014–2023 гг.

Район	H	рН	T	Э	O <sub>2</sub>					
					П	Д				
<b>Камское водохранилище</b>										
Верхний	1.5–15	7.39–8.62	<u>19.9</u> 11.0–27.2	250–620	68–103	60–75				
Центральный	1.8–17	7.43–8.58	<u>20.5</u> 13.0–27.5	230–290	69–105	56–63				
Приплотинный	1.8–21	7.65–8.44	<u>21.3</u> 15.6–29.1	240–280	78–101	57–67				
<b>Воткинское водохранилище</b>										
Верхний	2–13	7.45–8.38	<u>19.4</u> 16.2–23.2	310–330	75–108	50–62				
Центральный	1.5–16	7.36–8.80	<u>20.3</u> 14.0–29.5	270–320	72–112	55–64				
Приплотинный	2–17	7.30–8.90	<u>21.1</u> 15.9–27.3	220–240	74–98	57–68				

Примечание. H – глубина, м; T – температура воды, °С; Э – электропроводность, мкСм/см (приведено к 18°С, по данным 2016–2019 гг.); O<sub>2</sub> – насыщение воды O<sub>2</sub>, %; П – поверхность; Д – дно; над чертой – среднее значение, под чертой – минимальное и максимальное значения.

Таблица 3. Видовой состав зоопланктона Камского и Воткинского водохранилищ в 2012–2023 гг.

Таксон	Камское			Воткинское		
	В	Ц	П	В	Ц	П
<b>Коловратки – Rotifera</b>						
Сем. Notommatidae						
<i>Cephalodella gibba</i> (Echrenberg, 1832)	+	–	+	+	–	–
Сем. Trichocercidae						
<i>Trichocerca (Diurella) brachyura</i> (Gosse, 1851)	+	+	–	+	–	–
<i>T. (D.) tenuior</i> (Gosse, 1886)	+	–	–	–	–	–
<i>T. (D.) parvula</i> (Carlin, 1939)*	+	–	+	–	–	–
<i>T. (D.) porcellus</i> (Gosse, 1886)	+	–	+	–	–	–
<i>T. (D.) similis</i> (Wierzejski, 1893)	+	–	–	–	–	–
<i>Trichocerca (s. str.) cylindrica</i> (Imhof, 1891)	+	+	–	+	+	–
<i>T. (s. str.) rattus</i> (O. F. Müller, 1776)	+	–	–	–	+	–
<i>T. (s. str.) pusilla</i> (Lauterborn, 1898)	+	–	–	+	–	–
<i>T. (s. str.) capucina</i> (Wierz. Et Zacharias, 1893)	+	–	–	–	–	–
<i>T. (s. str.) longiseta</i> (Schrank, 1802)	++	+	+	+	+	–
Сем. Gastropodidae						
<i>Ascomorpha ecaudis</i> Perty, 1850	+	+	–	+	+	–
<i>A. ovalis</i> (Bergendal, 1892)	+	+	–	+	–	–
Сем. Synchaetidae						
<i>Synchaeta grandis</i> Zacharias, 1893	+	–	–	+	–	–
<i>S. oblonga</i> Ehrenberg, 1832	++	+	+	+	+	+
<i>S. pectinata</i> Ehrenberg, 1832	+++	++	+	++	++	+
<i>S. stylata</i> Wierzejski, 1893	+	–	–	–	–	–
<i>Polyarthra vulgaris</i> Carlin, 1943	+	–	+	–	–	–
<i>P. dolichoptera</i> Idelson, 1925	++	+	+	+	+	+
<i>P. luminosa</i> Kutikova, 1962	++	+	+	+	++	++
<i>P. longiremis</i> Carlin, 1943	+	+	–	+	++	+
<i>P. remata</i> Skorikov, 1896	+	–	–	–	–	–
<i>P. minor</i> Voigt, 1904	+	–	–	+	++	+
<i>P. major</i> Burckhardt, 1900	++	++	++	++	+++	++
<i>P. euryptera</i> Wierzejski, 1891	+	–	–	+	–	–
<i>Ploesoma truncatum</i> (Levander, 1894)	++	+	+	+	+	+
<i>Bipalpus hudsoni</i> (Imnof, 1891)	+	–	–	–	–	–
Сем. Asplanchnidae						
<i>Asplanchna priodonta</i> Gosse, 1850	+++	++	++	++	++	++
<i>A. herricki</i> Guerne, 1888	+	++	++	+	+	+
Сем. Lecanidae						
<i>Lecane (s. str.) luna</i> (O. F. Müller, 1776)	+	–	+	+	+	+
<i>L. (Monostyla) copeis</i> (Harring et Myers, 1926)	+	–	–	–	–	–
<i>L. (M.) lunaris</i> (Ehrenberg, 1832)	+	–	–	+	–	–
<i>L. (M.) bulla</i> (Gosse, 1886)	+	–	–	–	–	–
Сем. Trichotriidae						
<i>Trichotria truncata</i> (Whitelegge, 1889)	+	–	–	+	+	–

Продолжение таблицы 3.

Таксон	Камское			Воткинское		
	В	Ц	П	В	Ц	П
<i>T. pocillum</i> (O.F. Müller, 1776)	+	-	-	-	-	-
<i>T. similis</i> (Stenoos, 1898)	+	-	-	-	+	-
Сем. Mytilinidae						
<i>Mytilina ventralis</i> (Echrenberg, 1832)	-	-	-	+	-	-
<i>M. mucronata</i> (Müller 1773)	+	-	-	-	-	-
Сем. Colurellidae						
<i>Lepadella</i> ( <i>Lepadella</i> ) <i>patella</i> (Müller, 1773)*	+	-	-	-	-	-
<i>L. (L.) acuminata</i> (Ehrenberg, 1834)	+	-	-	-	-	-
<i>L. (L.) ovalis</i> (Müller, 1786)	+	-	-	-	-	-
Сем. Euchlanidae						
<i>Euchlanis dilatata</i> <i>dilatata</i> Ehrenberg, 1832	+	+	+	+	+	+
<i>E. d. lucksiana</i> (Hauer, 1939)	+	++	++	++	++	++
<i>E. triquetra</i> Ehrenberg, 1838	+	-	-	-	-	-
Сем. Brachionidae						
<i>Brachyonus angularis</i> Gosse, 1851	++	+	+	+	+	+
<i>B. bennini</i> Leissling, 1924	+	-	-	-	-	-
<i>B. budapestinensis</i> Daday, 1885	+	-	-	-	-	-
<i>B. calyciflorus</i> Pallas, 1776	+	+	-	+	+	+
<i>B. diversicornis</i> (Daday, 1883)	+	-	-	-	-	-
<i>B. nilsoni</i> Ahlstrom, 1940	+	-	-	-	-	-
<i>B. quadridentatus</i> Hermann, 1783	++	-	+	+	+	+
<i>B. rubens</i> Echrenberg, 1838	+	-	-	-	-	-
<i>B. urceus</i> (L., 1758)	+	+	-	+	+	-
<i>B. variabilis</i> Hempel, 1896	+	-	-	-	-	-
<i>Keratella cochlearis</i> (Gosse, 1851)	++	+	+	++	++	+
<i>K. irregularis</i> (Lauterborn, 1898)	+	-	+	-	-	-
<i>K. testudo</i> (Echrenberg, 1832)	+	-	-	-	-	-
<i>K. quadrata</i> (O. F. Müller, 1776)	++	++	++	+++	+++	++
<i>K. serrulata</i> (Echrenberg 1838)	+	-	-	-	-	-
<i>Kellicottia longispina</i> (Kellicott, 1879)	++	+++	+++	+++	+++	+++
<i>K. bostoniensis</i> (Rousselet, 1908)	+	+	+	-	-	-
<i>Notholca acuminata</i> (Echrenberg, 1832)	+	-	-	-	+	-
<i>N. squamula</i> (Müller, 1786)	+	-	-	-	-	-
Сем. Conochilidae						
<i>Conochilus unicornis</i> Rousselet, 1892	++	+	++	+++	+	++
<i>C. hippocrepis</i> (Schrank, 1803)	+	+	-	+	-	-
<i>C. coenobasis</i> (Skorikov, 1914)	+	++	+	+	-	-
Сем. Testudinellidae						
<i>Testudinella patina</i> (Hermann, 1783)	+	-	-	-	-	-
<i>Pompholyx complanata</i> Gosse, 1851	+	+	-	+	+	-
<i>P. sulcata</i> Hudson, 1885	+	+	+	+	+	-

Продолжение таблицы 3.

