

ЗООБЕНТОС ЛИТОРАЛИ ШЕКСНИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА ЧЕРЕЗ 25 ЛЕТ ПОСЛЕ ВСЕЛЕНИЯ *Gmelinoides fasciatus* (Crustacea, Amphipoda)

© 2025 г. К. Н. Ивичева^а, *, И. В. Филоненко^б

^аСанкт-Петербургский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии, Санкт-Петербург, Россия

^бВологодский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии, Вологда, Россия

*e-mail: ksenya.ivicheva@gmail.com

Поступила в редакцию 30.03.2024 г.

После доработки 12.04.2024 г.

Принята к публикации 15.04.2024 г.

В 2010–2020 гг. проведены исследования зообентоса на 17 станциях литоральной зоны Шекснинского водохранилища. Всего было отмечено 138 видов зообентоса. В речной части видовое богатство и разнообразие зообентоса было выше, чем в озерной. Впервые зафиксированный в 1995 г. инвазионный бокоплав *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing, 1899) вызвал изменения в зообентосе водохранилища. Произошло увеличение биомассы литорального зообентоса. Некоторые виды олигохет и хирономид вытеснены из состава доминантов. В настоящее время на долю *G. fasciatus* приходится ≤50% численности и биомассы зообентоса в литоральных биотопах.

Ключевые слова: Вологодская обл., Шекснинское водохранилище, зообентос, амфиподы

DOI: 10.31857/S0320965225010129, **EDN:** CEQBMA

ВВЕДЕНИЕ

Шекснинское водохранилище ограничено шестым и седьмым шлюзами Волго-Балтийского водного канала. Длина водохранилища 167 км, площадь водного зеркала 1670 км² (Литвинов, 2002). По морфометрическим характеристикам водохранилище можно разделить на три участка: р. Ковжа и Ковжинский разлив (75 км²), оз. Белое (1215 км²) и затопленное русло р. Шексны с разливами (380 км²). Нормальный подпорный уровень (НПУ) водохранилища 113.1 м БС. Колебания уровня в течение года 1.2 м (Филоненко и др., 2021а; Филоненко и др., 2021б). Средняя глубина водохранилища при НПУ 4.06 м в оз. Белое и 3.34 м в речной части, максимальная глубина – 20 м (затопленное русло р. Шексны).

Озеро Белое (озерная часть водохранилища) имеет почти круглую блюдцевидную форму (длина 42 км, ширина ~32 км). Глубины равномерно нарастают к центру озера, достигая 6 м в центральной части. Грунты сменяются с песчаных в прибрежье на илистые в центральной части озера. Илы занимают ~70% всей акватории. Местами в прибрежье встречаются выходы глин, на севере имеются каменистые гряды. В устьях рек (особенно в Ковжинском разливе) грунты могут иметь

высокое содержание растительных остатков. Для прибрежной зоны характерно активное волновое воздействие. Заросли макрофитов развиваются исключительно в устьевых областях впадающих в озеро рек. Площадь зарастания по данным дистанционного зондирования Земли составляет ~3.5% (Филоненко и др., 2021а). В речной части Шекснинского водохранилища узкие речные участки сменяются разливами. На речных участках с глубинами >4 м грунты преимущественно илистые, в прибрежье – песчаные и глинистые, местами с наилком. Заросли высшей водной растительности развиты узкой полосой вдоль берега. В разливах, наоборот, высшая водная растительность занимает обширные площади. Грунты песчаные, с растительными остатками, часто с наилком. По данным дистанционного зондирования Земли суммарная площадь зарастания Шекснинского водохранилища составляет ~17% (Филоненко и др., 2021б).

Исследование зообентоса оз. Белое и р. Шексны проводили с 1950-х годов XX в. еще до создания Шекснинского водохранилища (Мордухай-Болтовской, Митропольский, 1959; Стругач, 1962). Изучение зообентоса в первые годы существования Шекснинского водохранилища проведено Т.Л. Поддубной (1966). Наиболее подробные

данные получены в 1970-х годах (Стальмакова, 1977; Слепухина, Выголова, 1981). Литоральные сообщества всей акватории Шекснинского водохранилища в 1973–1975 гг. подробно описаны О.В. Выголовой (1979). В более поздний период (1995–1996 гг.) зообентос водохранилища изучал А.И. Баканов (2002). С 1970-х годов почти ежегодные исследования на Шекснинском водохранилище проводили сотрудники Вологодской лаборатории Государственного научно-исследовательского института озерного и речного рыбного хозяйства (в настоящее время Вологодский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии), с 2010 г. – авторы работы (Лобуничева и др., 2023). В настоящее время Шекснинское водохранилище – самый крупный промысловый водоем, расположенный на территории Вологодской обл.

Gmelinoides fasciatus (Stebbing, 1899) является важным звеном в водных экосистемах Северо-Запада России (Березина, 2023). Впервые вид был интродуцирован в бассейн р. Волги в Горьковское водохранилище в 1961 г. (Иоффе, 1965). Уже в 1990 г. его зарегистрировали в Рыбинском водохранилище (Скальская, 1994). В настоящее время вид является важной частью донных сообществ волжских водохранилищ (Перова, 2010, 2012). Поскольку с 1970-х годов до 1995 г. исследований литоральной части Шекснинского водохранилища не проводили, точное время появления инвазионной амфиподы в водохранилище не установлено. В Шекснинском водохранилище *G. fasciatus* был впервые отмечен в 1995–1996 гг. как массовый (Баканов, 2002). До появления *G. fasciatus* другие виды амфипод в водохранилище не обитали. В настоящее время он широко расселился по всем водоемам Волго-Балтийского водного пути и продолжает свою экспансию в водоемы, связанные с Волго-Балтийской и Северо-Двинской водными системами (Ивичева, Филоненко, 2022; Ивичева, Филоненко, 2023). Данный вид является важным компонентом в питании рыб (Ильмаст, Кучко, 2012).

Цель настоящей работы – изучить состояние литоральных сообществ зообентоса Шекснинского водохранилища в 2010–2020 гг. и выявить изменения за последние 25 лет.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Пробы зообентоса отбирали в литоральной зоне Шекснинского водохранилища в 2010–2020 гг. Использовали штанговый дночерпатель ГР-91 (площадь захвата 0.007 м²) и скребок (площадь 0.25 × 0.25 м). Также проводили смывы с камней и с зарослей мха *Fontinalis antipyretica* Hedwig, 1801. Собранный материал промывали через сито с размером ячеек 250 мкм и фиксировали 4%-ным формалином. В лаборатории организмы извлекали из грунта и идентифицировали до

низшего определяемого таксона. Двустворчатых моллюсков определял А.А. Фролов (Мурманский морской биологический институт РАН). Для каждой пробы рассчитывали индекс Шеннона и сапробность по индексу Пантле–Букка в модификации Сладечека (Шитиков и др., 2005). Для определения индикаторного значения отдельных видов макробеспозвоночных использовали работы (Sladecsek, 1973; Wegl, 1983; Щербина, 2010).

