
**ЗООПЛАНКТОН,
ЗООБЕНТОС, ЗООПЕРИФИТОН**

УДК 574.587(470.12)

**ЗООБЕНТОС МАЛЫХ ВОДОХРАНИЛИЩ СЕВЕРНОГО СКЛОНА
БАЛТИЙСКО-КАСПИЙСКОГО ВОДОРАЗДЕЛА
ВОЛГО-БАЛТИЙСКОГО ВОДНОГО ПУТИ**

© 2023 г. К. Н. Ивичева^а, *, И. В. Филоненко^а

^аВологодский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбных ресурсов и океанографии,
Вологда, Россия

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

Поступила в редакцию 27.03.2022 г.

После доработки 28.06.2022 г.

Принята к публикации 02.08.2022 г.

В 2010–2013 гг. впервые проведены исследования донной фауны на Новинкинском, Белоусовском и Вытегорском водохранилищах. В составе зообентоса выявлено 103 вида и таксона более высокого ранга. Отмечено увеличение количественных показателей, видового богатства и разнообразия в ряду профундаль–открытая литораль–заросли. В профундали всех водохранилищ представлен комплекс *Limnodrilus hoffmeisteri* – *Procladius*. В литорали структура сообществ определяется типом субстрата и видом зарослей. Наибольшие количественные показатели зообентоса зарегистрированы в аномально жарком 2010 г. По сравнению с расположенными южнее волжскими водохранилищами, зообентос Новинкинского, Белоусовского и Вытегорского водохранилищ характеризуется более низкими количественными показателями и видовым богатством.

Ключевые слова: зообентос, водные макробеспозвоночные, водохранилища, видовое богатство, Вологодская область

DOI: 10.31857/S0320965223020109, **EDN:** MYKFNX

ВВЕДЕНИЕ

Сооружение водохранилищ имеет неоспоримый экономический эффект, однако экологические последствия их строительства бывают непредсказуемы. При строительстве водохранилищ на реках помимо непосредственного затопления суши происходит перераспределение стока, замедление водообмена, заиливание, увеличение уровня грунтовых вод и др. Все эти изменения влияют на биоту преобразуемых объектов. Процессы, происходящие в сообществах гидробионтов при затоплении равнинных водохранилищ, подробно исследовали на примере Верхней Волги при строительстве Волго-Балтийской водной системы. Все этапы перестройки донных сообществ подробно описаны на Иваньковском (Мордухай-Болтовской, 1978а, 1978б; Щербина, 2002), Шекснинском (Поддубная, 1966; Слепухина, Выголова, 1981; Баканов, 2002), Рыбинском (Мордухай-Болтовской, 1972; Перова, Щербина, 2018) и других волжских водохранилищах. В первую очередь разрушались реофильные сообщества. Псаммо- и литофильные биоценозы сменялись пелофильными. Процесс формирования глубоководной фауны завершался в течение нескольких лет после затопления, а дальнейшие изменения были

связаны с заилинием водоема и изменением соотношения доминирующих видов. В прибрежной зоне становление донных сообществ происходило значительно дольше и сложнее, особенно на открытом мелководье. Определенное влияние оказывало также расселение инвазионных видов. В настоящее время донные сообщества верхневолжских водохранилищ относительно стабильны (Щербина, 2002; Перова и др., 2019).

Новинкинское, Белоусовское и Вытегорское водохранилища примыкают с севера к Шекснинскому водохранилищу и относятся к бассейну Балтийского моря. От верхневолжских водохранилищ они отличаются небольшими размерами и специфическим гидрологическим режимом. Нами не обнаружено опубликованных данных по донной фауне этих водохранилищ (Филиппов, 2010). Поскольку первичные стадии сукцессии после затопления водохранилищ не исследовали, рассмотрено лишь современное состояние развития донных сообществ.

Цель работы — провести анализ сообществ макрозообентоса по видовому составу, количественным показателям и их многолетней динамике Новинкинского, Белоусовского и Вытегорского водохранилищ.

Таблица 1. Основные характеристики исследованных водохранилищ

Водный объект	Длина, км	Ширина, км	Площадь, км ²	Периметр, км	Коэффициент извилистости	Показатель открытости
Новинкинское водохранилище	3.5	0.8	2.0	14.3	2.9	0.3
Белоусовское водохранилище:						
судоходная часть	6.5	0.9	4.1	26.6	3.8	0.6
разлив р. Нагажма	5.4	0.7	2.6	16.7	2.9	0.4
Вытегорское водохранилище:						
судоходная часть	10.6	2.2	11.1	37.4	3.2	3
несудоходная часть	8.2	1.5	7.1	30.7	3.2	3.5

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Новинкинское, Белоусовское и Вытегорское водохранилища расположены каскадом на северном макросклоне Волго-Балтийского водораздела в пра-долине р. Вытегра (Филенко, 1966) в административных границах Вытегорского р-на Вологодской обл. Водохранилища, будучи частью Волго-Балтийской водной системы, соединяют Онежское озеро с Ковжским плесом Шекснинского водохранилища (рис. 1). Водохранилища введены в эксплуатацию в 1964 г. Система Вытегорского гидроузла включает в себя шесть шлюзов, поднимая уровень воды с отметки 32.6 в Онежском озере до 112.8 в Шекснинском водохранилище. Из Шекснинского водохранилища в водохранилища Вытегорского гидроузла поступают значительные объемы воды, что обеспечивает интенсивный водообмен в исследуемых водохранилищах. Из-за интенсивного судоходства в канале между Новинкинским водохранилищем и Ковжским плесом Шекснинского водохранилища поступает большое количество взвесей. Для всех трех водохранилищ характерны высокая мутность и низкая прозрачность, их пики приходятся на период наиболее интенсивного судоходства. Уменьшение мутности и увеличение прозрачности происходит в ряду Новинкинское—Белоусовское—Вытегорское водохранилище. Также для всех трех водохранилищ характерно интенсивное накопление ила вдоль судового хода (Кудрин, 1982). Основные параметры водохранилищ (без учета каналов) представлены в табл. 1. Из трех водохранилищ наибольшую площадь имеет Вытегорское водохранилище (17.5 км²). В нем выделяются более глубокая судоходная часть (долина р. Вытегра) и мелководная несудоходная (образована затопленными долинами рек Палручей и Тагажма). Площадь Белоусовского водохранилища 6.5 км², оно также состоит из судоходной части и затопленной долины р. Нагажма. Судоходная часть Белоусовского водохранилища характеризуется высоким коэффициентом извили-

