

Макрозообентос на разных типах литорали Онежского озера

А. И. СИДОРОВА

Институт водных проблем Севера КарНЦ РАН
185030, Петрозаводск, пр. Александра Невского, 50
E-mail: bolt-nastya@yandex.ru

Статья поступила 18.10.2023

После доработки 18.02.2024

Принята к печати 28.02.2024

АННОТАЦИЯ

Представлены результаты исследований донных биоценозов на трех типах литоральной зоны (каменистом биотопе, гравийно-песчаном биотопе и прибойной зоне с зарослями высшей водной растительности) Онежского озера в 2013 и 2014 гг. Полученные нами результаты показывают, что среди трех типов прибрежной зоны максимальные значения биомассы макрозообентоса отмечены на каменистой литорали ($3,4\text{--}6,6\text{ г/м}^2$), минимальные – на песчаной ($0,1\text{--}0,2\text{ г/м}^2$). Инвазионный вид *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing 1899) (Crustacea: Amphipoda) в последние десятилетия успешно натурализовался на всех типах литорали водоема. На каменистом типе биотопа *G. fasciatus* доминирует как по численности, так и по биомассе.

Ключевые слова: макрозообентос, амфиопода *Gmelinoides fasciatus*, литоральная зона, Онежское озеро.

ВВЕДЕНИЕ

Онежское озеро расположено в зоне Европейского Севера России и является вторым по величине пресноводным озером Европы. В естественном состоянии площадь зеркала составляет 9720 км^2 , из которых 250 км^2 приходится на 1500 островов. Онежское озеро относится к крупным холодноводным водоемам умеренной зоны [Онежское озеро. Атлас, 2010].

Специальные исследования проводились в литорали озера – зоне контакта наземного и водного природных комплексов, где происходит основная трансформация аллюхтонных компонентов различного происхождения. Первые сведения о донной фауне литорали водоема были опубликованы С. В. Гердом [1954], Б. М. Александровым [1962] и В. А. Со-

ковой [1969]. В коллективной монографии “Литоральная зона Онежского озера” [1975] Т. Д. Слепухиной впервые приведен систематический обзор и таксономический список фауны бентосных беспозвоночных и дана качественная и количественная характеристика населения основных биотопов литоральной зоны. Подробные сведения о фауне прибрежных каменистых биотопов одного из районов Большого Онего содержатся в работе А. Ф. Алимова с соавт. [Алимов и др., 1982; Биоресурсы Онежского озера, 2008].

В течение вегетационных сезонов 1978 и 1979 гг. на литорали изучение распределения, состава и функционирования донной фауны проводили в Горской губе залива Большое Онего [Слепухина, 1975; Гидробиология Пе-

тразаводской губы, 1980; Алимов и др., 1982; Биоресурсы Онежского озера, 2008]. Кроме того, исследования макрозообентоса литорали Онежского озера проводили в Большой губе Повенецкого залива в 1967 г. [Соколова, 1969], когда были охвачены в основном прибрежные участки, наиболее подверженные загрязнению.

В настоящее время донные сообщества литоральной зоны Онежского озера претерпевают значительные структурные преобразования под натиском так называемого “биологического загрязнения” – инвазии бокоплава байкальского происхождения *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing).

За последние сто лет во всем мире резко возросло число случаев преднамеренной и непреднамеренной интродукции чужеродных видов [Orlova et al., 2006; Panov et al., 2007, 2010; Hulme et al., 2009; Strayer, 2010; Keller et al., 2011]. Несмотря на то что исследования, ассоциированные с деятельностью человека и способствующие обмену видами, существенно активизировались за последние столетия, мы мало знаем о темпах динамики накопления чужеродных видов в разных регионах. Скорость, с которой люди перемещают виды за пределы их естественных ареалов, существенно возросла за последние столетия [Seebens et al., 2017].