Всего в литоральной зоне Шекснинского водохранилища расположено 17 станций. Характеристики станций и количество отобранных на них проб приведены в табл. 1. Под понятием литоральная зона Шекснинского водохранилища мы имеем в виду участки с глубинами ≤ 2 м. Всего на этих станциях отобрано 276 проб (рис. 1). Исследования зообентоса на разных станциях проводили в разные годы во второй половине мая или в конце августа–начале сентября. С 2015 г. пробы отбирали регулярно на 6 из 17 станций: № 1, 7, 8, 11, 13 и 15. Станции № 1 и Троицкое № 7 характеризуются чистыми песками и расположены на юге и севере озера соответственно; ст. № 8 отличается наибольшим разнообразием биотопов для озера в целом; ст. № 11 наиболее всего приближена к судовому ходу; ст. № 13 расположена в месте соединения Волго-Балтийской и Северо-Двинской водных систем и характеризуется наибольшим из всех станций разнообразием биотопов; ст. № 15 находится в Сизьменском разливе и удалена от судового хода.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Всего в литоральной зоне Шекснинского водохранилища отмечены 138 видов и других низших определяемых таксонов донных макробеспозвоночных (Доп. мат. табл. S1). Большинство видов (53) принадлежит семейству двукрылые (Diptera), из них 47 – хирономиды (Chironomidae). Также зафиксировано 25 видов олигохет (Oligochaeta), 22 – моллюсков (Mollusca), 7 – пиявок (Hirudinea), 13 – ручейников (Trichoptera), 9 – поденок (Ephemeroptera), по 1 – бокоплавов (Amphipoda), равноногих раков (Isopoda), стрекоз (Odonata), жуков (Coleoptera), бабочек (Lepidoptera), гидр (Hydroidea), а также неопределенные до вида или рода нематоды (Nematoda), планарии (Planorbidae), клопы (Heteroptera). Больше всего видов (64) зафиксировано на ст. № 13, меньше всего (10) – в устье р. Ковжа (ст. № 6). Только один вид – амфиподу *Gmelinoides fasciatus* – отмечали на всех станциях. Вид *Limnodrilus hoffmeisteri* Claparède, 1862 встретился на 16 из 17 станций, *Polypedium scalaenum* Schrank, 1803 – на 15, *Cladotanytarsus* gr. *mancus* и *Tubifex newaensis* (Michaelsen, 1903) – на 13, *Cryptochironomus* gr. *defectus* и *Glyptotendipes gripekoveni* (Kieffer, 1913) – на 11, *Endochironomus albipennis* (Meigen, 1830) – на 10.

Таблица 1. Характеристики станций отбора зообентоса в литорали Шекснинского водохранилища

Станция (№)	Координаты с.ш., в.д.	n	Растительность	Грунт	Доминирующие виды
Белозерск (1)	60°2'14.373", 37°47'0.620"	18	—	Камни	<i>Gmelinoides fasciatus</i> , <i>Cricotopus</i> sp., <i>Lymnaea</i> sp.
Куность (2)	60°1'46.627", 37°37'57.699"	10	—	Песок	<i>Limnodrilus hoffmeisteri</i> , <i>Gmelinoides fasciatus</i> , <i>Stictochironomus</i> sp.
Мондома (3)	60°2'50.053", 37°30'50.249"	11	—	Песок	<i>Polypedilum scalanum</i> , <i>Harnischia curtilamellata</i>
Чалекса (4)	60°7'57.494", 37°14'31.897"	6	—	Песок	<i>Gmelinoides fasciatus</i> , <i>Cricotopus</i> sp.
			Тростник	Песок	<i>Limnodrilus hoffmeisteri</i> , <i>Stictochironomus</i> sp.
Мегра (5)	60°11'14.795, 37°13'9.874"	4	—	Заиленный песок с детритом	<i>Cladotanytarsus</i> gr. <i>mancus</i> , <i>Bivalvia</i> gen. spp.
			Фонтиналис	—	<i>Gmelinoides fasciatus</i> , <i>Cricotopus</i> sp.
Ковжа (6)	60°15'37.760, 37°18'31.271"	11	—	Растительные остатки, ил	<i>Lumbriculus variegatus</i> , <i>Procladius ferrugineus</i> , <i>Gmelinoides fasciatus</i> , <i>Asellus aquaticus</i>
Троицкое (7)	60°19'25.895, 37°42'23.404"	14	—	Песок	<i>Gmelinoides fasciatus</i> , <i>Hydropsyche ornata</i> , <i>Baetis vernus</i>
			—	Заиленный песок	<i>Limnodrilus hoffmeisteri</i> , <i>Tubifex tubifex</i> , <i>Bivalvia</i> gen. spp.
Липин Бор (8)	60°15'31.518, 37°57'25.133"	38	Тростник	Глина	<i>Gmelinoides fasciatus</i>
			Нитчатые водоросли	Песок	<i>Stylaria lacustris</i> , <i>Cricotopus</i> sp., <i>Chironomus</i> sp.
			—	Песок	<i>Gmelinoides fasciatus</i> , <i>Limnodrilus hoffmeisteri</i> , <i>Tubifex newaensis</i>
Муньга (9)	60°13'20.779", 38°0'12.809"	4	—	Песок	<i>Nais barbata</i> , <i>Chaetogaster diastrophus</i> , <i>Paratanytarsus</i> sp., <i>Cricotopus</i> sp.
Ухтома (10)	60°10'34.821", 38°1'25.598"	4	—	Глина, растительные остатки	<i>Gmelinoides fasciatus</i> , <i>Bivalvia</i> gen. spp., <i>Chironomus</i> sp.
Крохино (11)	60°3'31.977", 38°3'35.807"	17	—	Песок, ил, растительные остатки	<i>Limnodrilus hoffmeisteri</i> , <i>Lumbriculus variegatus</i> , <i>Gmelinoides fasciatus</i>
Вогнема (12)	59°57'49.523", 38°6'54.250"	8	Тростник	Заиленный песок	<i>Cladotanytarsus</i> gr. <i>mancus</i> , <i>Bivalvia</i> gen. spp., <i>Tubifex newaensis</i>
			—	Песок, растительные остатки	<i>Gmelinoides fasciatus</i> , <i>Cladotanytarsus</i> gr. <i>mancus</i>
			—	Растительные остатки	<i>Limnodrilus hoffmeisteri</i> , <i>Tanytarsus</i> sp.
			—	Песок	<i>Gmelinoides fasciatus</i> , <i>Cladotanytarsus</i> gr. <i>mancus</i> , <i>Bivalvia</i> gen. spp.
Топорня (13)	59°45'13.594", 38°22'0.653"	67	Тростник	Песок	<i>Gmelinoides fasciatus</i> , <i>Bivalvia</i> sp. indet, <i>Stictochironomus</i> sp.
			Камыш	Песок	<i>Gmelinoides fasciatus</i> , <i>Bivalvia</i> gen. spp., <i>Psectrocladius</i> sp.
			Рдест	Заиленный песок	<i>Stictochironomus</i> sp., <i>Limnodrilus hoffmeisteri</i>
			Фонтиналис	—	<i>Gmelinoides fasciatus</i>
Розбуй (14)	59°40'25.422", 38°29'21.709"	12	Тростник	Песок	<i>Gmelinoides fasciatus</i> , <i>Bivalvia</i> gen. spp., <i>Stictochironomus</i> sp.
			—	Песок	<i>Gmelinoides fasciatus</i> , <i>Bivalvia</i> gen. spp., <i>Limnodrilus hoffmeisteri</i>

Окончание таблицы 1.