стости береговой линии (3.9). Самое маленькое — Новинкинское водохранилище (2 км²).

Полевые исследования проводили с 2010 по 2013 гг. В 2010—2012 гг. пробы зообентоса отбирали в первой половине июля — в 2010 г. во всех трех водохранилищах, в 2011 и 2012 гг. только в Вытегорском водохранилище. В 2013 г. материал собирали во всех трех водохранилищах в первой половине июня, июля, августа и сентября. Пробы отбирали в трех биотопах (ст. 1.1—1.3) Новинкинское, четырех (ст. 2.1—2.4) Белоусовского и пяти (ст. 3.1—3.5) Вытегорского водохранилищ (рис. 1). Общий объем проб в каждом биотопе представлен в табл. 2. Для отбора проб в литорали в трех повторностях применяли штанговый дночерпатель ГР-92 (площадь захвата 0.007 м²), в профундали в одной повторности — дночерпатель Петерсона (0.025 м²). Для промывки проб использовали газ с размером ячеек 250 мкм. Всего отобрано 114 проб. Пробы обрабатывали в лаборатории. Учитывали численность и биомассу отдельных видов. Крупных моллюсков при расчете биомассы не учитывали. Параллельно со сбором биологического материала измеряли гидрохимические показатели, используя термометр МАРК 302-Э, рН-метр МАРК 901 и кондуктометр HANNA HI98130. Во всех водохранилищах зарегистрировано пониженное содержание кислорода (2.5 мг/л) в поверхностном слое в июле. В Новинкинском и Белоусовском водохранилищах в районе шлюзов отмечена низкая прозрачность (0.1—0.2 м), в Вытегорском у шлюза она была 0.7 м. Максимальная прозрачность в Новинкинском водохранилище достигала 1 м, в Белоусовском — 1.5 м, в Вытегорском — 2 м. Электропроводность снижалась в ряду Новинкинское (250 мксм/см) — Белоусовское (220) — Вытегорское (195) водохранилище вместе со снижением мутности.

Размеры водохранилищ вычисляли после векторизации снимков спутника Landsat в программе ArcGis 10. Для расчета глубины строили батиметрические карты на основании атласа Волго-Балтийского водного пути (Атлас..., 2004) и соб-