Чужеродные виды, согласно конвенции по биоразнообразию, являются второй по значимости угрозой после разрушения мест обитания видов [Алимов и др., 1982; McNeely, 2001; Davis, 2003; Park, 2004; Charles, Dukes, 2007; Molnar et al., 2008; Walther et al., 2009; Schlaepfer et al., 2010]. Процесс проникновения чужеродных видов в водные экосистемы Северо-Запада европейской части РФ в последнее время протекает довольно интенсивно [Курашов и др., 2018; Barashova et al., 2021]. Амфиоподы – одни из самых активных видов-вселенцев, расселяющихся в современных условиях за пределы своих естественных ареалов, что приводит к существенным изменениям в экосистемах-реципиентах [Arbačiauskas, 2002; Jazdzewski, Konopacka, 2002; Berezina, 2007; Grabowski et al., 2007]. Байкальская амфиопода *G. fasciatus* является эврибионтным видом, обладающим высокой экологической пластичностью [Бекман, 1962]. В середине прошлого века этот вид претерпел успешную акклиматизацию

из оз. Байкал в ряд водоемов центральных и северо-западных областей России. Его преднамеренная интродукция проводилась с целью увеличения кормовой базы промысловых рыб [Бекман, 1962; Иоффе, 1968]. Согласно опубликованным данным, ракочий впервые появился в южной части водоема в начале 2000-х годов [Березина, Панов, 2003]. С 2005 г. изучают современное состояние макробентосных сообществ прибрежного мелководья [Биоресурсы Онежского озера, 2008], но только в вегетационный период. В Онежском озере *G. fasciatus* заселил практически все литоральные биотопы, став ключевым компонентом бентоса [Sidorova, Belicheva, 2017]. Во многих публикациях исследовали роль амфиоподы в разовых выездах в течение вегетационного периода, лишь в ходе работы в Петрозаводской губе и Повенецком заливе водоема были изучены сезонные съемки на каменистой прибойной, затишной и илистой литорали [Сидорова, 2013]. Нами впервые в литоральной зоне были запланированы сезонные и межгодовые наблюдения состояния макрозообентоса на разных типах литорали.

Таким образом, цель настоящей работы – изучить макрозообентос на трех типах литорали (прибойной каменистой, прибойной гравийно-песчаной и зарослевой) Онежского озера, а также роль инвазионного вида амфиоподы *G. fasciatus* в сообществе донных организмов водоема-реципиента в сезонном и межгодовом аспекте.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Макрозообентос Онежского озера изучали в прибойной каменисто-песчаной неза-расташающей литорали в Пухтинской бухте в 2013 и 2014 гг. на станции 1 (каменистый биотоп) и на станции 2 (гравийно-песчаный биотоп) (рис. 1). Третья мониторинговая станция в Пиньгубе расположена в прибойной зоне с зарослями высшей водной растительности, здесь пробы были отобраны в 2014 г. На всех мониторинговых станциях в Пухтинской бухте и в Пиньгубе выполнены сезонные съемки в период с мая по октябрь с периодичностью один раз в 14 дней при средней глубине 0,4 м. Сбор гидробиологического материала осуществляли в соответствии с отечественными руководствами [Методические