Станция (№)	Координаты с.ш., в.д.	n	Растительность	Грунт	Доминирующие виды
Сокольский Бор (15)	59°41'46.797", 38°27'32.983"	32	Камыш	Песок	<i>Gmelinoides fasciatus</i> , <i>Bivalvia</i> gen. spp., <i>Lumbriculus variegatus</i>
			Тростник	Песок	<i>Gmelinoides fasciatus</i> , <i>Bivalvia</i> gen. spp., <i>Limnodrilus hoffmeisteri</i>
			—	Песок	<i>Gmelinoides fasciatus</i> , <i>Bivalvia</i> gen. spp., <i>Tubifex newaensis</i>
			—	Песок, растительные остатки	<i>Limnodrilus hoffmeisteri</i> , <i>Bivalvia</i> gen. spp., <i>Stictochironomus</i> sp., <i>Gmelinoides fasciatus</i>
Талицы (16)	59°41'8.376", 38°43'12.253"	13	Тростник	Песок, растительные остатки	<i>Bivalvia</i> gen. spp., <i>Gmelinoides fasciatus</i> , <i>Cladotanytarsus</i> gr. <i>mancus</i> , <i>Glyptotendipes gripekoveni</i>
			—	Растительные остатки	<i>Limnodrilus hoffmeisteri</i> , <i>Chironomus</i> sp., <i>Procladius</i> sp.
Ирма (17)	59°23'0.239", 38°27'1.496"	6	Стрелолист	Песок	<i>Stylaria lacustris</i> , <i>Bivalvia</i> gen. spp., <i>Cladotanytarsus</i> gr. <i>mancus</i> , <i>Limnodrilus fasciatus</i>
			—	Песок	<i>Bivalvia</i> gen. spp., <i>Gmelinoides fasciatus</i>

Примечание. n — число проб; нумерация станций соответствует обозначениям на рис. 1, "—" — отсутствие зарослей.

В составе зообентоса Шекснинского водохранилища присутствовали 4 инвазионных вида: моллюск *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771), олигохета *Branchiura sowerbyi* Beddard, 1892, пиявка *Caspiobdella fadejewi* (Epshtein, 1961) и амфипода *Gmelinoides fasciatus*. Широко распространенная в волжских водохранилищах *Dreissena polymorpha* в зообентосе литорали Шекснинского водохранилища обнаружена только в зарослях гелофитов и фонтиналиса. *Caspiobdella fadejewi* отмечена лишь на ст. № 13, *Branchiura sowerbyi* — лишь в речной части Шекснинского водохранилища. Из 4 инвазионных видов только амфипода *Gmelinoides fasciatus* распространена по всей акватории водохранилища.

Сообщества зообентоса литоральной части Шекснинского водохранилища состояли в основном из четырех таксономических групп: моллюсков, олигохет, амфипод и хирономид, которые суммарно составляли >90% численности и 80% биомассы. Исключение — станция в Ковжинском разливе (ст. № 6), где 53% биомассы формировали водяные ослики (*Asellus aquaticus* (L., 1758)).

Средняя численность зообентоса в озерной части была 2.5 тыс. экз./м², в речной части — 2.9 тыс. экз./м², средняя биомасса — по 5 г/м² на обоих участках. В озерной части максимальная численность зообентоса (6.1 тыс. экз./м²) отмечена в устье р. Муньга (ст. № 9) — за счет мелких олигохет *Nais barbata* Müller, 1774 и *Ripistes parascita* (Schmidt, 1847) (табл. 2). В речной части наибольшая (4.9 тыс. экз./м²) численность зообентоса зарегистрирована у о. Розбуй (ст. № 14), 77% численности составляли амфиподы. Наибольшая

средняя биомасса (16.6 г/м²) зообентоса в речной части отмечена на ст. № 11, где ~50% общей биомассы приходилось на амфипод. В озерной части максимум биомассы (11.7 г/м²) отмечен в устье р. Мондома (ст. № 3), там >60% биомассы составили двустворчатые моллюски (табл. 2).

Доля *Gmelinoides fasciatus* в среднем для литорали достигала 28% численности и 26% биомассы (табл. 2), в озерной части — 24 и 22%, в речной — 34 и 32% соответственно. На разных станциях доля численности этого вида колебалась от 0.5 до 77%, биомассы — от 0.1 до 63%. *Gmelinoides fasciatus* входил в число доминирующих видов почти на всех биотопах (табл. 1), за исключением биотопов с грунтами из растительных остатков.

Наибольшее видовое богатство (64 вида) отмечено на ст. № 13 (табл. 3). Здесь же отмечены все четыре инвазионных вида зообентоса. Высокое видовое богатство также наблюдали в речной части на ст. № 15 (53 вида) и ст. № 11 (45). В озерной части наибольшее видовое богатство (49 видов) зарегистрировано на ст. № 8. На станциях речной части водохранилища число видов превышало таковое в озерной части. На речных участках были выше проточность и лучше развиты заросли высшей водной растительности. Наименьшее видовое разнообразие (индекс Шеннона <0.9 бит/экз.) выявлено на озерных станциях № 1 и № 7. Обе эти станции характеризуются песчаными грунтами, отсутствием макрофитов и находятся на удалении от устьев рек. Наибольшее видовое разнообразие в озерной части отмечено на ст. № 3 (1.58 бит/экз.) благодаря каменистым грунтам и отсутствием на участке сильной