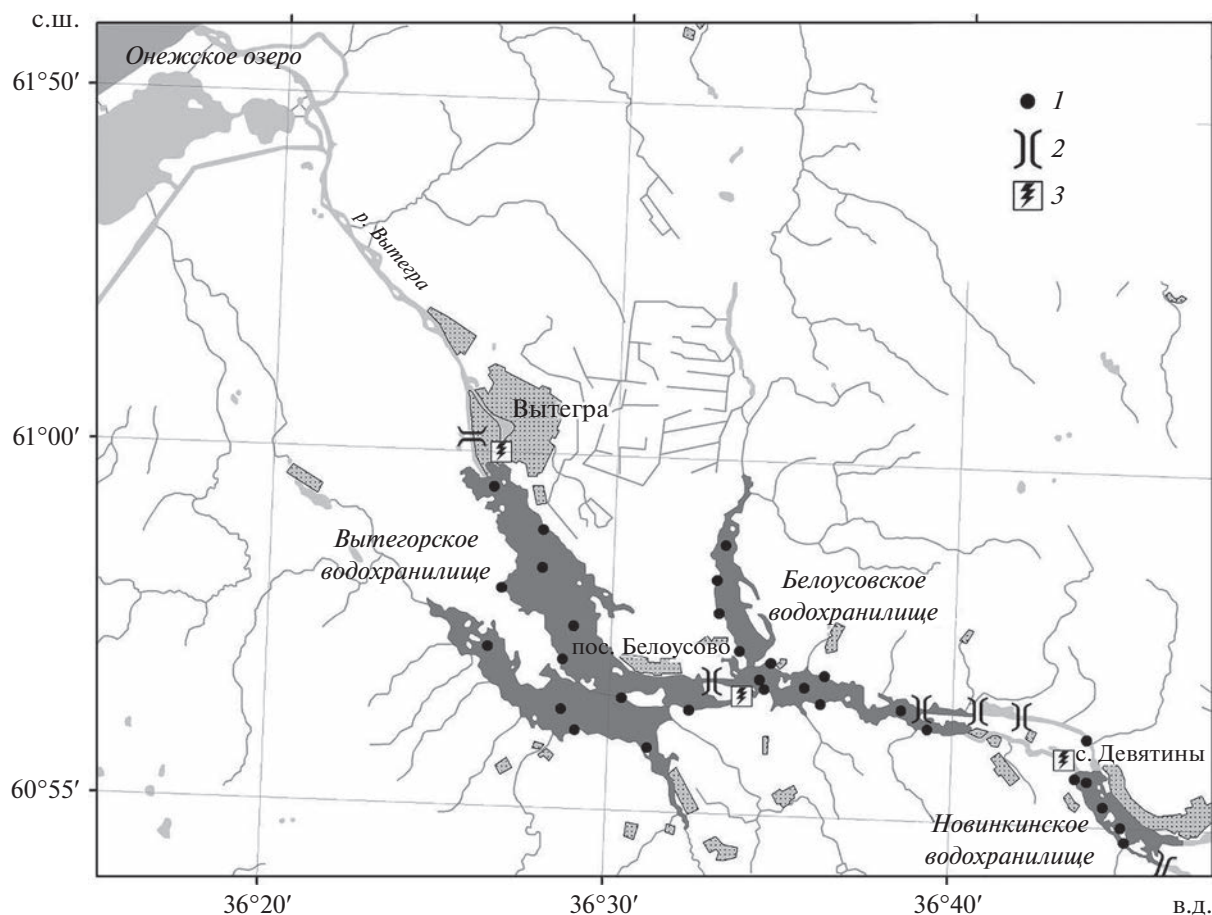


Рис. 1. Карта-схема отбора проб зообентоса по акватории Новинкинского, Белоусовского и Вытегорского водохранилищ в 2010–2013 гг. 1 – пункты отбора проб, 2 – шлюзы, 3 – ГЭС.

ственных измерений картплоттером Garmin EchoMAP SV с трансдюсером GT40-ТМ. Анализ и визуализацию данных проводили в среде R с использованием библиотек “vegan”, “gdendro”, “ggplot2” и “clustertend”. Тенденцию данных к группировке оценивали с помощью статистики Хопкинса (показатель был 0.35). Кластерный анализ проводили с использованием метрики Брея–Кертиса и метода агломерации Варда. Латинские названия видов приведены по GBIF (2020) (<https://www.gbif.org>).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Всего в составе зообентоса Новинкинского, Белоусовского и Вытегорского водохранилищ выявлено 103 вида и таксона более высокого ранга водных беспозвоночных из четырех типов, восьми классов, 16 отрядов, 34 семейств (Доп. мат. табл. S1). Больше всего видов (46) принадлежит отр. Diptera, из них сем. Chironomidae – 43 вида. Также зафиксирован 21 вид Oligochaeta, 13 – Trichoptera, 7 – Mollusca, 6 – Hirudinea, 3 –

Ephemeroptera, 2 – Crustacea, по 1 – Turbellaria, Megaloptera, Lepidoptera. Наиболее высокая встречаемость была у *Limnodrilus hoffmeisteri* (в 47% проб), *Dreissena polymorpha* (28%), *Gmelinoides fasciatus* (26%) и *Cladotanytarsus* gr. *mancus* (21%).

Кластерный анализ по численности видов на основании индекса Брея–Кертиса (рис. 2) показал, что биотопы водохранилищ разделились на несколько групп. Так, открытая литораль и профундаль выделились в две отдельные группы. Сообщества зарослей оказались наиболее специфичны. На выделение групп станций влияли состав грунтов и наличие/отсутствие зарослей.

Новинкинское водохранилище характеризуется наименьшим видовым богатством – 36 видов. Оно узкое, проходящие суда вызывают большую волновую активность, заросли единичны (табл. 2). Биомасса увеличивается в ряду профундаль – открытая литораль – заросли (табл. 3). Из всех биотопов менее благоприятные условия для зообентоса складываются на открытой литорали, подверженной волновой активности, – здесь отмечены наименьшие численность, видовое богатство и раз-

Таблица 2. Характеристики и доминирующие виды зообентоса основных биотопов

№	Биотоп	H, м	n	Виды макрофитов	Грунты	Доминанты
Новинкинское вдхр.						
1.1	Профундаль	8–10	3	—	Ил	<i>Limnodrilus hoffmeisteri</i> — <i>Procladius</i>
1.2	Открытая литораль	0.3–2.0	10	—	Глина, песок, камни	<i>L. hoffmeisteri</i> — <i>Ephemera vulgata</i> <i>Gmelinoides fasciatus</i> — <i>Lymnaea</i> sp.
1.3	Заросли судоходной части	0.3–2.0	6	<i>Phragmites australis</i> , <i>Glyceria maxima</i> <i>Butomus umbellatus</i> , <i>Fontinalis antipyretica</i>	Глина, песок Глина, песок	<i>Dreissena polymorpha</i> — <i>Helobdella stagnalis</i> <i>Gmelinoides fasciatus</i>
Белоусовское вдхр.						
2.1	Профундаль	10–12	9	—	Ил	<i>Limnodrilus hoffmeisteri</i> — <i>Procladius</i>
2.2	Открытая литораль	0.3–2.0	10	—	Песок, глина	<i>Cladotanytarsus</i> gr. <i>mancus</i> — <i>Stictochironomus crassiforceps</i> <i>Gmelinoides fasciatus</i> — <i>Lymnaea</i> sp.
2.3	Заросли судоходной части	0.3–2.0	13	<i>Phragmites australis</i> <i>Phragmites australis</i> , <i>Glyceria maxima</i> <i>Equisetum fluviatile</i> , <i>Nuphar lutea</i> <i>Schoenoplectus lacustris</i> <i>Potamogeton lucens</i> <i>Fontinalis antipyretica</i>	Песок Заиленный песок Глина Песок, глина Глина, заиленный песок Камни	<i>Gmelinoides fasciatus</i> — <i>Cladotanytarsus</i> gr. <i>mancus</i> — <i>Stictochironomus crassiforceps</i> <i>Stylaria lacustris</i> <i>Limnodrilus hoffmeisteri</i> <i>Ophidonais serpentina</i> <i>Cricotopus</i> sp. — <i>Polypedillum</i> spp. — <i>Stictochironomus crassiforceps</i> <i>Psectrocladius</i> sp.
2.4	Разлив р. Нагажма	0.3–2.5	7	<i>Equisetum fluviatile</i> , <i>Typha latifolia</i> <i>Nuphar lutea</i> , <i>Potamogeton lucens</i> <i>Glyceria maxima</i> <i>Fontinalis antipyretica</i>	Заиленный песок Песок, глина Детрит Детрит	<i>Stictochironomus crassiforceps</i> — <i>Bivalvia</i> <i>Limnodrilus hoffmeisteri</i> <i>Dreissena polymorpha</i> — <i>Phryganea bipunctata</i> <i>Gmelinoides fasciatus</i> — <i>Corynoneura scutellata</i>
Вытегорское вдхр.						
3.1	Профундаль	5–8	7	—	Ил	<i>Limnodrilus hoffmeisteri</i> — <i>Procladius</i>
3.2	Открытая литораль	0.3–2.0	6	—	Песок, камни	<i>Gmelinoides fasciatus</i> — <i>Bivalvia</i> — <i>Paratanytarsus</i>
3.3	Заросли судоходной части	0.3–2.0	13	<i>Phragmites australis</i> <i>Schoenoplectus lacustris</i> <i>Fontinalis antipyretica</i>	Песок, ил Песок Камни	<i>Dreissena polymorpha</i> <i>Gmelinoides fasciatus</i> — <i>Cladotanytarsus</i> gr. <i>mancus</i> <i>Gmelinoides fasciatus</i>
3.4	Открытая литораль несудоходной части	1.5–4.5	13	—	Заиленный песок, детрит	<i>Dreissena polymorpha</i> , <i>Limnodrilus hoffmeisteri</i>
3.5	Заросли несудоходной части	0.5–2.5	17	<i>Phragmites australis</i> , <i>Schoenoplectus lacustris</i> , <i>Nuphar lutea</i>	Песок, заиленный песок, детрит	<i>Limnodrilus hoffmeisteri</i> — <i>Bivalvia</i>