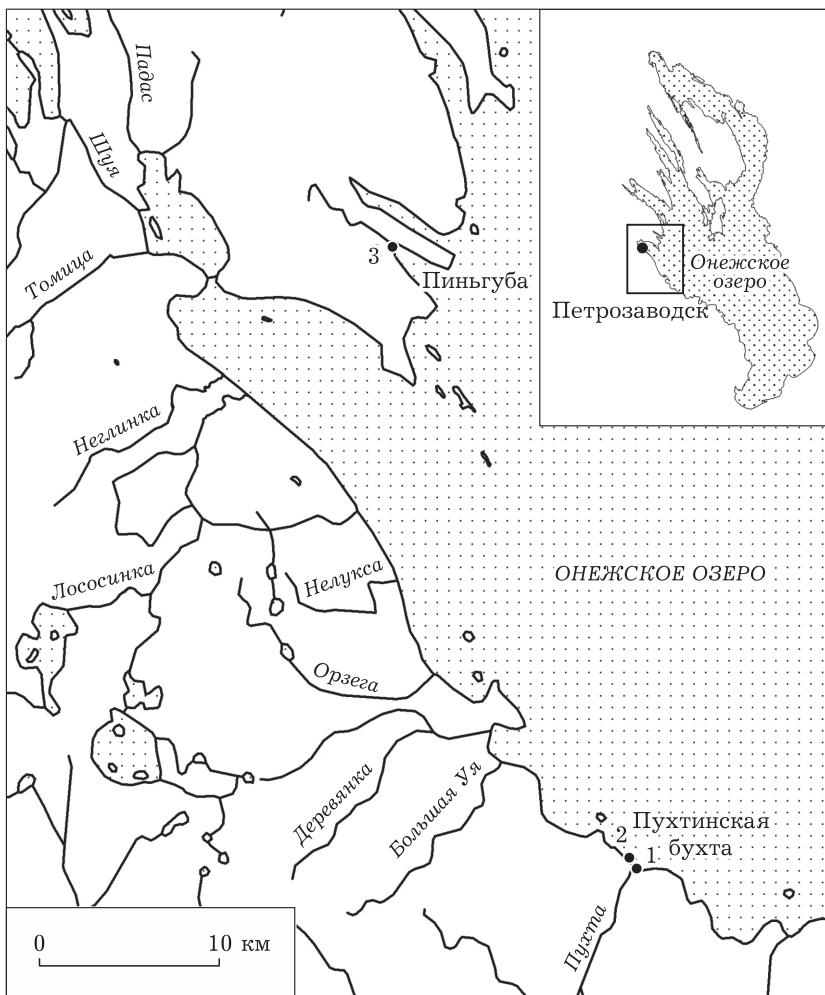


Рис. 1. Карта-схема расположения станций 1–3 отбора проб в Онежском озере

рекомендации..., 1984]. Пробы отбирали модифицированным пробоотборником Панова – Павлова площадью захвата 707 см² и высотой 0,65 м [Панов, Павлов, 1986; Методические рекомендации..., 2005]. Пробоотборник опускали на дно и вращательными движениями заглубляли на 5–10 см в грунт на станции 2 (гравийно-песчаный биотоп) и станции 3 (зарослевый биотоп). На мониторинговой станции 1 (каменистая литораль) пробоотборник заглублялся в месте, где размер камней составлял до 8–10 см, также вращательными движениями заглублялся пробоотборник в дно на 10–12 см. Камни, попадающие в площадь пробоотборника, тщательно обмывались водой, и содержимое переносилось в пробу. Все твердые субстраты вручную переносили из пробоотборника в емкость. Отмывали про-

бу через мельничное сито № 24 (размер ячей 250–275 мкм) и фиксировали в 4%-м растворе формалина. Всего собрано и проанализировано в 2013 г. 23 пробы: на каменистом биотопе (станция 1) – 13, на гравийно-песчаном биотопе (станция 2) – 10. В 2014 г. общее количество обработанных проб составило 33 – по 11 проб на станциях 1, 2 и 3 соответственно. За два года наблюдений отобрано и обработано 55 проб макрообентоса.

Таксономический анализ организмов макрообентоса проводился с помощью микроскопа Микмед-6 (ЛОМО, Россия) в соответствии с определителем [Алексеев, Цалолихин, 2016]. В лаборатории раков измеряли под стереомикроскопом МСП-2(2) (ЛОМО, Россия) с точностью 0,1 мм. Особей *G. fasciatus* взвешивали после сушки на фильтроваль-

ной бумаге с точностью 0,0001 г, используя лабораторные аналитические весы ВЛ-124В (ГОСМЕТР, Россия).

Статистическую обработку данных выполняли согласно опубликованной методике [Ивантер, Коросов, 2010] в лицензированном пакете Microsoft Office Excel 2007 и PAST 4,03.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Прибрежная каменистая литораль Пухтинской бухты Онежского озера (станция 1)

Результаты показали, что на мониторинговой станции 1 в 2013 г. в течение вегетационного сезона средняя численность макрообентоса составила 7,6 тыс. экз./м² при средней биомассе 6,6 г/м². В 2014 г. этот показатель снизился до 2,5 тыс. экз./м² при средней биомассе 3,4 г/м² (табл. 1). Как видно из полученных нами материалов, макрообентос литоральной каменистой зоны озера достаточно разнообразен и представлен основными группами донных беспозвоночных. При далеко не полной видовой обработке в его составе идентифицировано 13 групп различно-

го таксономического ранга в 2013 г., основу которых составляют формы, широко распространенные как в прибрежном мелководье озера в целом, так и в большинстве водоемов Северо-Запада. Наиболее распространенными и многочисленными группами в течение двух лет исследования являлись ракообразные амфиподы (100 % встречаемости), личинки хирономид (82–100 %), малощетинковые черви (82–90 %) и личинки амфибиотических насекомых – поденок (70–82 %), ручейников (64–70 % встречаемости). В 2013 г. отмечена достаточно высокая частота встречаемости брюхоногих моллюсков (80 %) и водных клещей (60 %), в отличие от данных 2014 г., когда данные группы не были обнаружены.