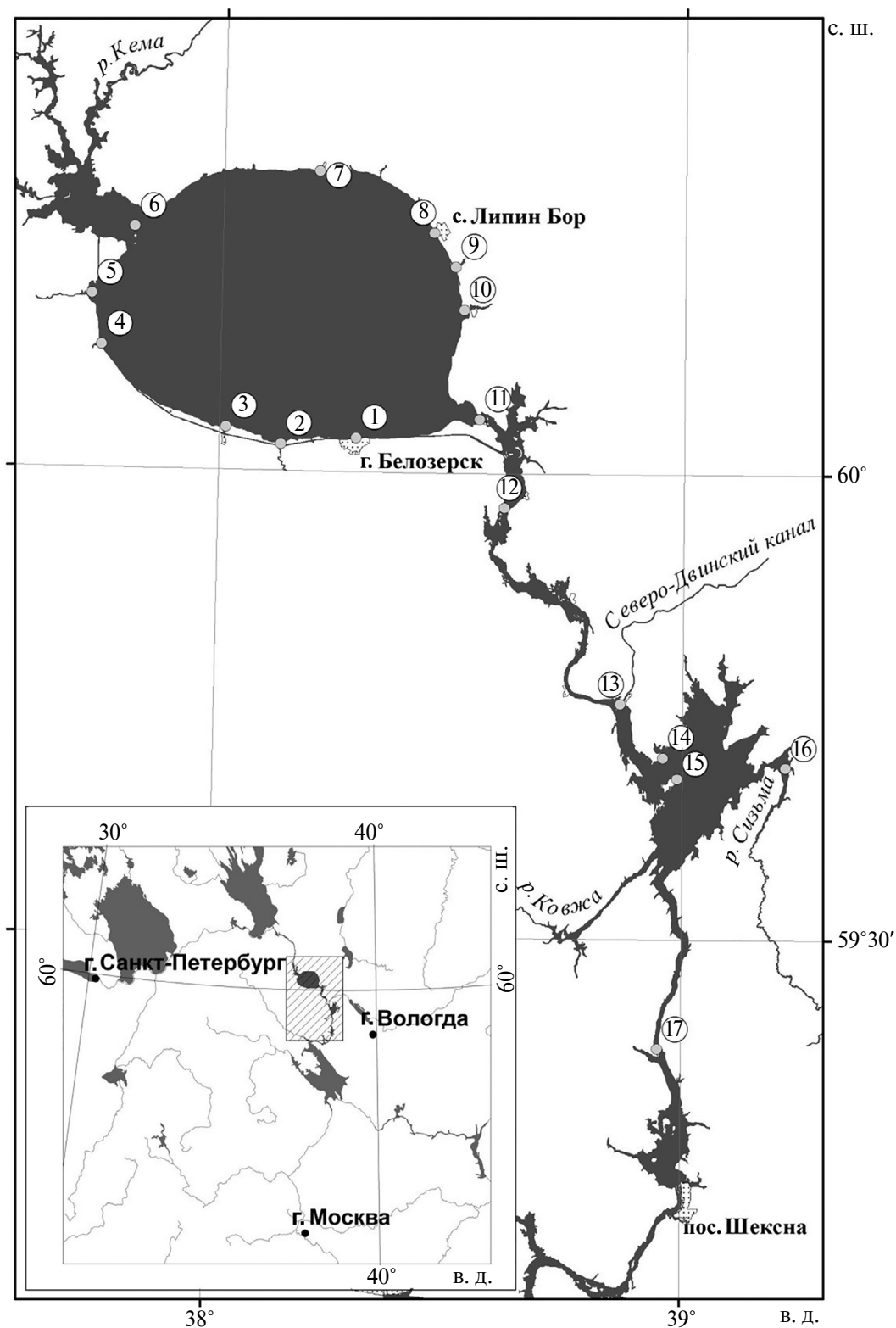


Рис. 1. Схема расположения станций. Подробное описание станций дано в табл. 1.

прибойной деятельности, в речной части — на ст. № 17 (1.77 бит/экз.) благодаря развитию макрофитов. В целом по уровню развития макрозообентоса Шекснинское водохранилище относится

к β -мезосапробной зоне и характеризуется умеренным загрязнением. Только северо-восточная часть озера и исток р. Шексна относятся к α -мезосапробной зоне.

Таблица 2. Средние за весь период наблюдений численность и биомасса основных групп зообентоса в литоральных биотопах Шекснинского водохранилища

№ ст.	Моллюски	Олигохеты	Амфиподы	Хирономиды	Прочие	Всего
1	0.03 ± 0.02 0.58 ± 0.33	0.31 ± 0.12 0.58 ± 0.24	1.07 ± 0.46 3.28 ± 1.49	0.48 ± 0.23 0.98 ± 0.48	0.02 ± 0.01 0.02 ± 0.01	1.91 ± 0.69 5.44 ± 1.65
2	0.22 ± 0.12 1.07 ± 0.59	1.50 ± 0.78 1.53 ± 0.64	0.03 ± 0.02 0.07 ± 0.05	0.87 ± 0.37 1.43 ± 1.31	0.09 ± 0.05 0.48 ± 0.41	2.71 ± 1.12 4.58 ± 2.13
3	0.29 ± 0.18 7.17 ± 5.03	0.56 ± 0.23 0.89 ± 0.51	0.66 ± 0.31 2.25 ± 1.04	1.68 ± 1.27 0.45 ± 0.18	0.09 ± 0.06 0.97 ± 0.64	3.28 ± 1.45 11.73 ± 4.84
4	0.29 ± 0.21 0.56 ± 0.29	0.69 ± 0.64 2.51 ± 2.31	0.16 ± 0.09 0.17 ± 0.11	0.24 ± 0.09 0.31 ± 0.29	0.08 ± 0.07 0.2 ± 0.22	1.46 ± 0.73 3.75 ± 2.62
5	0.35 ± 0.22 1.45 ± 0.86	1.30 ± 1.28 1.44 ± 1.29	0.02 ± 0.02 0.01 ± 0.01	1.22 ± 0.60 0.94 ± 0.76	0.08 ± 0.08 0.37 ± 0.37	2.97 ± 1.86 4.21 ± 3.13
6	0.04 ± 0.02 0.09 ± 0.08	0.11 ± 0.03 1.31 ± 0.86	0.29 ± 0.13 1.64 ± 0.92	0.13 ± 0.06 0.59 ± 0.41	0.07 ± 0.03 4.74 ± 4.32	0.64 ± 0.12 8.37 ± 4.42
7	0.01 ± 0.01 0.01 ± 0.01	0.25 ± 0.12 0.17 ± 0.08	0.24 ± 0.09 0.94 ± 0.46	0.22 ± 0.12 0.25 ± 0.11	0.06 ± 0.02 0.17 ± 0.12	0.78 ± 0.27 1.54 ± 0.47
8	0.28 ± 0.15 0.87 ± 0.42	0.56 ± 0.29 1.18 ± 0.25	0.18 ± 0.08 0.53 ± 0.25	0.68 ± 0.26 0.65 ± 0.22	0.06 ± 0.03 0.25 ± 0.18	1.76 ± 0.36 3.48 ± 0.91
9	0.05 ± 0.03 0.49 ± 0.48	4.61 ± 3.48 1.78 ± 1.49	0.16 ± 0.11 0.05 ± 0.04	1.21 ± 0.90 0.21 ± 0.10	0.06 ± 0.03 0.46 ± 0.44	6.09 ± 3.69 2.99 ± 1.84
10	0.35 ± 0.19 3.47 ± 1.82	0.30 ± 0.11 0.58 ± 0.29	2.51 ± 2.47 2.82 ± 2.73	0.49 ± 0.38 0.11 ± 0.06	0.01 ± 0.01 0.01 ± 0.01	3.66 ± 3.05 6.99 ± 3.95
11	0.19 ± 0.07 1.10 ± 0.57	2.08 ± 0.64 4.91 ± 2.16	0.62 ± 0.27 7.08 ± 5.52	1.00 ± 0.47 2.74 ± 1.20	0.13 ± 0.04 0.75 ± 0.48	4.02 ± 0.78 16.58 ± 5.81
12	0.18 ± 0.06 0.08 ± 0.06	0.13 ± 0.07 0.69 ± 0.44	0.52 ± 0.29 1.66 ± 1.04	0.33 ± 0.13 0.10 ± 0.05	0.03 ± 0.03 0.09 ± 0.07	1.19 ± 0.41 2.62 ± 1.01
13	0.21 ± 0.04 0.45 ± 0.18	0.36 ± 0.07 0.68 ± 0.15	0.66 ± 0.18 1.64 ± 0.51	0.78 ± 0.14 1.05 ± 0.26	0.06 ± 0.01 0.21 ± 0.08	2.07 ± 0.28 4.03 ± 0.71
14	0.26 ± 0.07 0.69 ± 0.42	0.23 ± 0.08 0.06 ± 0.02	3.78 ± 3.30 0.48 ± 0.18	0.54 ± 0.16 0.20 ± 0.10	0.07 ± 0.02 0.03 ± 0.02	4.88 ± 3.29 1.46 ± 0.45
15	0.30 ± 0.14 1.92 ± 0.82	0.24 ± 0.07 0.79 ± 0.45	1.71 ± 1.61 0.39 ± 0.12	0.80 ± 0.38 0.64 ± 0.16	0.05 ± 0.02 0.07 ± 0.04	3.10 ± 1.68 3.81 ± 1.11
16	0.29 ± 0.13 0.23 ± 0.14	1.46 ± 0.93 0.51 ± 0.17	0.05 ± 0.04 0.16 ± 0.16	1.51 ± 0.46 2.95 ± 1.18	0.12 ± 0.03 0.75 ± 0.29	3.43 ± 1.29 4.60 ± 1.18
17	0.38 ± 0.19 0.58 ± 0.28	0.36 ± 0.25 0.13 ± 0.06	0.32 ± 0.13 0.64 ± 0.28	0.75 ± 0.41 0.21 ± 0.08	0.14 ± 0.08 0.32 ± 0.22	1.95 ± 0.68 1.88 ± 0.44
Среднее	0.22 ± 0.03 1.22 ± 0.42	0.89 ± 0.27 1.16 ± 0.28	0.75 ± 0.25 1.4 ± 0.43	0.76 ± 0.11 0.81 ± 0.21	0.07 ± 0.01 0.58 ± 0.27	2.70 ± 0.35 5.18 ± 0.95