Таксон	Камское			Воткинское		
	В	Ц	П	В	Ц	П
<b>Сем. Filiniidae</b>						
<i>Filinia brachiata</i> (Rousselet, 1901)	+	-	-	-	-	-
<i>F. longiseta</i> (Echrenberg, 1834)	++	+	+	+	+	+
<i>F. terminalis</i> (Plate, 1886)	+	-	-	-	-	-
<b>Сем. Hexarthridae</b>						
<i>Hexarthra mira</i> (Hudson, 1871)	+	-	-	-	-	-
<b>Сем. Collothecidae</b>						
<i>Collotheaca pelagica</i> (Rousselet, 1893)	+	+	+	+	+	-
<b>Ракообразные – Crustacea</b>						
<b>Сем. Sididae</b>						
<i>Sida crystallina</i> (O. F. Müller, 1776)	+	+	+	+	+	+
<i>Limnosida frontosa</i> Sars, 1862	++	+++	+++	+++	+++	++
<i>Diaphanosoma brachyurum</i> (Lievin, 1848)	+++	+++	+++	++	++	++
<i>D. orghidani</i> Negrea, 1982	+++	+++	+++	++	++	++
<i>Latona setifera</i> (O. F. Müller, 1776)	-	-	+	-	+	+
<b>Сем. Daphniidae</b>						
<i>Daphnia (Daphnia) galeata</i> Sars, 1864	+++	+++	+++	+++	+++	+++
<i>D. (D.) cucullata</i> Sars, 1862	++	++	++	++	++	++
<i>D. (D.) cristata</i> Sars, 1862	+	+	-	-	+	-
<i>Ceriodaphnia quadrangula</i> (O. F. Müller, 1776)	+	+	+	-	+	-
<i>C. pulchella</i> Sars, 1862	+++	+	+	+	++	+
<i>C. affinis</i> Lilljeborg	-	+	+	+	-	-
<i>Simocephalus vetulus</i> (O. F. Müller, 1776)	-	+	+	-	+	-
<i>Scapholeberis mucronata</i> (O. F. Müller, 1776)	+	-	-	+	+	+
<b>Сем. Moinidae</b>						
<i>Moina micrura</i> Kurz, 1875	+	+	+	+	+	-
<b>Сем. Macrothricidae</b>						
<i>Macrothrix hirsuticornis</i> Norman et Brady, 1867	+	+	+	+	+	-
<i>M. laticornis</i> (Jurine, 1820)	-	+	+	-	-	-
<b>Сем. Ilyocryptidae</b>						
<i>Ilyocryptus agilis</i> Kurz, 1878	+	-	-	-	-	-
<i>I. sordidus</i> (Lievin, 1848)	+	+	+	+	+	-
<b>Сем. Eury cercidae</b>						
<i>Eury cercus</i> (s.str) <i>lamellatus</i> (O. F. Müller, 1776)	+	+	-	-	-	-
<b>Сем. Chydoridae</b>						
<i>Pleuroxus aduncus</i> (Jurine, 1820)	+	-	+	+	+	+
<i>P. uncinatus</i> Baird, 1850	+	+	-	+	+	-
<i>P. truncatus</i> (O. F. Müller, 1785)	-	+	-	-	+	+
<i>Alonella exigua</i> (Lilljeborg, 1853)	+	-	-	-	-	-
<i>A. nana</i> (Baird, 1843)	+	+	-	+	+	-
<i>Rhynchotalona falcata</i> (Sars, 1862)	+	-	+	-	-	+
<i>Disparalona rostrata</i> (Koch, 1841)	++	+	+	++	+	+

Продолжение таблицы 3.

Таксон	Камское			Воткинское		
	В	Ц	П	В	Ц	П
<i>Chydorus sphaericus</i> (O. F. Müller, 1785)	+++	++	++	++	++	++
<i>Ch. gibbus</i> Sars, 1891	+	+	-	-	-	-
<i>Ch. ovalis</i> Kurz, 1874	+	-	-	-	-	-
<i>Pseudochydorus globosus</i> (Baird, 1843)*	-	-	1	-	-	-
<i>Alona quadrangularis</i> (O. F. Müller, 1785)	+	+	+	+	+	+
<i>A. affinis</i> (Leydig, 1860)	+	+	+	+	-	-
<i>A. intermedia</i> (Sars, 1862)	-	+	-	+	+	-
<i>Coronatella rectangula</i> (Sars, 1862)	+	-	+	+	+	+
<i>Alonopsis elongata</i> Sars, 1862	+	-	-	-	-	-
<i>Acroperus harpae</i> (Baird, 1834)	+	-	-	-	+	-
<i>Camptocercus rectirostris</i> Sars, 1862	+	+	-	+	-	+
<i>Leydigia leydigii</i> (Schoedler, 1863)	-	-	+	+	+	+
<i>Graptoleberis testudinaria</i> (Fischer, 1851)	+	-	-	+	+	-
<i>Monospilus dispar</i> Sars, 1862	++	+	+	++	+	+
Сем. Bosminidae						
<i>Bosmina (s. str.) longirostris</i> (O. F. Müller, 1785)	+++	++	++	++	++	++
<i>B. (Eubosmina) cf. coregoni</i> Baird, 1857	+++	+++	++	++	++	++
<i>B. (E.) cf. longispina</i> Leydig, 1860	+	-	+	+	+	-
<i>B. (E.) cf. crassicornis</i> (Lilljeborg, 1887)	+	+++	++	++	++	+++
<i>Bosminopsis zernowi</i> Linko, 1901	+	+	-	+	+	+
Сем. Polyphemidae						
<i>Polyphemus pediculus</i> (L., 1761)	+	+	-	+	+	-
Сем. Cercopagidae						
<i>Bythotrephes brevimanus</i> × <i>B. cederstroemi</i>	+	++	++	++	+	++
<i>Cercopagis pengoi</i> (Ostroumov, 1891)	-	-	+	+	+	+
Сем. Leptodoridae						
<i>Leptodora kindtii</i> (Focke, 1844)	++	++	+++	++	++	++
Сем. Cyclopidae						
<i>Macrocylops albidus</i> (Jurine, 1820)	+	+	+	-	-	-
<i>Eucyclops serrulatus</i> (Fisher, 1851)	-	+	+	-	+	-
<i>E. macruroides</i> (Lilljeborg, 1901)	-	+	-	-	-	+
<i>E. macrurus</i> (Sars, 1863)	+	-	-	-	-	-
<i>Paracyclops fimbriatus</i> (Fisher, 1853)	+	+	+	+	+	+
<i>P. poppei</i> (Rehberg, 1880)*	+	-	-	-	+	-
<i>Ectocyclops phaleratus</i> (Koch, 1838)	-	+	-	-	-	-
<i>Cyclops vicinus</i> Uljanin, 1875	-	-	-	+	+	+
<i>C. kolensis</i> Lilljeborg, 1901	-	-	-	-	+	-
<i>C. strenuus</i> Fisher, 1851	++	++	++	++	++	++
<i>Megacyclops viridis</i> (Jurine, 1820)	+	+	+	-	+	+
<i>Acanthocyclops vernalis</i> (Fisher, 1853)	+	-	-	-	-	-
<i>A. robustus</i> (Sars, 1863)	-	-	-	-	-	+
<i>A. americanus americanus</i> (Marsh, 1893)	+	+	+	-	+	-

Окончание таблицы 3.