Важно отметить, что для условий данной станции (прибрежная каменистая литораль) доминирующей группой в течение двух лет наблюдений, как по численности (52,1–77,9 % от общей численности), так и по биомассе (85,1–89,5 от общей биомассы), являлись амфиподы, представленные одним видом-вселенцем *G. fasciatus*.

В 2013 г. максимальные значения численности были зафиксированы в конце июня –

Таблица 1
Таксономическая структура и количественные характеристики сообществ макрообентоса на прибрежной каменистой литорали (станция 1) Пухтинской бухты Онежского озера в 2013 и 2014 гг.

Таксон	Численность						Биомасса						2013 2014	
	2013			2014			2013			2014			f, %	
	тыс. экз./м ²	m	%	тыс. экз./м ²	m	%	г/м ²	m	%	г/м ²	m	%		
Amphipoda	5,920	2,438	77,93	1,328	0,322	52,10	5,650	0,603	85,11	3,040	0,628	89,50	100	100
Oligochaeta	0,366	0,129	4,82	0,095	0,038	3,74	0,037	0,016	0,56	0,004	0,002	0,17	90	82
Chironomidae	0,916	0,487	12,06	0,120	0,044	4,70	0,073	0,020	1,10	0,058	0,041	1,76	100	82
Gastropoda	0,101	0,036	1,33	0	0	0	0,714	0,373	10,76	0	0	0	80	0
Hydracarina	0,096	0,040	1,27	0	0	0	0,017	0,008	0,26	0	0	0	60	0
Turbellaria	0,004	0,004	0,06	0	0	0	0,001	0,001	0,01	0	0	0	10	0
Diptera, прочие	0,004	0,003	0,06	0,003	0,002	0,10	0,003	0,002	0,04	<0,01	<0,01	0,01	30	18
Ephemeroptera	0,099	0,034	1,31	0,170	0,097	6,66	0,039	0,013	0,58	0,090	0,039	2,64	70	82
Trichoptera	0,064	0,029	0,84	0,050	0,029	1,97	0,061	0,024	0,92	0,088	0,074	2,60	70	64
Coleoptera	0,013	0,007	0,17	0	0	0	0,009	0,007	0,14	0	0	0	40	0
Hirudinea	0,001	0,001	0,02	0,001	0,001	0,05	0,028	0,028	0,47	<0,01	<0,01	0,01	10	9
Plecoptera	0,003	0,002	0,04	0,005	0,002	0,20	0,002	0,001	0,02	0,010	0,009	0,28	30	36
Hydrozoa	0,008	0,006	0,10	0,777	0,616	30,49	0,005	0,004	0,07	0,107	0,090	3,15	30	64
Всего	7,596	3,216	100,0	2,549	1,151	100,0	6,638	1,099	100,0	3,397	0,883	100,0		

П р и м е ч а н и е. m – стандартная ошибка; f – частота встречаемости.

29 тыс. экз./м² (рис. 2, а), когда основную долю составила группа бокоплавов (26,5 тыс. экз./м²). Амфиопода *G. fasciatus* доминировала по численности в биоценозе, достигая 50–91 % от общей численности всех групп организмов. Исключение составляет период начала августа, когда роль хирономид возросла – 5,5 тыс. экз./м², или 55 %, при общей численности макро-зообентоса 9,2 тыс. экз./м². Минимальные значения численности макро-зообентоса отмечены в конце июля – 1,5 тыс. экз./м², что, возможно, связано с влиянием волн, вызванных северным ветром до 6–10 м/с.