Примечание. Над чертой – численность, тыс. экз./м², под чертой – биомасса, г/м².

Количественные показатели зообентоса в разные периоды наблюдений существенно различались. Так, в озерной части на ст. № 7 численность зообентоса в 2016 г. была в 2 раза ниже, чем в 2018 г. (рис. 2), при этом биомасса оставалась стабильно низкой и не изменялась. В пробах 2018 и 2019 гг. было отмечено большое количество мелких олигохет–наидид. По биомассе в 2016–2018 гг. преобладал *Gmelinoides fasciatus*, в 2019 – крупные олигохеты–тубифициды. В речной части водохранилища на ст. № 13 численность зообентоса в разные годы изменялась в 5 раз, биомасса – в 3 раза (рис. 3). Минимальные

значения численности (480 экз./м²) были отмечены в 2012 г., максимальные (2550 экз./м²) – в 2016 г. В остальные периоды наблюдений численность колебалась в диапазоне 1000–2000 экз./м². Минимальные значения биомассы (1.5 г/м²) зарегистрированы в 2010–2011 гг., максимальные (4.5 г/м²) – в 2019 г. Соотношение таксонов в сообществах изменялось от года к году.

Сезонная динамика зообентоса определялась преимущественно циклом развития донных макробеспозвоночных. Наибольшая биомасса (при наименьшей численности) отмечена в апреле (рис. 4), поскольку в этот период, до начала

Таблица 3. Характеристики видового разнообразия зообентоса литорали Шекснинского водохранилища

№	n_1	n_2	S	H
1	29	5	2.37 ± 0.18	0.75 ± 0.11
2	23	6	2.02 ± 0.09	1.38 ± 0.32
3	32	8	2.34 ± 0.15	1.58 ± 0.27
4	18	6	2.04 ± 0.02	1.36 ± 0.26
5	30	8	2.02 ± 0.11	1.38 ± 0.36
6	10	5	2.41 ± 0.08	1.20 ± 0.33
7	19	4	2.14 ± 0.06	0.89 ± 0.14
8	49	7	2.52 ± 0.14	1.15 ± 0.16
9	19	8	2.51 ± 0.20	1.50 ± 0.12
10	15	7	2.51 ± 0.44	1.1 ± 0.14
11	45	8	2.51 ± 0.13	1.32 ± 0.11
12	21	5	2.20 ± 0.10	1.01 ± 0.21
13	64	6	2.30 ± 0.06	1.22 ± 0.07
14	22	5	2.34 ± 0.22	1.13 ± 0.11
15	53	7	2.30 ± 0.10	1.34 ± 0.12
16	36	7	2.40 ± 0.19	1.31 ± 0.17
17	38	11	2.13 ± 0.05	1.77 ± 0.33
Среднее	31	7	2.3 ± 0.04	1.26 ± 0.06

Примечание. n_1 — число видов в списке; n_2 — число видов в пробе; S — сапробность; H_N — индекс Шеннона, бит/экз.; для S и H приведены среднее и его ошибка.

вылета амфибиотических насекомых, их личинки достигают максимальных размеров. В мае—июле обычно происходит снижение количественных показателей, связанное с периодом размножения водных беспозвоночных (рис. 5). В летний период происходит вылет имаго насекомых и

размножение гомотопных организмов (моллюсков и олигохет). Крупные олигохеты Tubificidae элиминируют после размножения, наблюдается высокая численность при низкой биомассе за счет молодых организмов текущего года. В зимний период (ноябрь—март) макробеспозвоночные могут уходить на более глубокие участки водоема или зарываться глубже в грунт. К тому же в этот период активного роста не происходит, поэтому осенняя и зимняя биомассы остаются стабильно низкими.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

В 1974–1976 гг. биомасса зообентоса песчаной литорали озерной части водохранилища колебалась от 0.05 до 1.94 г/м² в разные сезоны года, среднемноголетняя биомасса была 1 г/м² (Выголова, 1979). Доминировали следующие виды зообентоса: олигохеты *Tubifex newaensis*, хирономиды родов *Procladius*, *Cryptochironomus*, *Stictochironomus* и мелкие моллюски *Bivalvia*. В 2010–2020 гг. среднесезонная биомасса песчаной литорали была значительно выше и варьировала от 1.64 до 11.37 г/м². Доминировал бокоплав *Gmelinoides fasciatus*, часто встречались мелкие моллюски *Bivalvia*, хирономиды рода *Stictochironomus*. Хирономиды родов *Procladius*, *Cryptochironomus* и олигохета *Tubifex newaensis* выпали из состава доминантов по сравнению с исследованиями О.В. Выголовой (1979).