Примечание. H — глубина станции, n — количество проб, “—” — макрофиты отсутствуют.

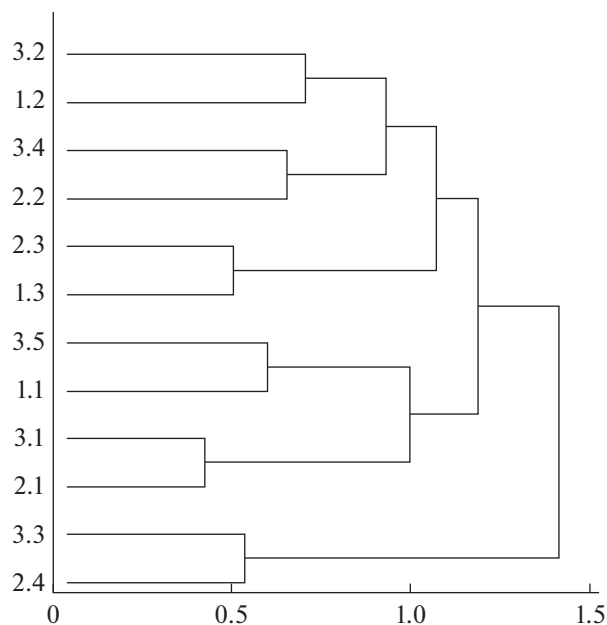


Рис. 2. Кластерный анализ биотопов водохранилищ Вытегорского гидроузла по численности на основании индекса Брея–Кертиса. Описание станций и соответствующие им биотопы (1.1–3.5) приведены в табл. 2.

нообразии зообентоса. Основные сообщества зообентоса разных участков представлены в табл. 2.

Белоусовское водохранилище. Наиболее богатое по количеству видов водохранилище – 71, из них 67 видов отмечено в судоходной части. У него самая извилистая береговая линия – имеется много заливов с зарослями высшей водной растительности. В ряду профундаль – открытая литораль – зарослевая литораль увеличивается численность, биомасса, количество видов в пробе, индекс Шеннона (табл. 3). Среди исследованных водохранилищ в зарослях Белоусовского водохранилища зарегистрировано наибольшее видовое разнообразие зообентоса, а в зарослях *Potamogeton lucens* – наибольшая биомасса (15.5 г/м²). В зарослях разлива р. Тагажма выявлено лишь 25 видов. Количественные показатели, видовое богатство и разнообразие в разливе р. Тагажма ниже, чем в зарослях судоходной части.

Вытегорское водохранилище. Самое крупное по площади. Здесь отмечено 67 видов зообентоса, из них в судоходной части – 44, в несудоходной – 48. Биомасса и видовое разнообразие увеличиваются в ряду профундаль – открытая литораль – заросли (табл. 3). Численность и среднее число видов в пробе в открытой литорали превышает таковые в зарослях. В несудоходной части количественные показатели и видовое разнообразие зообентоса выше, чем в судоходной. За весь период изучения наибольшие значения численности зо-