В 2014 г. наибольшие показатели численности достигали 10,1 тыс. экз./м² в конце июля, при этом основной вклад внесла группа *Hydrozoa* – 6,8 тыс. экз./м². В это время доля амфиопод была наименьшей в течение сезона (20 % от общей численности) (рис. 2, б). Минимальные значения численности макро-зоо-

бентоса зафиксированы в середине июля – 0,2 тыс. экз./м².

Максимальная биомасса в 2013 г. в течение вегетационного сезона составила 12,3 г/м² в конце июня, минимальная – 3,6 г/м² – в первой декаде июля (рис. 3, а). В 2014 г. наибольшие значения биомассы отмечены на последней декаде августа, наименьшие – в середине июля, 6,4 г/м² и 0,2 г/м² соответственно (рис. 3, б).

В вегетационные периоды двух лет исследования с середины мая до первой декады октября по биомассе амфиопода *G. fasciatus* играла существенную роль, достигая в 2013 г. 70–100 %, в 2014 г. – 38–100 % от общей биомассы донных гидробионтов.

Сравнение результатов двух съемок по станции 1 в 2013 и 2014 гг. показало снижение количественных показателей литорально-го макро-зообентоса в 2014 г. Отмечалось до-

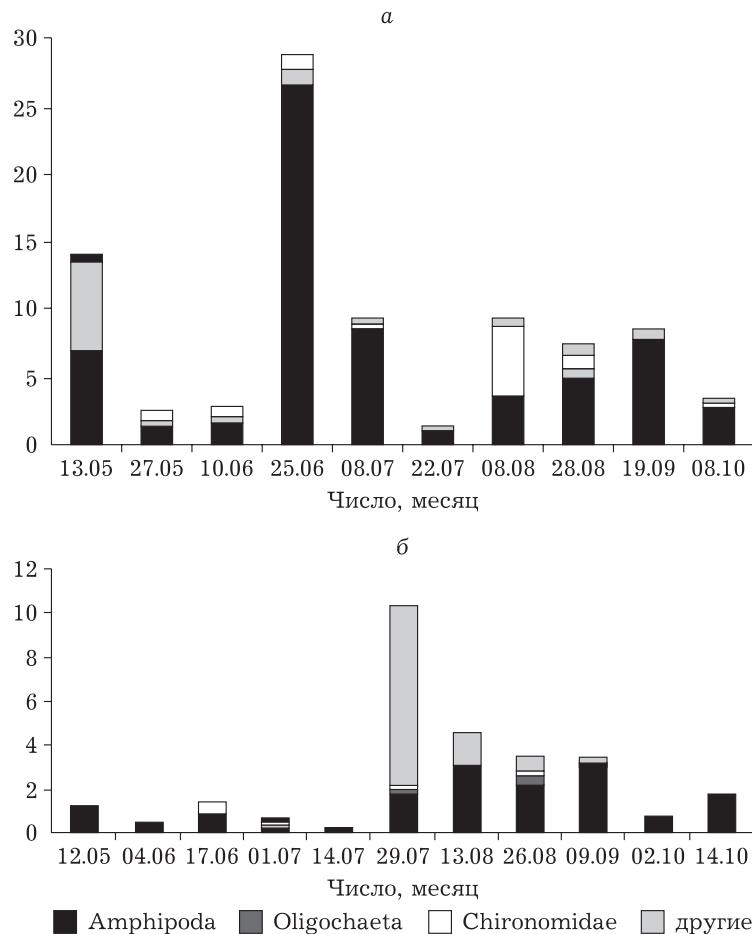


Рис. 2. Численность, тыс. экз./м², основных групп макро-зообентоса на прибрежной каменистой литорали (станция 1) Пухтинской бухты Онежского озера в 2013 (а) и 2014 (б) гг.