В речной части водохранилища в 1974–1976 гг. биомасса в литорали колебалась от 0.46 до 2.21 г/м² (Выголова, 1979). Основу сообществ составляли хирономиды и олигохеты *Tubifex tubifex*. В 2010–2020 гг. колебания биомассы варьировали от 1.88 до 16.58 г/м², доминировал бокоплав *Gmelinoides fasciatus*. Таким образом, *G. fasciatus* вошел в число

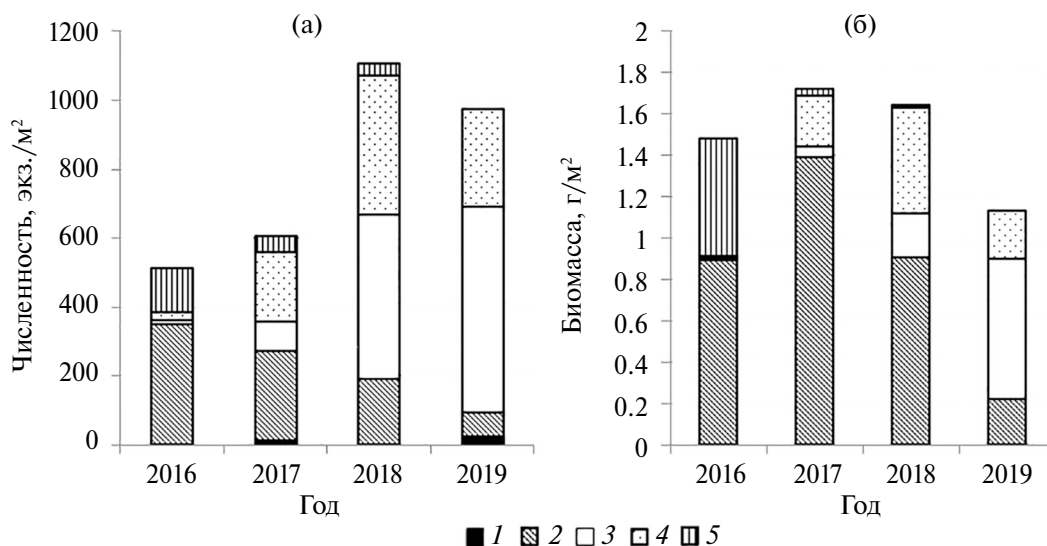


Рис. 2. Численность (а) и биомасса (б) зообентоса у с. Троицкое (ст. № 7) в 2016–2019 гг. Здесь и на рис. 3, 4: 1 — моллюски, 2 — амфиподы, 3 — олигохеты, 4 — хирономиды, 5 — прочие.

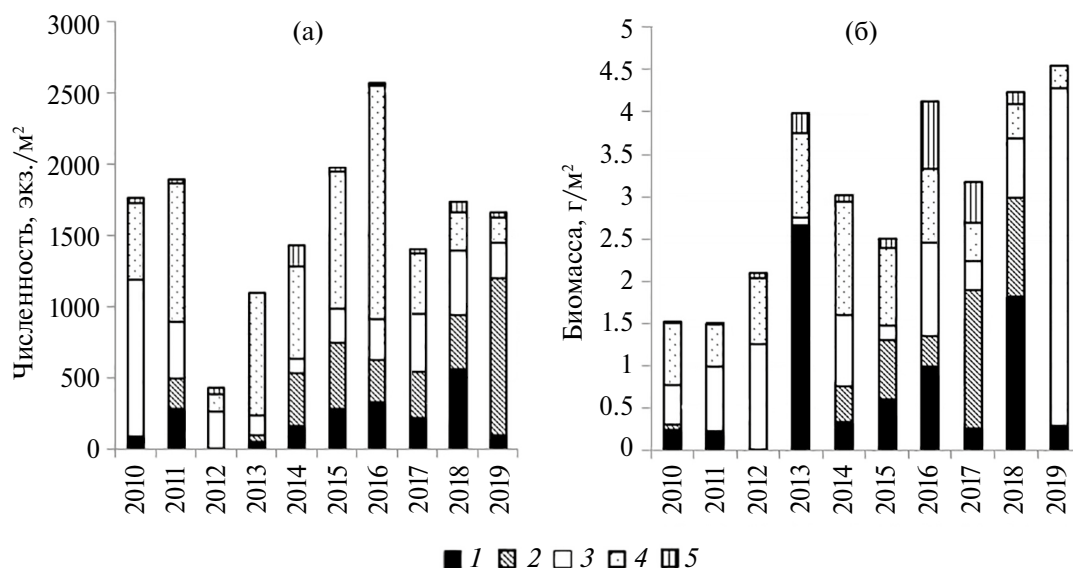


Рис. 3. Численность (а) и биомасса (б) зообентоса у м. Топорня (ст. № 13) в 2010–2019 гг.

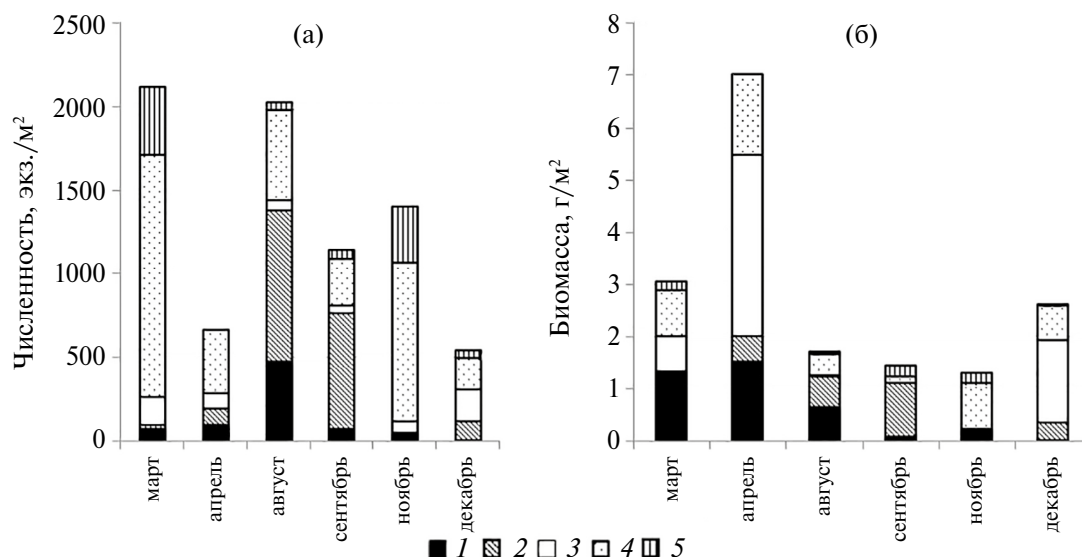


Рис. 4. Численность (а) и биомасса (б) зообентоса в зарослях камыша у м. Топорня в 2014 г.

доминантов с момента своего вселения. Вид вызвал перестройку структуры литоральных сообществ зообентоса и внес вклад в увеличение их биомассы.