Таксон	Камское			Воткинское		
	В	Ц	П	В	Ц	П
<i>Diacyclops bicuspis</i> (Claus, 1857)	+	-	+	-	-	-
<i>Metacyclops minutus</i> (Claus, 1863)	-	-	-	-	1	-
<i>Mesocyclops leuckarti</i> (Claus, 1857)	+++	+++	+++	+++	+++	+++
<i>Thermocyclops oithonoides</i> (Sars, 1863)	+	+	+	+	+	+
<i>T. crassus</i> (Fisher, 1853)	+++	+++	++	++	++	++
Сем. Diaptomoidae						
<i>Eudiaptomus gracilis</i> (Sars, 1863)	+	+	+	+	+	+
<i>E. graciloides</i> (Lilljeborg, 1888)	+	+	+	+	+	+
Сем. Temoridae						
<i>Heteropece appendiculata</i> Sars, 1863	++	++	++	++	++	++
<i>H. caspia</i> Sars, 1897	+	++	++	++	++	++
<i>Eurytemora velox</i> (Lilljeborg, 1853)	++	++	++	++	++	++
<i>E. caspica</i> Sukhikh et Alekseev, 2013	+	++	++	++	++	++
<i>E. lacustris</i> (Poppe, 1887)	+	+	+	-	-	-

Примечание. Здесь и в табл. 2: В – верхний, Ц – центральный, П – приплотинный районы; “+++” – вид отмечен в ≥80% проб, “++” – 30–80% проб, “+” – <30% проб, “1” – единично отмеченный вид, “–” – вид отсутствовал в сборах, \* – зарегистрирован впервые.

**Таблица 4.** Видовое богатство зоопланктона Камского и Воткинского водохранилищ в 2014–2023 гг.

Показатель	В	Ц	П	Всего
Камское водохранилище				
Видовая плотность:				
общая	24 ± 5	19 ± 4	17 ± 3	20 ± 5
Rotifera	10 ± 4	5 ± 2	5 ± 2	6 ± 3
Cladocera	9 ± 2	7 ± 2	6 ± 2	7 ± 3
Copepoda	5 ± 2	6 ± 1	6 ± 2	5 ± 2
Число видов	132	82	76	144
Воткинское водохранилище				
Видовая плотность:				
общая	19 ± 4	20 ± 4	16 ± 5	18 ± 5
Rotifera	6 ± 2	7 ± 2	5 ± 2	6 ± 2
Cladocera	7 ± 3	7 ± 2	5 ± 3	7 ± 3
Copepoda	5 ± 1	5 ± 1	5 ± 1	5 ± 1
Число видов	85	86	62	103

Примечание. Даны средние значения и их ошибки.

Видовая плотность зоопланктона варьировала от 16 до 24 видов (табл. 4), ракообразные формировали 58–74% видов; 3 вида – *Mesocyclops leuckarti*, *Daphnia galeata* и *Kellicottia longispina* – в обоих водоемах отмечены почти повсеместно (>90% проб). Высокая встречаемость (>80% проб) отмечена также для *Thermocyclops crassus*, *Diaphanosoma brachyurum*, *Bosmina coregoni*, *Leptodora kindtii* в Камском водохранилище и

*Polyarthra major*, *Keratella quadrata*, *Bosmina (E.) cf. crassicornis* – в Воткинском.

Состав зоопланктона Камского и Воткинско-го водохранилища имел высокую степень сходства (>70%). Наибольшее сходство видового состава наблюдали между центральным и приплотинным районами Камского водохранилища, а также центральными районами обоих водохранилищ (~80%). Сходство верхних районов Камского и Воткинского водохранилищ достигало 72%. При сравнении состава видов верхнего района Камского водохранилища с другими районами обоих водохранилищ отмечено минимальное сходство (50–60%).

Зарегистрировано два вида коловраток (*Trichocerca parvula* и *Lepadella patella*) и два вида ракообразных (*Pseudochydorus globosus* и *Paracyclops poppei*), ранее не указанных для Камского и Воткинского водохранилищ (Кортунова, Галанова, 1988; Селеткова, 2015; Лазарева, 2020; Целищева, Лазарева, 2021).

С 2012 г. в Камском водохранилище обитает северо-американский вселенец *Kellicottia bostoniensis* (Крайнев и др., 2018). Вид отмечали в 2012, 2014, 2015, 2017, 2019 и единично в 2021 гг., во все эти годы температура воды верхнего района Камского водохранилища, где преимущественно вид обнаруживали, не поднималась выше 20°C, чаще была 11–14°C. Наибольшая численность вселенца (от 70 до 297 тыс. экз./м³) зарегистрирована в 2017 г. Редкие находки вселенца в центральном

и приплотинном районах Камского водохранилища локальны, его численность не превышала 60 тыс. экз./м<sup>3</sup>. В Воткинском водохранилище этот вид не отмечали.

*Cercopagis pengoi* впервые найден в 2016 г. в приплотинном районе Камского водохранилища и в верхней части Воткинского (Лазарева, 2019). К 2023 г. вид распространился по всему Воткинскому водохранилищу, однако в Камском водохранилище обитает, как и ранее, только в приплотинном районе. Максимальную численность (132 экз./м<sup>3</sup>) этого вида наблюдали в приплотинных районах обоих водохранилищ. Всelenца обнаруживали фактически ежегодно, однако он был немногочислен и встречался в <3% проб. В то же время гибрид *Bythotrephes brevimanus* × *B. coederstroemii* был более многочислен (6–796 экз./м<sup>3</sup>, в среднем 134 ± 12 экз./м<sup>3</sup>) и обнаружен в 22% проб.

**Доминантные комплексы.** К широко распространенным относились 10 видов, которые встречались во всех районах каждого водохранилища, 9 из них входили в число доминантных. В Камском водохранилище среди коловраток самыми многочисленными (5–20 тыс. экз./м<sup>3</sup>) были *Asplanchna priodonta*, *Euchlanis dilatata lucksiana*, *Polyarthra major*, *Euchlanis dilatata dilatata*, *Kellicottia longispina*, *Synchaeta pectinata*. В верхнем районе водоема среди кладоцер сравнительно многочисленными были *Daphnia galeata*, *Diaphanosoma brachyurum*, *Bosmina longirostris* и *Chydorus sphaericus* (11–28% *N<sub>cl</sub>*). В центральном и приплотинном районах численность кладоцер формировали преимущественно *Daphnia galeata* (64–69% *N<sub>cl</sub>*)

и *Bosmina crassicornis* (12–23% *N<sub>cl</sub>*). Среди копепод на всем протяжении водохранилища массовыми были *Mesocyclops leuckarti* и *Thermocyclops crassus*. Основу биомассы в Камском водохранилище образовывали ракообразные *Daphnia galeata* (35–67%), *Diaphanosoma brachyurum* (13%) и *Mesocyclops leuckarti* (6–18%) (табл. 5).

В Воткинском водохранилище массовыми среди коловраток были *Euchlanis dilatata lucksiana*, *Polyarthra major*, *Keratella quadrata*, *Synchaeta pectinata*, *Kellicottia longispina*, *Euchlanis dilatata dilatata*, *Brachionus angularis*. В верхнем районе водоема, как и в верхнем районе Камского водохранилища, многочисленных видов кладоцер было больше, чем в прочих районах. Преобладали *Daphnia galeata*, *Bosmina* (*E.* cf. *crassicornis*), *Bosmina longirostris*, *Coronatella rectangula*. В центральном и приплотинном районах вклад *D. galeata* в численность кладоцер достигал 53–63%, сравнительно многочисленны были *B. (E.) cf. crassicornis* (16–33% *N<sub>cl</sub>*) и *B. longirostris* (11% *N<sub>cl</sub>*). На всем протяжении водохранилища среди веслоногих раков доминировали *Mesocyclops leuckarti* (70–80% *N<sub>cop</sub>*) и *Thermocyclops crassus* (13–18% *N<sub>cop</sub>*). Абсолютным доминантом по биомассе на всей акватории Воткинского водохранилища была *Daphnia galeata*, на нее приходилось 48–71% общей биомассы (0.2– 1.5 г/м<sup>3</sup>), *Mesocyclops leuckarti* формировал 9–18% (табл. 6).