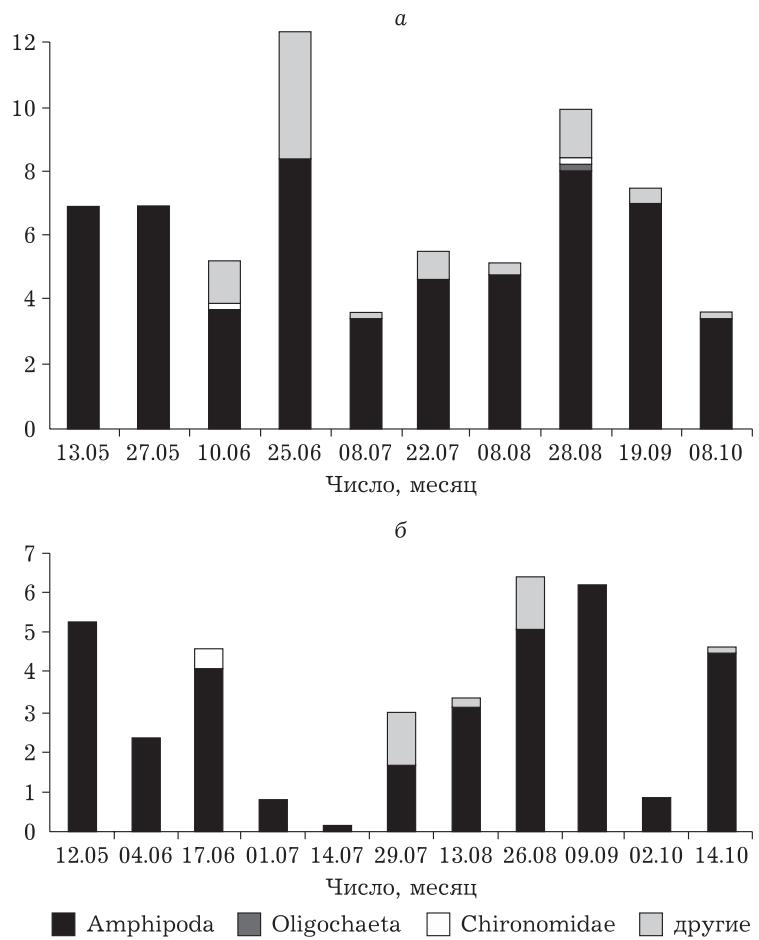


Рис. 3. Биомасса, г/м², основных групп макрозообентоса на прибрежной каменистой литорали (станция 1) Пухтинской бухты Онежского озера в 2013 (а) и 2014 (б) гг.

стоверное уменьшение общей численности и биомассы зообентоса при сравнении двух лет исследования, используя критерий Ман-

на – Уитни (рис. 4). Так, уровень статистической значимости был меньше критического значения 0,05, $p = 0,020$ – при сравнении

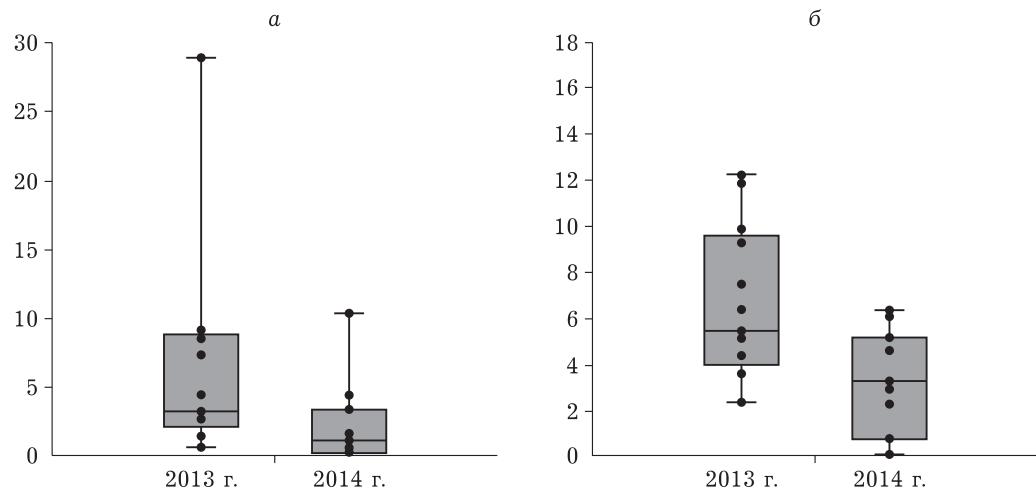


Рис. 4. Динамика изменений численности (а, тыс. экз./м²) и биомассы (б, г/м²) макрозообентоса на прибрежной каменистой литорали Пухтинской бухты Онежского озера (станция 1) в разные годы

численности, и $p = 0,016$ – при сравнении биомассы.