По данным 2010–2020 гг., *G. fasciatus* широко расселился по всей литорали Шекснинского водохранилища. Вид предпочитает песчаные, каменистые грунты и заросли гелофитов (тростника, камыша) и мхов (фонтиналиса). Его биомасса составляет 50% общей биомассы зообентоса. В некоторых биотопах (например, в зарослях фонтиналиса) он может достигать 90% общей численности и биомассы (Ивичева, Филиппов, 2013). В Беловском водохранилище (Сибирь) данный вид

также отмечают исключительно в литорали (Яныгина, 2011), здесь он достигает 50% общей биомассы зообентоса, однако в зарослях макрофитов встречается единично. В Рыбинском водохранилище, наоборот, наибольшую биомассу данный вид формирует в профундали, на больших глубинах (Скальская, 2008).

Gmelinoides fasciatus, вселяясь в новый водоем, конкурирует с нативными видами бокоплавов. Так, в Ладожском и Онежском озерах он составил конкуренцию *Gammarus lacustris* G.O. Sars, 1863 и почти вытеснил этот вид (Барков, 2006; Курашов, Барков, 2006). В то же время в оз. Арахлей оба вида успешно сосуществуют (Матафонов, 2003). В

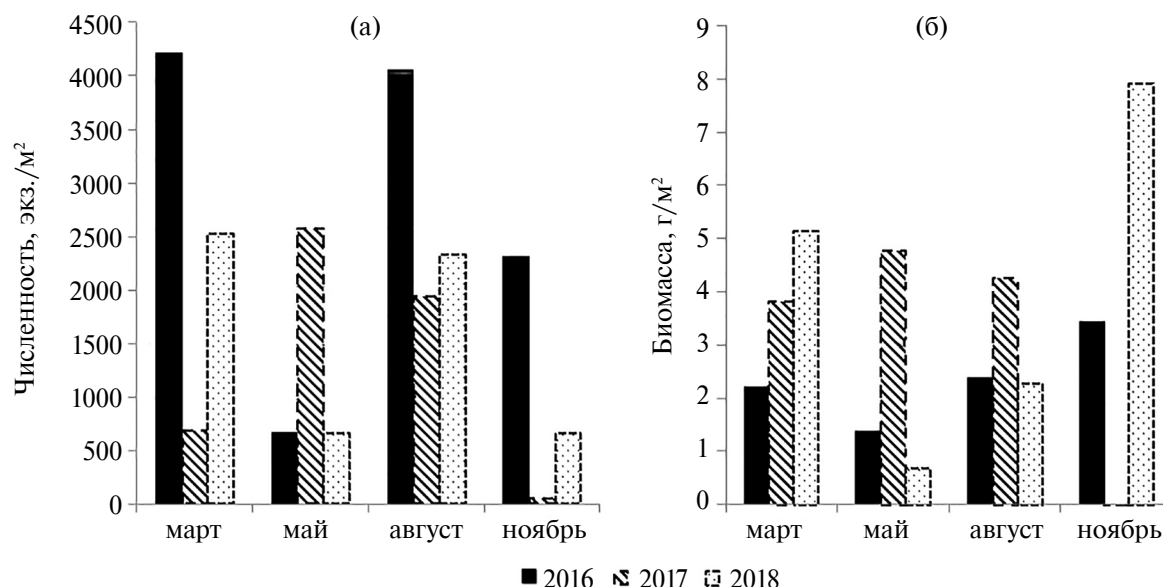


Рис. 5. Численность (а) и биомасса (б) зообентоса у м. Топорня в разные сезоны 2016–2018 гг.

Шекснинском водохранилище ранее другие виды бокоплавов не регистрировали. Единственная находка *Gammarus lacustris*, сделанная Ф.Д. Мордухай-Болтовским и В.И. Митропольским (1959), — по их же мнению, была случайной, и бокоплав, вероятно, попал в Белое озеро из смежных с ним озер. Вселившийся в водохранилище *Gmelinoides fasciatus* занял пустующую экологическую нишу.

Биомасса зообентоса в литорали Шекснинского водохранилища выше, чем в примыкающих к нему с севера Новинкинском, Белоусовском и Вытегорском водохранилищах (Ивичева, Филоненко, 2023). В то же время биомасса в литорали Шекснинского водохранилища ниже таковой в Рыбинском водохранилище (Шербина, 2018). Можно заключить, что биомасса зообентоса литоральной зоны водохранилищ Волго-Балтийского водного пути снижается с юга на север. В Шекснинском водохранилище таковая ниже, чем в Кубенском озере (Лобуничева и др., 2023), и выше, чем в оз. Воже (Лобуничева и др., 2023). Озеро Кубенское и Шекснинское водохранилище расположены в подзоне южной тайги, оз. Воже — в подзоне средней тайги.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В период 2010–2020 гг. в Шекснинском водохранилище отмечено 138 видов зообентоса. Средняя численность 2.5 и 2.9 тыс. экз./м² в озерной и речной частях соответственно, средняя биомасса на обоих участках была по 5 г/м². По сравнению с исследованиями 1970-х годов, отмечено увеличение биомассы литорального зообентоса. Важным событием для зообентоса литорали водохранилища было вселение амфиподы *Gmelinoides fasciatus*, которая в настоящее время образует до

50% численности и биомассы в литоральных биотопах. Данный вид стал одним из доминирующих в донных сообществах и увеличил биомассу зообентоса. В период 2010–2020 гг. численность и биомасса зообентоса колебались в >3 раза. В целом Шекснинское водохранилище по зообентосу относится к β-мезосапробной зоне, только часть станций вблизи истока р. Шексны характеризуются как α-мезосапробные. Выявлена тенденция снижения биомассы зообентоса в водохранилищах Волго-Балтийского водного пути в меридиональном направлении с юга на север.

ДОПОЛНИТЕЛЬНЫЙ МАТЕРИАЛЫ

Дополнительные материалы размещены в электронном виде по DOI статьи: 10.31857/S0320965225010129.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Исследование выполнено в рамках государственного задания ФГБНУ «ВНИРО» № 076-00004-23-01

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Баканов А.И. 2002. Зообентос // Современное состояние экосистемы Шекснинского водохранилища. Ярославль: Ярослав. гос.-техн. ун-т. С. 165.
- Барков Д.В. 2006. Экология и биология байкальского вселенца *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing, 1899) и его роль в экосистеме Ладожского озера: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб. 26 с.
- Березина Н.А. 2023. Анализ фауны амфипод континентальных водоемов Северо-Запада европейской части России // Зоол. журн. Т. 102. № 10. С. 1104.