**Численность и биомасса.** Общая численность зоопланктона в Камском водохранилище варьировала в широких пределах 1–588 тыс. экз./м<sup>3</sup>, в среднем она составляла 120 ± 6 тыс. экз./м<sup>3</sup> (табл. 7). Основной вклад в численность вносили

Таблица 5. Доминантные виды зоопланктона районов Камского водохранилища

Таксон	Верхний			Центральный			Приплотинный		
	<i>N<sub>sp</sub></i>	% <i>N<sub>gr</sub></i>	% <i>B</i>	<i>N<sub>sp</sub></i>	% <i>N<sub>gr</sub></i>	% <i>B</i>	<i>N<sub>sp</sub></i>	% <i>N<sub>gr</sub></i>	% <i>B</i>
Rotifera									
<i>Asplanchna priodonta</i>	5	11	8	—	—	—	—	—	—
<i>Euchlanis dilatata lucksiana</i>	—	—	—	—	—	—	16	22	1
<i>Polyarthra major</i>	—	—	—	4	18	<1	8	12	<1
<i>Euchlanis dilatata dilatata</i>	—	—	—	—	—	—	20	28	1
<i>Kellicottia longispina</i>	—	—	—	8	39	<1	18	25	<1
<i>Synchaeta pectinata</i>	12	27	1	—	—	—	—	—	—
Cladocera									
<i>Daphnia galeata</i>	8	28	35	20	69	67	21	64	59
<i>Diaphanosoma brachyurum</i>	5	18	13	—	—	—	—	—	—
<i>Bosmina</i> ( <i>E.</i> ) cf. <i>crassicornis</i>	—	—	—	3	12	1	8	23	3
<i>B. longirostris</i>	8	27	5	—	—	—	—	—	—
<i>Chydorus sphaericus</i>	3	11	1	—	—	—	—	—	—
Copepoda									
<i>Mesocyclops leuckarti</i>	15	35	6	49	76	11	73	67	18
<i>Thermocyclops crassus</i>	25	59	8	11	18	1	30	27	4

Примечание. Здесь и в табл. 6: *N<sub>sp</sub>* – средняя численность вида, тыс. экз./м<sup>3</sup>, %*N<sub>gr</sub>* – вклад (%) в численность коловраток (*N<sub>rot</sub>*), кладоцер (*N<sub>cl</sub>*) и копепод (*N<sub>cop</sub>*); “—” – вид отсутствовал в составе доминантов (<10% *N<sub>gr</sub>*).

Таблица 6. Доминантные виды зоопланктона районов Воткинского водохранилища

Таксон	Верхний			Центральный			Приплотинный		
	$N_{sp}$	% $N_{gr}$	% $B$	$N_{sp}$	% $N_{gr}$	% $B$	$N_{sp}$	% $N_{gr}$	% $B$
Rotifera									
<i>Euchlanis dilatata lucksiana</i>	3	12	1	16	31	1	23	44	1
<i>Polyarthra major</i>	3	12	1	9	17	1	—	—	—
<i>Keratella quadrata</i>	3	11	<1	—	—	—	—	—	—
<i>Synchaeta pectinata</i>	—	—	—	8	16	<1	—	—	—
<i>Kellicottia longispina</i>	4	18	<1	7	14	<1	8	15	<1
<i>Euchlanis dilatata dilatata</i>	—	—	—	—	—	—	10	19	1
<i>Brachionus angularis</i>	5	22	<1	—	—	—	—	—	—
Cladocera									
<i>Daphnia galeata</i>	2	24	48	9	53	61	17	63	71
<i>Bosmina (E.) cf. crassicornis</i>	1	11	3	3	16	2	9	33	4
<i>B. longirostris</i>	3	33	2	2	11	1	—	—	—
<i>Coronatella rectangula</i>	1	11	1	—	—	—	—	—	—
Copepoda									
<i>Mesocyclops leuckarti</i>	22	76	18	42	70	10	56	80	9
<i>Thermocyclops crassus</i>	4	15	2	11	18	2	9	13	1

Таблица 7. Численность ( $N$ , тыс. экз./м<sup>3</sup>) и биомасса ( $B$ , г/м<sup>3</sup>) основных групп зоопланктона в разных районах Камского и Воткинского водохранилищ в 2014–2023 гг.

Таксон	Верхний		Центральный		Приплотинный	
	$N$	$B$	$N$	$B$	$N$	$B$
Камское водохранилище						
Rotifera	$46 \pm 7$ 0.3–257	$0.12 \pm 0.01$ 0.001–0.73	$20 \pm 3$ 1.5–129	$0.08 \pm 0.02$ 0.001–0.46	$41 \pm 6$ 0.9–347	$0.07 \pm 0.01$ 0.0002–0.73
Cladocera	$28 \pm 4$ 0.3–141	$0.55 \pm 0.11$ 0.002–4.17	$29 \pm 8$ 0.3–300	$1.79 \pm 0.50$ 0.008–21.2	$28 \pm 4$ 0.4–282	$1.42 \pm 0.19$ 0.02–11.63
Copepoda	$42 \pm 7$ 0.3–274	$0.14 \pm 0.02$ 0.001–1.30	$64 \pm 10$ 5–267	$0.34 \pm 0.06$ 0.01–2.36	$71 \pm 5$ 3–213	$0.44 \pm 0.03$ 0.01–1.80
Calanoida	$0.8 \pm 0.2$ 0.01–10	$0.02 \pm 0.01$ 0.001–0.56	$1.5 \pm 0.4$ 0.05–14	$0.04 \pm 0.04$ 0.005–0.30	$2 \pm 0.6$ 0.03–44	$0.07 \pm 0.01$ 0.0002–0.94
Cyclopoida	$41 \pm 7$ 0.3–274	$0.12 \pm 0.02$ 0.005–0.74	$63 \pm 9$ 3.5–254	$0.30 \pm 0.06$ 0.008–2.33	$69 \pm 5$ 2.9–212	$0.37 \pm 0.03$ 0.004–1.75
Воткинское водохранилище						
Rotifera	$23 \pm 6$ 0.1–449	$0.03 \pm 0.008$ 0.001–0.53	$51 \pm 9$ 0.6–325	$0.15 \pm 0.04$ 0.001–1.53	$53 \pm 7$ 0.5–247	$0.15 \pm 0.04$ 0.002–1.74
Cladocera	$9 \pm 3$ 0.3–164	$0.30 \pm 0.05$ 0.01–2.53	$18 \pm 4$ 0.1–136	$1.03 \pm 0.28$ 0.002–12.08	$27 \pm 7$ 0.02–330	$1.71 \pm 0.26$ 0.001–11.85
Copepoda	$29 \pm 4$ 0.3–157	$0.14 \pm 0.01$ 0.003–0.73	$60 \pm 10$ 0.4–338	$0.24 \pm 0.04$ 0.04–1.32	$70 \pm 8$ 0.4–226	$0.24 \pm 0.03$ 0.001–1.179
Calanoida	$1.6 \pm 0.5$ 0.01–36	$0.04 \pm 0.008$ 0.001–0.56	$4 \pm 0.7$ 0.01–25	$0.06 \pm 0.01$ 0.003–0.44	$3 \pm 0.6$ 0.02–28	$0.09 \pm 0.02$ 0.001–1.06
Cyclopoida	$28 \pm 4$ 0.3–120	$0.10 \pm 0.01$ 0.01–0.71	$57 \pm 10$ 0.1–338	$0.18 \pm 0.02$ 0.004–1.28	$68 \pm 8$ 0.3–225	$0.16 \pm 0.02$ 0.001–0.92

Примечание. Над чертой – среднее значение  $\pm$  ошибка среднего, под чертой – минимальное и максимальное значения.