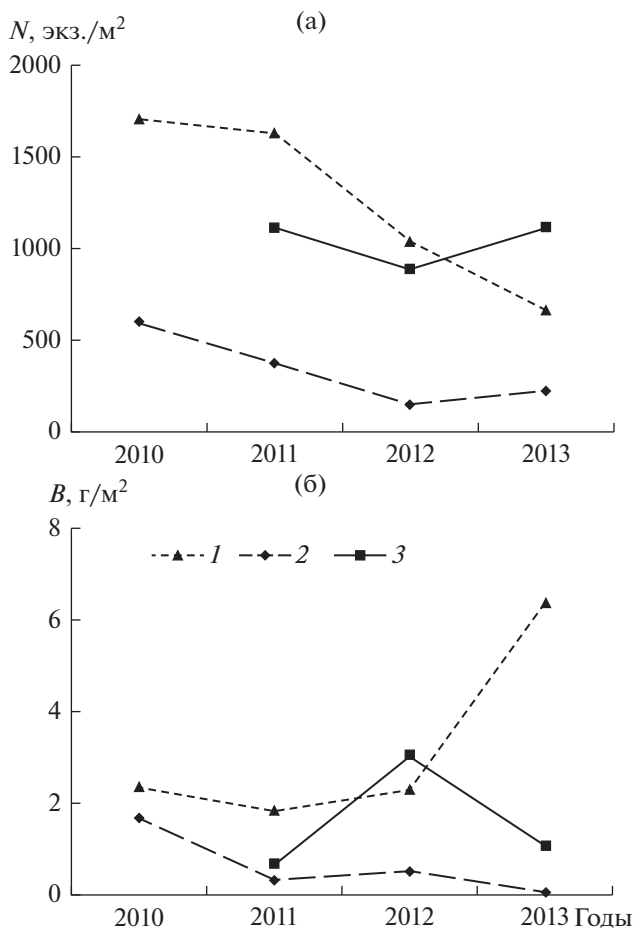


Рис. 3. Межгодовая динамика численности (а) и биомассы (б) зообентоса в Вытегорском водохранилище в первой половине июля в зарослях *Nuphar lutea* на илистых грунтах (1), в открытой воде на детритных грунтах (2) и в зарослях *Phragmites australis* на песке (3).

обентоса в несудоходной части водохранилища (в зарослях *Nuphar lutea*) наблюдали в 2010 г. (рис. 3а), максимальную биомассу – в зарослях *N. lutea* в 2013 г. (рис. 3б), когда в пробах было большое количество двустворчатых моллюсков. Численность зообентоса в 2011–2013 гг. сохранялась на одном уровне. Пик биомассы в зарослях *Phragmites australis* приходился на 2012 г., когда в пробах преобладали олигохеты.

В профундали всех водохранилищ представлен комплекс *Limnodrilus hoffmeisteri* – *Procladius*. Сообщества зообентоса литоральных участков во всех водохранилищах различаются в зависимости от состава грунтов и типа зарослей (табл. 2).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Количество видов зообентоса, отмеченных в водохранилищах Вытегорского гидроузла, значительно ниже, чем в Шекснинском, Рыбинском,

Таблица 3. Численность (над чертой, тыс. экз./м²), биомасса (под чертой, г/м²), среднее число видов (S) и индекс видового разнообразия Шеннона (H_N, бит/экз.) донных беспозвоночных в рассматриваемых биотопах (1.1–3.5)

Таксон	1.1	1.2	1.3	2.1	2.2	2.3	2.4	3.1	3.2	3.3	3.4	3.5
Моллюски	$\frac{0.1 \pm 0.05}{0.1 \pm 0.03}$	$\frac{0.1 \pm 0.02}{0.6 \pm 0.40}$	$\frac{0.1 \pm 0.03}{0.6 \pm 0.36}$	$\frac{0.01 \pm 0.01}{0.1 \pm 0.02}$	$\frac{0.1 \pm 0.01}{1.1 \pm 0.51}$	$\frac{0.2 \pm 0.07}{1.2 \pm 0.73}$	$\frac{0.1 \pm 0.03}{1.6 \pm 1.04}$	$\frac{0.01 \pm 0.01}{0.1 \pm 0.02}$	$\frac{0.01 \pm 0.01}{0.1 \pm 0.03}$	$\frac{0.2 \pm 0.08}{4.1 \pm 2.59}$	$\frac{0.1 \pm 0.03}{5.6 \pm 4.84}$	$\frac{0.2 \pm 0.08}{2.8 \pm 1.09}$
	$\frac{0.4 \pm 0.13}{0.4 \pm 0.16}$	$\frac{0.1 \pm 0.03}{0.1 \pm 0.05}$	$\frac{0.6 \pm 0.50}{0.6 \pm 0.95}$	$\frac{0.1 \pm 0.05}{0.3 \pm 0.12}$	$\frac{0.1 \pm 0.06}{0.1 \pm 0.12}$	$\frac{0.6 \pm 0.15}{0.3 \pm 0.17}$	$\frac{0.1 \pm 0.03}{0.3 \pm 0.26}$	$\frac{0.1 \pm 0.1}{0.9 \pm 0.85}$	$\frac{0.1 \pm 0.06}{0.1 \pm 0.08}$	$\frac{0.1 \pm 0.04}{0.3 \pm 0.18}$	$\frac{0.1 \pm 0.05}{0.5 \pm 0.24}$	$\frac{0.4 \pm 0.14}{0.5 \pm 0.16}$
Амфи- поды	0	$\frac{0.2 \pm 0.16}{0.2 \pm 0.17}$	$\frac{0.1 \pm 0.12}{0.4 \pm 0.28}$	0	$\frac{0.1 \pm 0.02}{0.1 \pm 0.06}$	$\frac{0.1 \pm 0.04}{0.1 \pm 0.06}$	$\frac{0.1 \pm 0.04}{0.1 \pm 0.15}$	0	$\frac{0.6 \pm 0.37}{2.1 \pm 1.35}$	$\frac{0.1 \pm 0.06}{0.1 \pm 0.05}$	$\frac{0.1 \pm 0.06}{0.1 \pm 0.07}$	$\frac{0.01 \pm 0.01}{0.1 \pm 0.05}$
	$\frac{0.4 \pm 0.11}{0.2 \pm 0.08}$	$\frac{0.1 \pm 0.03}{0.1 \pm 0.02}$	$\frac{1.3 \pm 0.83}{0.8 \pm 0.66}$	$\frac{0.2 \pm 0.08}{0.3 \pm 0.09}$	$\frac{0.4 \pm 0.13}{0.1 \pm 0.03}$	$\frac{0.9 \pm 0.28}{0.6 \pm 0.29}$	$\frac{0.6 \pm 0.17}{0.6 \pm 0.2}$	$\frac{0.1 \pm 0.04}{0.1 \pm 0.02}$	$\frac{0.2 \pm 0.1}{0.1 \pm 0.06}$	$\frac{0.3 \pm 0.13}{0.3 \pm 0.08}$	$\frac{0.1 \pm 0.04}{0.2 \pm 0.08}$	$\frac{0.5 \pm 0.24}{0.4 \pm 0.16}$
Прочие	0	$\frac{0.1 \pm 0.03}{0.5 \pm 0.44}$	$\frac{0.1 \pm 0.12}{2.9 \pm 2.42}$	0	0	$\frac{0.1 \pm 0.04}{0.4 \pm 0.3}$	$\frac{0.1 \pm 0.06}{1.8 \pm 1.6}$	0	$\frac{0.1 \pm 0.04}{0.3 \pm 0.2}$	$\frac{0.1 \pm 0.03}{0.1 \pm 0.03}$	0	$\frac{0.1 \pm 0.03}{0.5 \pm 0.34}$
	$\frac{0.9 \pm 0.11}{0.7 \pm 0.15}$	$\frac{0.6 \pm 0.18}{1.6 \pm 0.7}$	$\frac{2.2 \pm 1.7}{5.3 \pm 4.14}$	$\frac{0.31 \pm 0.11}{0.7 \pm 0.13}$	$\frac{0.7 \pm 0.16}{1.4 \pm 0.67}$	$\frac{1.9 \pm 0.31}{2.6 \pm 1.04}$	$\frac{1.0 \pm 0.16}{4.4 \pm 2.46}$	$\frac{0.3 \pm 0.11}{1.1 \pm 0.85}$	$\frac{1.01 \pm 0.51}{2.7 \pm 1.11}$	$\frac{0.8 \pm 0.15}{4.9 \pm 1.77}$	$\frac{0.4 \pm 0.11}{6.4 \pm 4.79}$	$\frac{1.21 \pm 0.33}{5.3 \pm 1.27}$
S	5 ± 1.52	4.6 ± 0.67	8.2 ± 1.77	3.4 ± 0.43	6.5 ± 1.43	9.5 ± 1.22	7 ± 0.86	3 ± 1	7 ± 2.27	6.2 ± 0.73	5 ± 1.31	7.8 ± 1.49
H _N	1.3 ± 0.36	1.2 ± 0.2	1.6 ± 0.29	1 ± 0.17	1.2 ± 0.14	1.7 ± 0.13	1.5 ± 0.2	0.9 ± 0.36	1.1 ± 0.34	1.4 ± 0.14	1.4 ± 0.22	1.6 ± 0.15