- <https://doi.org/10.31857/S0044513423090039>
- Выголова О.В. 1979. Макрозообентос Череповецкого водохранилища, его продукция и потребление рыбами: Дис. ... канд. биол. наук. Вологда.
- Ивичева К.Н., Филиппов Д.А. 2013. О макрозоофитосе сообществ *Fontinalis antipyretica* водотмов и водотоков Вологодской области // Ярослав. пед. вестн. Т. III. № 4. С. 166.
- Ивичева К.Н., Филоненко И.В. 2022. Инвазионные виды зообентоса на территории Вологодской области // Современные проблемы и перспективы развития рыбохозяйственного комплекса: Матер. X междунар. науч.-практ. конф. молодых ученых и специалистов. М.: Изд-во ВНИРО. С. 172.
- Ивичева К.Н., Филоненко И.В. 2023. Зообентос малых водохранилищ северного склона балтийско-каспийского водораздела Волго-Балтийского водного пути // Биология внутр. вод. № 2. С. 224. <https://doi.org/10.31857/S0320965223020109>
- Ильмаст И.В., Кучко Я.А. 2012. Байкальский бокоплав (*Gmelinoides fasciatus*) как кормовой объект рыб литоральной зоны Онежского озера // Вопр. рыболовства. Т. 13. С. 35.
- Иоффе Ц.И. 1965. К вопросу об обогащении кормовой базы Горьковского водохранилища // Изв. Гос. НИИ озер. и речн. рыб. хоз-ва. Т. 59. С. 168.
- Курашов Е.А., Барков Д.В., Анисимов А.А. 2006. Роль байкальского вселенца *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing) в формировании литоральных биоценозов о. Валаам (Ладожское озеро) // Биология внутр. вод. № 1. С. 74.
- Литвинов А.С. 2002. Общие сведения о водохранилище. // Современное состояние экосистемы Шекснинского водохранилища. Ярославль: Изд-во Ярослав. гос.-техн. ун-та. С. 5.
- Лобуничева Е.В., Макаренкова Н.Н., Филоненко И.В. и др. 2023. Современное состояние планктона и бентоса крупных рыбохозяйственных водоемов Вологодской области // Трансформация экосистем. Т. 6. № S4(22). С. 33. <https://doi.org/10.23859/estr-230410>
- Матафонов Д.В. 2003. Сравнительная экология бокоплавов: *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing, 1899) и *Gammarus lacustris* (Sars, 1863) в Ивано-Арахлейских озерах: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Улан-Удэ. 20 с.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д., Митропольский В.И. 1959. Бентос Белого озера // Тр. Ин-та биологии водохранилищ (АН СССР). М.: Изд-во АН СССР. Вып. 2(5). С. 85.
- Перова С. Н. 2010. Структура макрозообентоса Горьковского водохранилища в начале XXI века // Биология внутр. вод. № 2. С. 44.
- Перова С. Н. 2012. Таксономический состав и обилие макрозообентоса Рыбинского водохранилища в начале XXI века // Биология внутр. вод. № 2. С. 45.
- Поддубная Т.Л. 1966. О донной фауне Череповецкого водохранилища в первые два года его существования // Планктон и бентос внутренних водоемов. М.: Наука. С. 21.
- Скальская И.А. 2008. Беспозвоночные-вселенцы в перифитоне и бентосе верхневолжских водохранилищ (обзор) // Биология внутр. вод. № 2. С. 62.
- Скальская И.А. 1994. Расселение байкальского бокоплава *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing) в Рыбинском водохранилище // Биология внутренних вод: Информ. бюл. № 96. С. 35.
- Слепухина Т.Д., Выголова О.В. 1981. Зообентос // Гидробиология и донные отложения озера Белого. Л.: Наука. С. 215.
- Стальмакова Г.А. 1977. Бентос озера Белого Вологодской области (по наблюдениям 1973–1974 гг.) // Изв. Гос. НИИ озер. и речн. рыб. хоз-ва. Т. 116. Биологические основы рациональной эксплуатации рыбных запасов в крупных водоемах Северо-Запада. С. 128.
- Стругач М.Б. 1968. Бентос Белого озера (по материала 1962 г.) // Изв. Гос. НИИ озер. и речн. рыб. хоз-ва. Т. 67. Улучшение и увеличение кормовой базы для рыб во внутренних водоемах СССР. С. 261.
- Филоненко И.В., Комарова А.С., Ивичева К.Н. 2021а. Анализ факторов, значимых для зообентоса озера Белое Вологодской области // Принципы экологии. № 3. С. 74. <https://doi.org/10.15393/j1.art.2021.11902>
- Филоненко И.В., Комарова А.С., Ивичева К.Н. 2021б. Анализ факторов, определяющих развитие зообентоса речной части Шекснинского водохранилища, методами ГИС // Тез. докл. Всерос. конф. “Биология водных экосистем в XXI веке: факты, гипотезы, тенденции”. Ин-т биологии внутр. вод им. И.Д. Папанина РАН, Борок, 22–26 ноября 2021 г. Ярославль: Филигрань. С. 189.
- Шитиков В.К., Розенберг Г.С., Зинченко Т.Д. 2005. Количественная гидроэкология: методы, критерии, решения. Кн. 1. М.: Наука.
- Щербина Г.Х. 2010. Таксономический состав и сапробиологическая значимость донных макробеспозвоночных различных пресноводных экосистем Северо-Запада России // Экология и морфология беспозвоночных континентальных водоемов вод: Сб. науч. работ, посвящ. 100-летию со дня рождения Ф.Д. Мордухай-Болтовского. Махачкала. С. 426.
- Щербина Г.Х. 2018. Зообентос мелководной зоны водохранилища // Структура и функционирование экосистемы Рыбинского водохранилища в начале XXI века. Ин-т биологии внутр. вод им. И.Д. Папанина М.: РАН. С. 258.
- Яныгина Л.В. 2011. Структура популяции и пространственное распределение *Gmelinoides fasciatus* (Stebb.) в водоеме-охладителе Беловской ГРЭС // Биология внутр. вод. № 3. С. 45.
- Sládeček V. 1973. System of water quality from the biological point of view // Ergebn. der Limnol. H. Arch. für Hydrobiol. V. 7. P. 1.
- Wegl R. 1983. Index für die Limnosaprobität // Wasser- und Abwasser. V. 26. P. 1 (in German).

Zoobenthos of the Littoral of the Sheksninsky Reservoir 25 Years after the Introduction of *Gmelinoides fasciatus* (Crustacea, Amphipoda)

K. N. Ivicheva^{1, *}, I. V. Filonenko²

¹*Sankt-Petersburg branch of Federal Russian Research Institute of Fisheries and Oceanography, Sankt-Petersburg, Russia*

²*Vologda branch of Federal Russian Research Institute of Fisheries and Oceanography, Vologda, Russia*

**e-mail: ksenya.ivicheva@gmail.com*

In 2010–2020, studies of zoobenthos were carried out at 17 stations of the littoral zone of the Sheksninsky reservoir. A total of 138 species of zoobenthos have been observed. In the river part, the species richness and diversity of zoobenthos was higher than in the lake part. The invasive sidewinder *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing, 1899), first recorded in 1995, caused changes in the zoobenthos of the reservoir. There has been an increase in the biomass of littoral zoobenthos. Some species of oligochaetes and chironomids have been displaced from the dominant species. Currently, the share of *G. fasciatus* accounts $\leq 50\%$ of the abundance and biomass of zoobenthos in littoral biotopes.

Keywords: Vologda region, Sheksninsky Reservoir, zoobenthos, amphipods