*Rotifera* (43%) и *Copepoda* (32%), основу биомассы формировали *Cladocera* (73%). Коловратки были наиболее многочисленны в верхнем и приплотинном районах (49 и 43% общего количества зоопланктона соответственно), обилие кладоцер достигало максимума в центральном районе (81% биомассы и 38% численности зоопланктона). Роль копепод в зоопланктоне увеличивалась от верхнего района к приплотинному, этот тренд прослеживали в течение всех лет исследования водоема. В обоих водоемах количество *Calanoida* было намного меньше, чем *Cyclopoida*, в том числе на науплиальных и копеподитных стадиях развития.

Как правило, максимальную биомассу отмечали для центрального района Камского водохранилища (рис. 2). В озеровидном расширении этого района при малой проточности создавались благоприятные условия для развития крупных кладоцер. Биомасса *Daphnia galeata* в отдельные годы достигала 11 г/м<sup>3</sup> или 90% биомассы зоопланктона. В приплотинном районе биомасса в среднем была в 1.3 раза ниже по сравнению с центральным, при этом численность была высокой за счет массового развития веслоногих раков. В верхнем районе, несмотря на низкую биомассу (табл. 7), коловратки часто формировали высокую численность. Так, в 2018 г. количество коловраток здесь достигало 130 тыс. экз./м<sup>3</sup>.

Численность зоопланктона в пелагии Воткинского водохранилища варьировала в пределах 2–647 тыс. экз./м<sup>3</sup>, в среднем  $115 \pm 8$  тыс. экз./м<sup>3</sup>. Вклад в численность зоопланктона в каждом районе водохранилища был примерно одинаковым для копепод (47–48%) и коловраток (35–40%). Верхний район не отличался высокими показателями, лишь в 2016 г. там зарегистрирована максимальная численность зоопланктона по водоему (51 тыс. экз./м<sup>3</sup>), вызванная массовым развитием *Kellicottia longispina*, *Euchlanis dilatata lucksiana* и *Brachionus angularis*.

Биомасса зоопланктона Воткинского водохранилища возрастала от верхнего района к приплотинному почти во все годы наблюдений (рис. 3). В 2014, 2016 и 2020 гг. максимальные показатели регистрировали для центрального района. Биомасса верхнего и приплотинного районов водохранилища в исследованные годы была в 2 раза ниже, чем в тех же районах Камского водохранилища, а в центральном районе – в 3 раза ниже. Наибольший вклад в биомассу зоопланктона вносили *Cladocera* (77%). Доля кладоцер была максимальна в приплотинном районе водохранилища (82% биомассы или 1.7 г/м<sup>3</sup>).

При оценке количественного сходства структуры зоопланктона разных районов водохранилищ (рис. 4) наблюдали четкое отличие верхнего района Камского водохранилища от всех остальных. Наибольшая степень сходства характерна для центрального и приплотинного районов в обоих

водохранилищах. В этих районах были массовыми ракообразные *Daphnia galeata* (до 280 тыс. экз./м<sup>3</sup>), *Mesocyclops leuckarti* (до 130 тыс. экз./м<sup>3</sup>), *Thermocyclops crassus* (до 80 тыс. экз./м<sup>3</sup>), *Heteroporella caspia* (до 20 тыс. экз./м<sup>3</sup>), *Eurytemora caspica* (до 16 тыс. экз./м<sup>3</sup>). Последние три вида относятся к южным теплолюбивым вселенцам. Они формировали локальные вспышки численности, как правило, в прибрежье приплотинного района Камского водохранилища и центрального района Воткинского.

## ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

В Камском водохранилище в первые годы его существования (1955–1957 гг.) отмечено 90 видов зоопланктеров (Уломский, 1959). В последующие годы (1976–1978) в водоеме регистрировали 130 таксонов, из них 48% приходилось на ветвистоусых раков (Кортунова, 1983). В настоящее время указано от 72 до 100 видов (Лазарева, 2020; Целищева, Лазарева, 2021). В работе Е.Б. Селетковой (2015), в которой исследовали дополнительно Сылвенско-Чусовской плес, выявлено 146 видов.

В первые годы (1965–1966 гг.) после заполнения Воткинского водохранилища было зарегистрировано 40 видов зоопланктона, >50% видового разнообразия обеспечивали ракообразные (Удалова, 1968). В дальнейшем (1979–1983 гг.) на водоеме проводили регулярные наблюдения, в результате которых было обнаружено 117 видов и форм зоопланктона (Кортунова, Галанова, 1988). В последних опубликованных работах (Лазарева, 2020; Целищева, Лазарева, 2021) отмечено от 69 до 75 видов.

В 2012–2023 гг. список зоопланктона состоял из 149 таксонов, из них 144 отмечены в Камском водохранилище, 103 – в Воткинском. Выявлено 4 вида, ранее не отмечавшиеся в этих водоемах. Полученные нами данные дополняют список, приведенный в работе В.И. Лазаревой (2020). Новые виды обычны для водоемов Европейской части России и не являются вселенцами.

При сравнении сходства структуры зоопланктона различных районов Камского и Воткинского водохранилищ выявлено явное отличие верхнего района Камского водохранилища от всех остальных. Верхний район Камского водохранилища – первый в каскаде. Здесь отсутствует влияние вышележащего водохранилища, но сказывается воздействие вод р. Камы и множества небольших притоков, в том числе соленых (Печеркин и др., 1980). В этом районе отмечено самое большое видовое богатство коловраток семейств *Brachionidae* и *Trichocercidae*. Также преимущественно здесь в массе присутствует вселенец *Kellicottia bostoniensis*, который чаще встречается в водоемах с повышенной минерализацией воды (Кутикова, 1970). Массово вид развивается в годы с низкой температурой воды (11–14°C).