Прибойная гравийно-песчаная литораль Пухтинской бухты Онежского озера (станция 2)

Согласно полученным нами данным, на мониторинговой станции 2 на открытой гравийно-песчаной литорали количественные характеристики макрообентоса были самыми низкими среди изучаемых типов биотопов. Так, в течение двух лет исследований средняя численность донных организмов составила 0,103 тыс. экз./м² в 2013 г. и 0,085 тыс. экз./м² в 2014 г., при средней биомассе 0,202 и 0,081 г/м² соответственно (табл. 2).

Количество групп макрообентоса на данной станции наблюдения также было низким: в 2013 г. – три группы, в 2014 г. – шесть групп. В 2014 г. среди основных групп (амфиоподы, малощетинковые черви и личинки хирономид) обнаружены гидры, личинки двухкрылых (Ceratopogonidae) и жуков. Наиболее распространенной группой в течение двух лет исследования являлась группа амфиопод (45–70 % встречаемости). Бокоплавы были представлены одним видом *G. fasciatus*, который доминировал как по численности (67–93 % от общей численности), так и по биомассе (78–99 % от общей биомассы).

Как показали наблюдения в 2013 и 2014 гг., на открытой песчаной литорали в течение вегетационного сезона динамика численности и биомассы основных групп макрообенто-

са отличается (рис. 5). В 2013 г. максимальные значения численности зафиксированы в конце августа – 0,4 тыс. экз./м² (рис. 5, а), когда основную долю составила группа бокоплавов (96 %). Амфиопода *G. fasciatus* доминировала по численности в биоценозе, достигая 83–100 % от общей численности всех групп организмов. Исключение составляет период начала июля, когда роль хирономид возросла до 32 %, а доля олигохет – до 30 %. В мае и середине июля на данном открытом песчаном биотопе не было обнаружено ни одного организма в пробах.

По биомассе в вегетационный период 2013 г. с середины мая до первой декады октября доминировала амфиопода *G. fasciatus*, достигая 97–100 % от общей биомассы донных гидробионтов (рис. 6, а). В 2014 г. по биомассе инвазионный вид играл существенную роль только в отдельные даты (в конце июля – первой половине августа и в начале сентября). В остальное же время высокий процент по биомассе составляли хирономиды и гидры (рис. 6, б).

Сопоставление результатов двух съемок на станции 2 в 2013 и 2014 гг. показало снижение количественных показателей литорального макрообентоса в 2014 г. Отмечалось недостоверное уменьшение общей численности и биомассы зообентоса при сравнении двух лет исследования, используя критерий Манна – Уитни (рис. 7). Так, уровень статистической значимости был выше критического значения 0,05, $p = 0,972$ – при сравнении численности, и $p = 0,722$ – при сравнении биомассы.

Таблица 2
Таксономическая структура и количественные характеристики сообществ макрообентоса на прибойной песчаной литорали (станция 2) Пухтинской бухты Онежского озера в 2013 и 2014 гг.

Таксон	Численность						Биомасса						2013	2014		
	2013			2014			2013			2014						
	тыс. экз./м ²	<i>m</i>	%	тыс. экз./м ²	<i>m</i>	%	г/м ²	<i>m</i>	%	г/м ²	<i>m</i>	%				
Amphiopoda	0,096	0,045	93	0,057	0,040	67	0,199	0,092	99	0,063	0,043	78	70	45		
Oligochaeta	0,001	0,001	1	0,008	0,004	9	<0,01	<0,01	<1	0,001	<0,01	1	10	36		
Chironomidae	0,006	0,003	6	0,006	0,003	8	0,003	0,002	1	0,001	<0,01	1	30	36		
Hydrozoa	0	0	0	0,010	0,009	12	0	0	0	0,001	0,001	1	0	18		
Diptera, прочие	0	0	0	0,003	0,003	3	0	0	0	<0,01	<0,01	0	0	9		
Coleoptera	0	0	0	0,001	0,001	2	0	0	0	0,015	0,015	19	0	9		
Всего	0,103	0,050	100	0,085	0,059	100	0,202	0,095	100	0,081	0,060	100				

П р и м е ч а н и е. *m* – стандартная ошибка; *f* – частота встречаемости.