Таблица 4. Основные абиотические характеристики и показатели зообентоса исследованных водохранилищ и крупных озер и водохранилищ Верхневолжского бассейна

Водоем	S, км ²	N	Биомасса, г/м ²			
			П	ОЛ	З	средняя
Вытегорское вдхр. (данные авторов)	18.2	67	0.7	1.6	5.3	3.7
Белоусовское вдхр. (данные авторов)	6.7	71	0.7	1.4	3.9	3.2
Новинкинское вдхр. (данные авторов)	2.7	36	1.1	4.5	5.1	3.2
Шекснинское вдхр. Белое озеро (Слепухина, Выголова, 1981 с дополнениями авторов)	1284	180	9.2	4.5	7.1	6.2
Речная часть Шекснинского вдхр. (Выголова, 1979 с дополнениями авторов)	381	173	2.1	2.9	5.1	3.6
оз. Воже (Ивичева, Филоненко, 2015)	416	185	1.3	1.0	2.8	2.2
оз. Тудозеро (данные авторов)	12.6	65	0.3	1.0	2.1	1.7
оз. Ковжское (данные авторов)	65.2	57	0.3	0.3	1.3	0.9
Рыбинское вдхр. (Мордухай-Болтовской, 1972; Щербина, 2002; Перова, 2012; Перова, Щербина, 2018)	4550	500	22.2	6.1	—	5.8
Иваньковское вдхр. (Мордухай-Болтовской, 1978а, 1978б)	327	256	13.5	1.8	5.5	4.5
Выгозерское вдхр. (Соколова, 1978)	1143	99	0.9	0.4	—	0.5

Примечание. S — площадь, N — число видов, П — профундаль, ОЛ — открытая литораль, З — заросли, “—” — данные отсутствуют.

Иваньковском водохранилищах и оз. Воже (табл. 4). Это, отчасти, обусловлено меньшей изученностью Вытегорского, Белоусовского и Новинкинского водохранилищ и их небольшой площадью, подтверждая идею А.Ф. Алимова с соавт. (2013) об увеличении количества видов гидробионтов вместе с размерами водоемов и уменьшением широтности. Так, в расположенном севернее крупном Выгозерском водохранилище найдено приблизительно столько же видов, сколько и в водохранилищах Вытегорского узла вместе взятых (табл. 4). По имеющимся данным, видовое богатство донной фауны Вытегорского и Белоусовского водохранилищ можно сравнить с малыми озерами Ковжское и Тудозеро (табл. 4) и со сходным по размерам Гилевским водохранилищем (57 видов) (Безматерных, Крылова, 2016). Зависимость числа видов от размеров Волжских водохранилищ представлена также в работе (Перова и др., 2018).