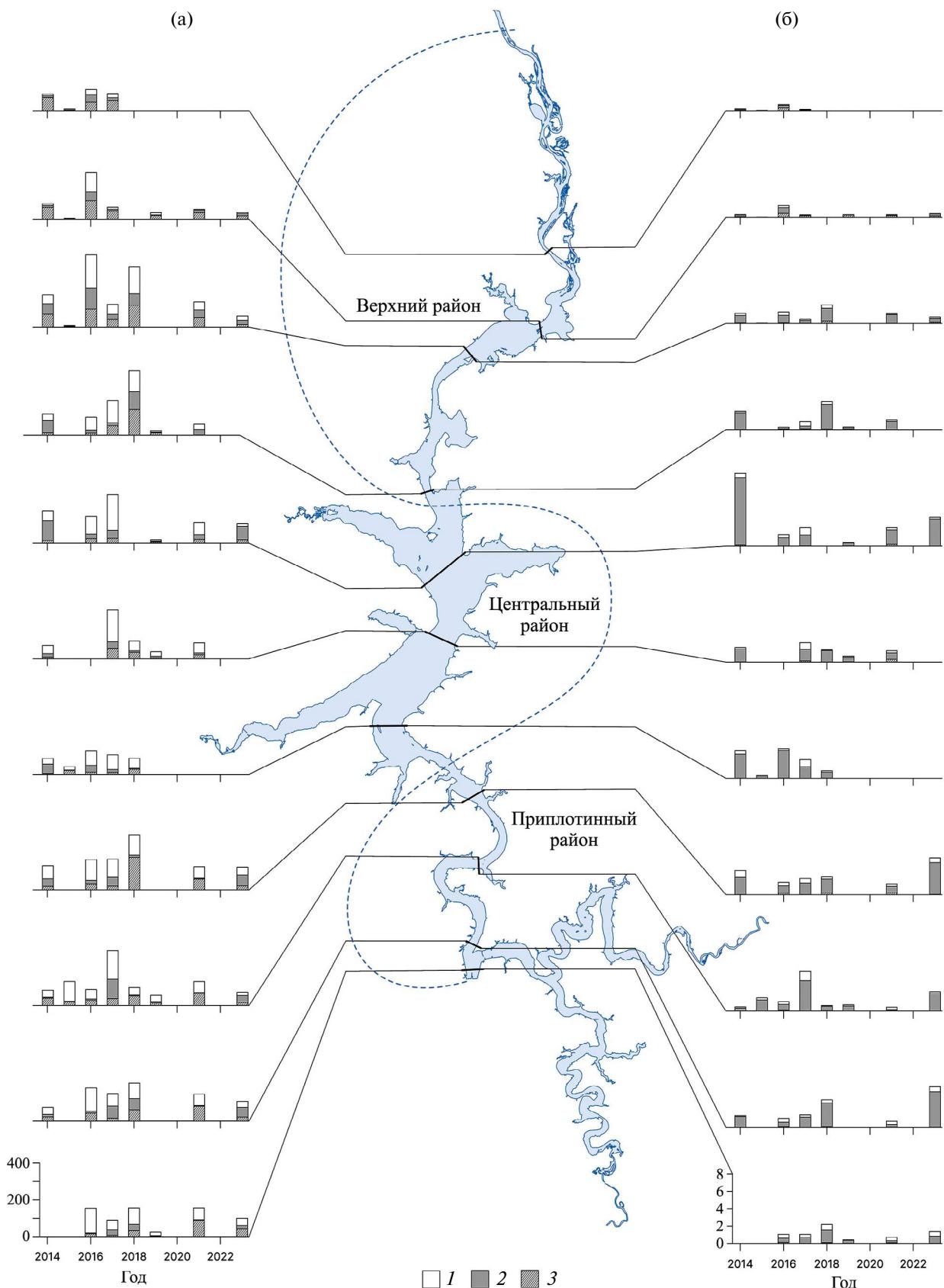


Рис. 2. Многолетняя динамика изменения численности, тыс. экз./м<sup>3</sup> (а) и биомассы, г/м<sup>3</sup> (б) основных групп зоопланктона в исследованных районах Камского водохранилища в 2014–2023 гг. Здесь и на рис. 3: 1 – веслоногие ракчи, 2 – ветвистоусые ракчи, 3 – коловратки.

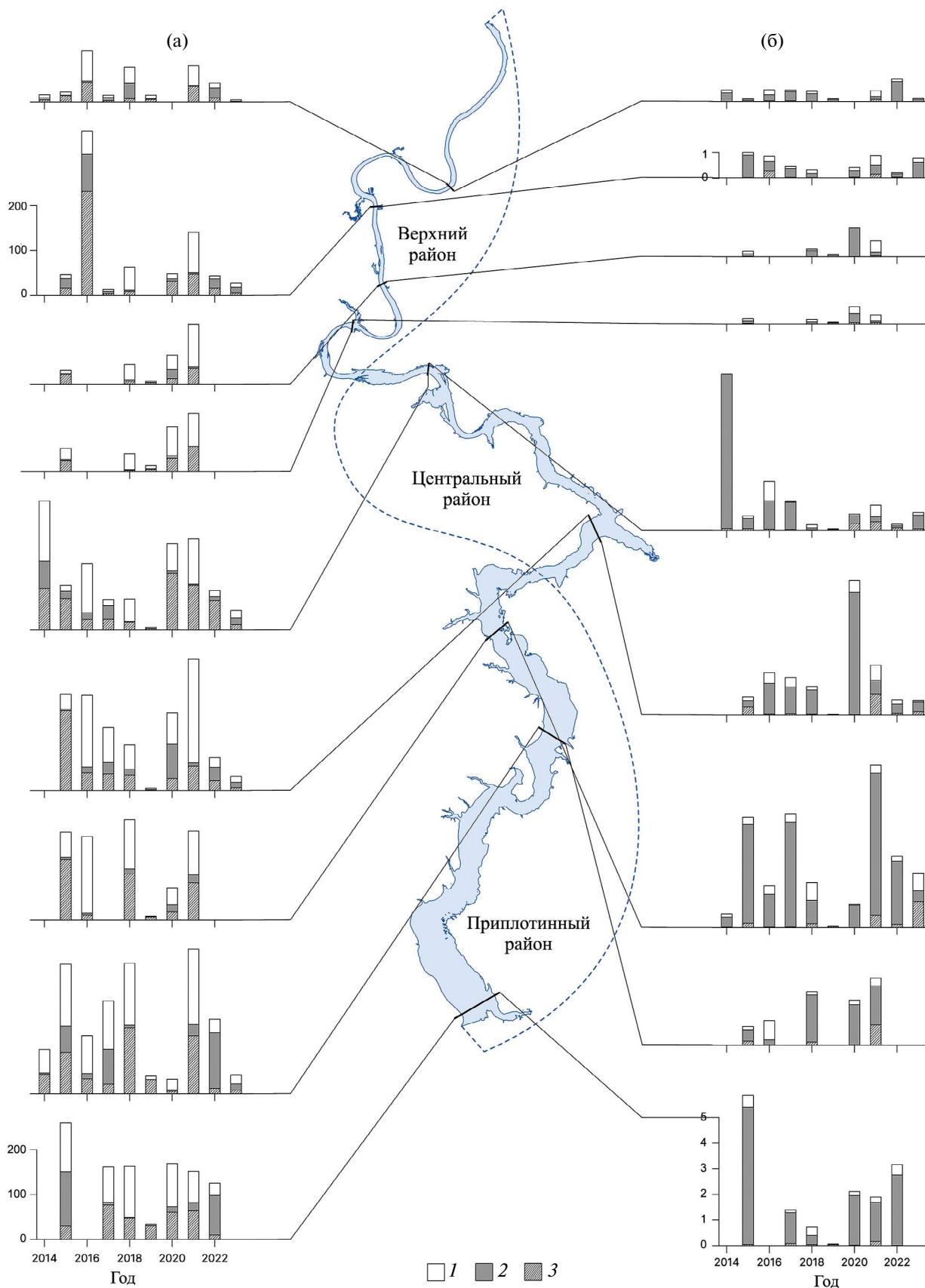
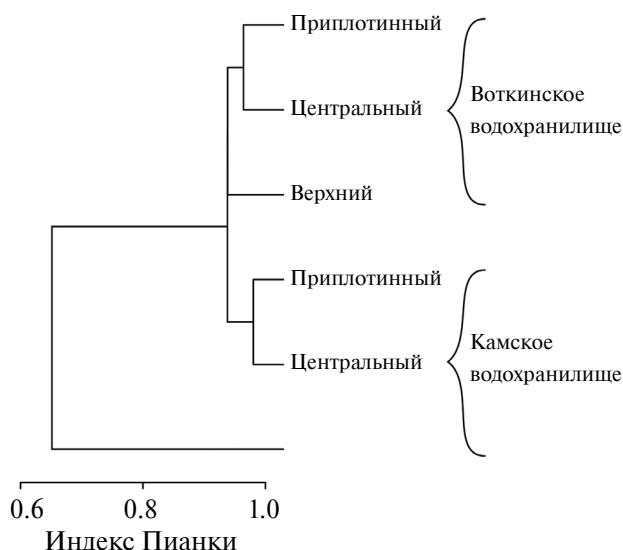


Рис. 3. Многолетняя динамика изменения численности, тыс. экз./м³ (а) и биомассы, г/м³ (б) основных групп зоопланктона в исследованных районах Воткинского водохранилища в 2014–2023 гг.



**Рис. 4.** Дендрограмма сходства зоопланктона исследованных районов Камского и Воткинского водохранилищ по индексу Пианки.

В водоемах Европейской России данная коловратка не требовательна к температуре и встречается при температуре 5–12°C (Жданова, Добрынин, 2011; Жданова и др., 2016). В озерах Нижегородского региона наблюдали наибольшую плотность коловраток рода *Kellicottia* в нижних горизонтах вод с температурой 5–7°C, виды этого рода избегают теплых поверхностных вод (Bayanov, 2014).