По-видимому, определяющий фактор низких количественных показателей зообентоса в водохранилищах Вытегорского гидроузла — дефицит суммы тепла, необходимый для развития бентобиоты. Средняя биомасса зообентоса водохранилищ Вытегорского гидроузла в ~1.5 раза ниже, чем в Шекснинском, Рыбинском и Иваньковском водохранилищах, в ~4 раза выше, чем в Выгозерском водохранилище (табл. 4), и сопоставима с таковой в Новосибирском водохранилище (2–3 г/м²), расположенном в более континентальном климате (Яныгина, 2011). Биомасса зообентоса в водохранилищах снижается с увеличе-

нием широтности. Биомасса в профундали Вытегорского, Белоусовского и Новинкинского водохранилищ ~20 раз ниже, чем в Рыбинском, в ~10 раз ниже, чем в Шекснинском и Иваньковском водохранилищах, и примерно равна таковой в Выгозерском водохранилище (табл. 4). При этом, в изученных нами водохранилищах биомасса зообентоса выше, чем в расположенных на той же широте озерах Воже, Ковжское, Тудозеро. Согласно шкале С.П. Китаева (2007) по биомассе зообентоса, озера Воже и Тудозеро относятся к олиготрофным, Ковжское — к ультраолиготрофным, исследованные нами водохранилища — к α-мезотрофным.

Доминирующий комплекс на илах водохранилищ Вытегорского гидроузла беднее, чем в Шекснинском (Баканов, 2002) и Рыбинском водохранилищах (Щербина, 2002; Перова, Щербина, 2018). Для водохранилищ Вытегорского гидроузла характерно отсутствие в составе доминантов *Chironomus* sp., который широко распространен в Шекснинском и Рыбинском водохранилищах. Как и во всех водохранилищах волжского каскада (Перова и др., 2018), в водохранилищах Вытегорского гидроузла широко распространен инвазионный вид амфипод *Gmelinoides fasciatus*. Другой широко распространенный вид *Dreissena polymorpha*, в отличие от волжских водохранилищ (Перова и др., 2018), встречается только в литорали и не участвует в образовании ракушечниковых грунтов в профундали. Других инвазионных видов зообентоса в изученных водохранилищах не выявля-

но, что, возможно, связано с их северным расположением.

В изученных нами водохранилищах наибольшие количественные показатели летнего зообентоса отмечены в аномально жарком 2010 г. Летом и осенью этого года зарегистрированы очень высокие количественные показатели в озерах Белое (Ивичева, Филоненко, 2011) и Воже (Ивичева, Филоненко, 2015). В то же время, в Рыбинском водохранилище, расположенном южнее, аномально высокие температуры 2010 г. негативно повлияли на сообщества зообентоса (Перова, 2019). Наиболее высокое обилие зообентоса в Вытегорском, Белоусовском и Новинкинском водохранилищах, наблюдавшееся жарким летом 2010 г., связано с их северным местонахождением.

Бедность бентоса исследованных водохранилищ, по сравнению с расположенными в южных широтах, вероятно, обусловлена низкими показателями температуры воды. Значительная часть аборигенного состава зообентоса представлена амфибиотическими членистоногими, жизненный цикл которых заметно удлиняется с уменьшением эффективных температур, а количество генераций за сезон сокращается. По этой же причине экстремально высокие летние температуры, на фоне искусственно-стабильного уровня воды, благоприятны для зообентоса водохранилищ Вытегорского гидроузла. Некоторые процессы эксплуатации воднотранспортной системы также положительно влияют на состояние некоторых групп зообентоса. Органическое загрязнение от проплывающих судов и инфраструктуры канала, проявляющееся в накоплении мощных черных илов вдоль фарватера, приводит к росту количества тубифицид, а техногенные субстраты формируют несвойственные для водоемов региона биотопы обитания инвазионных видов — дрейсены и байкальской амфиподы.

Выводы. Впервые за все время существования приведены данные о таксономическом составе и количественных характеристиках зообентоса водохранилищ Вытегорского гидроузла. Выявлено 103 вида и таксона более высокого ранга. Видовое богатство, разнообразие и биомасса зообентоса в Новинкинском, Белоусовском и Вытегорском водохранилищах увеличивается в ряду профундаль—открытая литораль—зарослевая литораль. Наибольшее число видов, видовое разнообразие и биомасса отмечены в зарослевой литорали Белоусовского водохранилища. Видовое богатство зообентоса всех трех изученных водохранилищ ниже, чем в крупных Шекснинском, Рыбинском и Ивановском водохранилищах и оз. Воже и сопоставимо с малыми озерами, расположенными на той же широте. По биомассе зообентоса водохранилища Вытегорского гидроузла уступают верхневолжским водохранилищам, но превосхо-

дят расположенное севернее Вытегорское водохранилище и олиготрофные озера на той же широте. По-видимому, основная причина низких количественных показателей зообентоса в водохранилищах Вытегорского гидроузла — малые суммы тепла за вегетационный сезон.

ДОПОЛНИТЕЛЬНЫЙ МАТЕРИАЛ

Дополнительный материал (табл. S1) публикуется только в электронном формате на сайтах <https://link.springer.com> и <https://www.elibrary.ru> и доступен по ссылке <https://doi.org/10.31857/S0320965223020109>.