Количество зоопланктона исследованных водоемов характеризуется большими колебаниями год от года (Кортунова, Галанова, 1986). Наши данные подтверждают это, однако за период 2012–2023 гг. возросло количество лет с высокими показателями обилия. По сравнению с данными 2002–2007 гг. (Селеткова, 2015), в Камском водохранилище наблюдается увеличение биомассы зоопланктона в 2–3 раза. Особенно ярко эти изменения прослеживаются в центральном и приплотинном районах. Из анализа архивных данных Пермского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии следует, что в Воткинском водохранилище с 2011 г. количество зоопланктона возросло в 1.5–2 раза. Морфометрические особенности Камского водохранилища – обширное озеровидное расширение и большое количество мелководий (Двинских, Китаев, 2008), по-видимому, способствуют более интенсивному росту биомассы сообщества. Кроме того, причиной подъема биомассы зоопланктона может быть увеличение среднегодовой температуры воздуха. Так, в Пермском крае за последние 40 лет температура воздуха возросла на ~1.5°C (Шкляев, Шкляева, 2011). Схожие изменения отмечены и для других водохранилищ Волжско-Камского каскада (Корнева и др., 2019; Лазарева, 2020).

Также отмечена тенденция к изменению видового состава доминантов в обоих водохранилищах. Происходит рост вклада ракообразных в сообщество, крупная *Daphnia galeata* в современный период стала основным компонентом летнего зоопланктона. Среди доминантов отмечен южный вид *Thermocyclops crassus*, который ранее не играл столь большой роли в зоопланктоне (Кортунова, 1983; Кортунова, Галанова, 1988; Преснова, Хулапова, 2015; Селеткова, 2015). На некоторых участках пелагиали водоемов его количество достигало 97 тыс. экз./м<sup>3</sup> и 0.4 г/м<sup>3</sup>. В то же время многочисленный ранее *Th. oithonoides* встречается редко и его численность невелика (<6 тыс. экз./м<sup>3</sup>). Понто-каспийские вселенцы *Heterocope caspia* ( $841 \pm 88$  экз./м<sup>3</sup>) и *Eurytemora caspica* ( $816 \pm 102$  экз./м<sup>3</sup>) стали обычными видами для обоих водоемов и встречаются повсеместно. *Bosmina longirostris*, которая ранее была обильной в обоих водоемах, сейчас в массе развивается только в верхних районах водохранилищ. С 2021 г. она уступает по численности виду *Bosmina (E.) cf. crassicornis*.

Сходная картина наблюдается на водохранилищах Волжского каскада. В водоемах Верхней Волги также отмечают увеличение обилия *Thermocyclops crassus* (Лазарева, Соколова, 2015). *Heterocope caspia* многочисленна в Волгоградском, Саратовском и Куйбышевском водохранилищах еще с 1960-х гг. (Волга..., 1978; Тимохина, 2000). На данный момент *H. caspia*, как и *Eurytemora caspica*, расселились не только в р. Каме, но также в Средней и Нижней Волге (Лазарева и др., 2018; Гвоздарева, Мельникова, 2021; Жихарев и др., 2023).

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

За период 2012–2023 гг. в пелагиали Камского и Воткинского водохранилищ выявлено 149 таксонов зоопланктона, преобладали коловратки (~50% списка). Отмечено четыре вида, не указанных ранее в опубликованных списках. Состав зоопланктона Камского и Воткинского водохранилищ имеет высокую степень сходства (>70%). По всей акватории в массе встречены типичные для Волжско-Камского каскада виды: *Mesocyclops leuckarti*, *Daphnia galeata* и *Kellicottia longispina*. Понто-каспийский вселенец *Cercopagis pengoi* к 2023 г. расселился по всей акватории Воткинского водохранилища. Обитающая в Камском водохранилище с 2012 г. американская коловратка *Kellicottia bostoniensis* обычна в верхнем районе водоема в годы, когда средняя температура воды в вегетационный сезон не превышает 11–14°C. В верхних районах водоемов наибольшую численность зоопланктона формируют коловратки, на остальной акватории преобладают ракообразные. Биомасса зоопланктона максимальна в центральной части Камского водохранилища, в Воткинском она увеличивается от верхнего района к приплотинному.

По сравнению с 2000–2011 гг., биомасса зоопланктона возросла в 2–3 раза в Камском водохранилище и в 1,5–2 раза в Воткинском. Обнаружена тенденция к изменению видового состава доминантов: увеличился вклад ракообразных, *Daphnia galeata* стала основным компонентом летнего зоопланктона. Отмечено увеличение численности термофильного вида *Thermocyclops crassus*.

### БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы признательны сотрудникам Пермского филиала ВНИРО за проведенную работу по сбору материала и В.И. Лазаревой (Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН) за консультации и ценные советы.

### ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках государственного задания ФГБНУ “ВНИРО” № 076-00004-23-00 “Определение общего допустимого улова водных биологических ресурсов”.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Авакян А.Б., Салтанкина В.П., Шарапов В.А. 1979. Водохранилища. М.: Наука.
- Волга и ее жизнь. 1978. Л.: Наука.
- Алексеинина М.С., Преснова Е.В. 2017. Структура планкто- и бентоценозов центрального района Воткинского водохранилища и ее изменения в многолетнем аспекте // Современные проблемы водохранилищ и их водосборов: Тр. VI Междунар. науч.-практ. конф. Т. 3. Пермь: Пермск. гос. нац. исслед. ун-т. С. 4.
- Безматерных В.В., Поздеев И.В., Огородов С.П. и др. 2023. Специализированное программное обеспечение сопровождения экологических исследований гидробионтов // Антропогенное влияние на водные организмы и экосистемы. Борок: Ин-т биологии внутр. вод РАН. С. 218.
- Гвоздарева М.А., Мельникова А.В. 2021. Современное распределение инвазионных видов зоопланктона и зообентоса в Куйбышевском водохранилище // Современные проблемы и перспективы развития рыболово-промышленного комплекса: Матер. IX науч.-практ. конф. молодых ученых с междунар. участием, посвященной 140-летию ВНИРО. Москва: Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии. С. 47.
- Двинских С.А., Китаев А.Б. 2008. Гидрология камских водохранилищ: Монография. Пермск. гос. ун-т. Пермь: Пермск. гос. ун-т.
- Жданова С.М., Добрынин А.Э. 2011. *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet, 1908) (Rotifera, Brachionidae) в водоемах Европейской России // Биология внутр. вод. № 1. С. 45.
- Жданова С.М., Лазарева В.И., Баянов Н.Г. и др. 2016. Распространение и пути расселения американской коловратки *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet, 1908) (Rotifera: Brachionidae) в водоемах европейской России // Рос. журн. биол. инвазий. № 3. С. 8.
- Жихарев В., Гаврилко Д.Е., Обедиентова Е.С., Шургanova Г.В. 2023. Чужеродные виды зоопланктона водохранилищ Средней Волги // Современные проблемы водохранилищ и их водосборов: Тр. IX Всерос. науч.-практ. конф. с междунар. участием. Пермь, 25–28 мая 2023 года. Пермь: Пермск. гос. национальный исследовательский ун-т. С. 178.
- Калинин В.Г. 2012. Особенности формирования зимнего режима равнинных водохранилищ // Изв. РАН. Серия геогр. № 2. С. 38.
- Корнева Л.Г., Лазарева В.И., Минеева Н.М. и др. 2019. Состояние и динамика биологических сообществ Рыбинского водохранилища в условиях изменения климата // Журн. Сибир. фед. ун-та. Серия: Биология. Т. 12. № 2. С. 160. <https://doi.org/10.17516/1997-1389-0037>
- Коровчинский Н.М., Котов А.А., Синев А.Ю. и др. 2021. Ветвистоусые ракообразные (Crustacea: Cladocera) Северной Евразии. М.: Тов-во науч. изданий КМК. Т. 2.
- Кортунова Т.А. 1983. Зоопланктон Камского водохранилища и его продукция // Комплексные исследования рек и водохранилищ Урала. Пермь: Пермск. гос. ун-т. С. 68.
- Кортунова Т.А., Галанова А.А. 1986. Зоопланктон Камских водохранилищ как кормовая база рыб // Биол. ресурсы Зап. Урала. Межвуз. сб. науч. тр. Пермь. С. 50.
- Кортунова Т.А., Галанова А.А. 1988. Зоопланктон // Биология Воткинского водохранилища. Иркутск: Иркутск. гос. ун-т. С. 50.
- Крайнев Е.Ю., Целищева Е.М., Лазарева В.И. 2018. Американская коловратка *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet, 1908) (Rotifera: Brachionidae) в Камском водохранилище (р. Кама, Россия) // Биология внутр. вод. № 1. С. 55.
- Кутикова Л.А. 1970. Коловратки фауны СССР. Л.: Наука.
- Лазарева В.И. 2019. Новые находки понто-каспийской хищной кладоцеры *Cercopagis pengoi* (Ostrovskiy, 1891) (Crustacea, Onychopoda) в водохранилищах рек Камы и Волги // Биология внутр. вод. № 3. С. 35.
- Лазарева В.И. 2020. Многолетние изменения состава и обилия зоопланктона водохранилищ р. Камы // Биология внутр. вод. № 3. С. 1. <https://doi.org/10.31857/S0320965220030110>
- Лазарева В.И., Соколова Е.А. 2015. Метазоопланктон равнинного водохранилища в период потепления климата: биомасса и продукция // Биология внутр. вод. № 3. С. 30.
- Лазарева В.И., Сабитова Р.З., Соколова Е.А. 2018. Особенности структуры и распределения позднелетнего (август) зоопланктона в водохранилищах Волги // Тр. Ин-та биологии внутр. вод РАН. Вып. 82(85). С. 28. <https://doi.org/10.24411/0320-3557-2018-1-0011>
- Назаров Н.Н., Наговицын А.В., Тюняткин Д.Г., Фролова И.В. 2008. Ландшафтогенез и геосистемное