Табл. S1. Распределение видов зообентоса по биотопам в Новинском, Белоусовском и Вытегорском водохранилищах.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарны сотрудникам Вологодского филиала Всероссийского научно-исследовательского института рыбных ресурсов и океанографии М.Я. Борисову, В.Л. Зайцевой, А.С. Комаровой, Е.В. Лобуничевой, Н.Ю. Тропину, Е.В. Угрюмовой, А.Е. Шиловой за участие в сборе полевого материала, сотруднику Института биологии внутренних вод РАН Д.А. Филиппову за помощь в сборе материала и участие в обсуждении статьи.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках государственного задания Всероссийского научно-исследовательского института рыбных ресурсов и океанографии № 076-00002-21-01.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алимов А.Ф., Богатов В.В., Голубков С.М. 2013. Продукционная гидробиология. Санкт-Петербург: Наука.
- Атлас единой глубоководной системы Европейской части РФ. Т. 3. Ч. 2. Волго-Балтийский водный путь. От Онежского озера до Рыбинского водохранилища. 2004. Москва: Росречфлот.
- Баканов А.И. 2002. Зообентос // Современное состояние экосистемы Шекснинского водохранилища. Ярославль: Ярослав. гос.-техн. ун-т. С. 165.
- Безматерных Д.М., Крылова Е.Н. 2016. Макрозообентос Гилевского водохранилища и примыкающих к нему участков реки Аллей (Алтайский край) // Биология внутр. вод. № 2. С. 56. <https://doi.org/10.7868/S0320965216020030>
- Выголова О.В. 1979. Макрозообентос Череповецкого водохранилища, его продукция и потребление рыбами: Дис. ... канд. биол. наук. Вологда.
- Ивичева К.Н., Филоненко И.В. 2015. Зообентос озера Воже // Изв. Самарск. науч. центра РАН. Т. 17. № 4—4. С. 705.
- Ивичева К.Н., Филоненко И.В. 2011. Многолетние изменения в бентосных сообществах Белого озера Во-

- логодской области // Актуальные проблемы биологии и экологии: Матер. докл. XVIII Всерос. молодежной науч. конф. (Сыктывкар, Республика Коми, Россия, 4–8 апреля 2011 г.). Сыктывкар: Коми науч. центр УрО РАН. С. 93.
- Китаев С.П. 2007. Основы лимнологии для гидробиологов и ихтиологов. Петрозаводск: Карельск. науч. центр РАН.
- Кудрин В.П. 1982. Донные отложения Новинкинского, Белоусовского и Вытегорского водохранилищ // Биология внутренних вод: Информ. бюл. № 55. С. 57.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д. 1972. Зообентос // Рыбинское водохранилище и его жизнь. Ленинград: Наука. С. 193.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д. 1978а. Зообентос // Ивановское водохранилище и его жизнь. Ленинград: Наука. С. 197.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д. 1978б. Фауна прибрежной зоны // Ивановское водохранилище и его жизнь. Ленинград: Наука. С. 210.
- Перова С.Н. 2012. Таксономический состав и обилие макрозообентоса Рыбинского водохранилища в начале XXI века // Биология внутр. вод. № 2. С. 45.
- Перова С.Н. 2019. Изменения структуры макрозообентоса Рыбинского водохранилища в условиях повышения температуры // Биология внутр. вод. № 4. Вып. 2. С. 44.
<https://doi.org/10.1134/S0320965219040296>
- Перова С.Н., Пряничникова Е.Г., Жгарева Н.Н., Зубишина А.А. 2018. Таксономический состав и обилие макрозообентоса волжских водохранилищ // Тр. Ин-та биологии внутр. вод РАН. № 82(85). С. 52.
<https://doi.org/10.24411/0320-3557-2018-10012>
- Перова С.Н., Шербина Г.Х. 2018. Макрозообентос // Структура и функционирование экосистемы Рыбинского водохранилища в начале XXI века. Ин-т биологии внутр. вод им. И.Д. Папанина. Москва: РАН. С. 242.
- Поддубная Т.Л. 1966. О донной фауне Череповецкого водохранилища в первые два года его существования // Планктон и бентос внутренних водоемов. Москва: Наука. С. 21.
- Слепухина Т.Д., Выголова О.В. 1981. Зообентос // Гидробиология и донные отложения озера Белого. Ленинград: Наука. С. 215.
- Соколова В.А. 1978. Донная фауна Выгозерского водохранилища // Гидробиология Выгозерского водохранилища. Петрозаводск: Карельск. филиал АН СССР. С. 89.
- Филенко Р.А. 1966. Реки Вологодской области. Ленинград: Изд-во Ленинград. ун-та.
- Филиппов Д.А. 2010. Растительный покров, почвы и животный мир Вологодской области (ретроспективный библиографический указатель). Вологда: Изд-во “Сад-Огород”.
- Шербина Г.Х. 2002. Структура и функционирование биоценозов донных макробеспозвоночных верхневолжских водохранилищ // Динамика разнообразия гидробионтов во внутренних водоемах России. Ярославль: Изд-во Ярослав. гос.-техн. ун-та. С. 121.
- Яныгина Л.В. 2011. Современное состояние и многолетняя динамика зообентоса Новосибирского водохранилища // Биология внутр. вод. № 2. С. 65.
- GBIF.org (2020), GBIF Home Page. Available from: <https://www.gbif.org> [20 January 2020].

Present State of Zoobenthos in Small Reservoirs of Northern Slope Baltic-Caspian Watershed of Volgo-Baltic Water Way

K. N. Ivicheva¹, * and I. V. Filonenko¹

¹Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography, Vologda Department, Vologda, Russia

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

In 2010–2013 first investigation of benthic fauna in Novinkinskiy, Belousovskiy and Vytegorskiy water reservoirs were carried out. Totally 103 species of zoobenthos were found. Increase of abundance, species richness and diversity in range profundal–open littoral–thicket littoral was recorded. In profundal of all reservoirs was found complex of species *Limnodrilus hoffmeisteri* – *Procladius*. In littoral structure of zoobenthos communities depended from type of substrate and thicket species. Maximum abundance of zoobenthos was recorded in anomaly hot 2010. In comparison with located to the south Volga reservoirs, Novinkinskiy, Belousovskiy Vytegorskiy reservoirs characterized low abundance and species richness.

Keywords: zoobenthos, aquatic macroinvertebrates, reservoirs, species richness, Vologda region