- строительство крупных равнинных водохранилищ (на примере камских водохранилищ). Пермь: Пермск. гос. нац. исслед. ун-т.
- Матарзин Ю.М., Мацкевич И.К.** 1970. Вопросы морфометрии и районирования водохранилищ // Вопросы формирования водохранилищ и их морфометрия. Пермь: Изд-во Пермск. ун-та.
- Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресных водоемах. Зоопланктон и его продукция. 1982. Л.: ГосНИОРХ.
- Михалев В.В., Мацкевич И.К.** 2010. Современная морфометрия Камского водохранилища // Водное хозяйство России: проблемы, технологии, управление.
- Михалев В.В., Мацкевич И.К., Белобородов А.В.** 2011. Современная морфометрия Воткинского водохранилища // Водное хозяйство России: проблемы, технологии, управление. № 1. С. 23.
- Определитель зоопланктона и зообентоса пресных вод Европейской России. 2010. Т. 1. Зоопланктон. М.: Тов-во науч. изданий КМК.
- Определитель пресноводных беспозвоночных России. 1994. Т. 1. СПб.: Изд-во Зоол. ин-т РАН.
- Определитель пресноводных беспозвоночных России. 1995. Т. 2. СПб.: Изд-во Зоол. ин-т РАН.
- Печеркин И.А., Двинских С.А., Тихонов В.П., Киматеев А.Б.** 1980. Факторы загрязнения водных масс Камского водохранилища и пути его предотвращения // Биологические ресурсы водоемов Западного Урала. Пермь: Пермск. ун-т. С. 9.
- Преснова Е.В., Хулапова А.В.** 2015. Структура и распределение зоопланктона в центральном районе Воткинского водохранилища // Вестн. Пермск. ун-та. Биология. Вып. 4. С. 366.
- Селеткова Е.Б.** 2015. Зоопланктон Камского водохранилища // Биоценозы рек и водохранилищ Западного Урала. СПб.: Гос. НИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва. С. 136.
- Тимохина А.Ф.** 2000. Зоопланктон как компонент экосистемы Куйбышевского водохранилища. Тольятти: Ин-т экологии волжск. бассейна РАН.
- Удалова Н.Н.** 1968. Зоопланктон Воткинского водохранилища на р. Каме в открытый период 1965–1966 гг. // Тез. докл. конф. по изучению водоемов бассейна Волги. Тольятти: Ин-т экологии волжск. бассейна РАН. С. 125.
- Уломский С.Н.** 1959. Основные черты и направления развития планктона Камского водохранилища (1955–1957 гг.) // Совещ. по вопросам эксплуатации Камского водохранилища.
- Целищева Е.М., Лазарева В.И.** 2021. Многолетняя динамика зоопланктона Камского и Воткинского водохранилищ // Биология внутр. вод. № 4. С. 392. <https://doi.org/10.31857/S0320965221040148>
- Шкляев В.А., Шкляева Л.С.** 2011. Пространственный анализ вековых изменений температуры воздуха на Урале // Глубинное строение, геодинамика, тепловое поле Земли, интерпретация геофизических полей. Институт геофизики УрО РАН, Российский фонд фундаментальных исследований, Уральское отделение Евро-Азиатского геофизического общества. Екатеринбург: УрО РАН. С. 409.
- Bayanov N.G.** 2014. Occurrence and abundance level of *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet, 1908) in Lakes of the Nizhny Novgorod region // Rus. J. Biol. Invasions. № 1. P. 83.
- Cyr H., Sprules W.G.** 2022. The wind-driven distribution of nearshore zooplankton in a stratified lake varies with their body size // Freshwater Biol. № 67. P. 991. <https://doi.org/10.1111/fwb.13896>
- Pianka E.R.** 1973. The Structure of lizard communities. Annual review of ecology // Evol. and Syst. V. 4. P. 53. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.04.110173.000413>
- Sørensen T.** 1948. A method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species content // Kongelige Danske Videnskabernes Selskab. Biol. krifter. Bd V. № 4. P. 1.
- Sukhikh N.M., Alekseev V.R.** 2013. *Eurytemora caspica* sp. nov. from the Caspian Sea – one more new species within the *E. affinis* complex (Copepoda: Calanoida, Temoridae) // Proc. Zool. Institute RAS. V. 317. № 1. P. 85.

## Structure and Distribution Peculiarities of Summer Zooplankton in Kama and Votkinsk Reservoirs

E. M. Tselishcheva<sup>1,\*</sup>, V. V. Bezmaternykh<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Perm Branch of Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography (VNIRO), Perm, Russia  
 \*e-mail: lady\_in\_red91@mail.ru

Summer (July–August) zooplankton in Kama and Votkinsk reservoirs is being studied for last decade (2014–2023). Species list also includes archive data from 2012 to 2013. There are 149 taxa in two studied bodies of water, four of them registered for the first time. Distribution of Caspian invader *Cercopagis pengoi* is shown and patterns of mass development of north american rotifer *Kellicottia bostoniensis* are detected. It is found that abundance is mostly provided by Rotifera (43%) and Copepoda (32%) while 73% of biomass formed by Cladocera in Kama reservoir. Rotifera are forming 53% of number in Votkinsk reservoir while Cladocera are forming 77% of biomass there. Mean abundance of summer zooplankton in Kama reservoir in studied period is  $120 \pm 6$  ind. thous./m<sup>3</sup>, it equals  $115 \pm 8$  ind. thous./m<sup>3</sup> in Votkinsk reservoir. Pluriannual changes in species composition, structure, abundance, and peculiarities of spatial distribution of zooplankton are discussed.

**Keywords:** zooplankton, Kama reservoir, Votkinsk reservoir, composition, abundance, structure