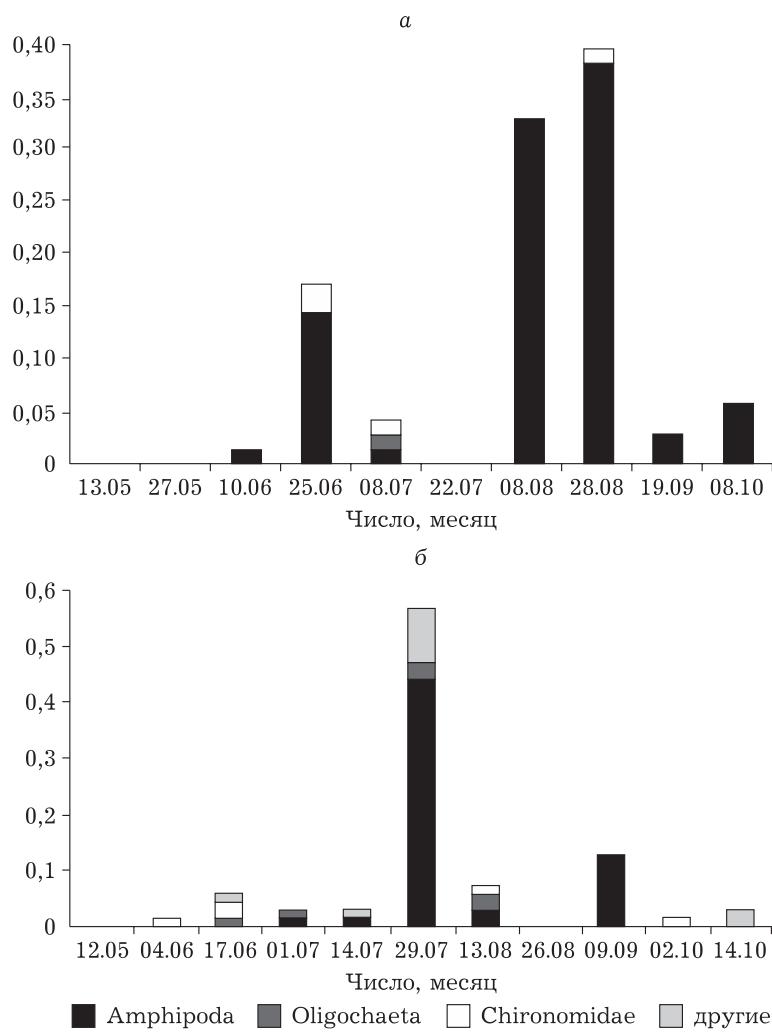


Рис. 5. Численность, тыс. экз./м², основных групп макрозообентоса на прибойной песчаной литорали Пухтинской бухты Онежского озера в 2013 (а) и 2014 (б) гг.

Прибойная зарастающая песчаная литораль в Пиньгубе Онежского озера (станция 3)

Исследования, проведенные в Пиньгубе Онежского озера в 2014 г. на песчаной зарастающей литорали, показали, что средняя численность макрозообентоса составила 2,7 тыс. экз./м² при средней биомассе 4,8 г/м² (табл. 3).

Макрозообентос литоральной зарастающей песчаной зоны Онежского озера является самым разнообразным и представлен 16 группами различного таксономического ранга. Наиболее распространенными и многочисленными являлись ракообразные (100 % встречаемости), личинки хирономид (100 %), малощетинковые черви (100 %), личинки дву-

крылых (100 %, главным образом Ceratopogonidae), личинки амфибиотических насекомых – поденок (82 %), ручейников (82 %), жуков (82 %) и двустворчатых моллюсков (82 % встречаемости). В отличие от других изученных типов биотопов отмечены следующие группы: стрекозы, клопы и равноногие ракообразные.

Максимальные значения численности зафиксированы в середине июня – 12 тыс. экз./м² (рис. 8, а), когда основную долю составила группа бокоплавов (от 40–85 % от общей численности). В течение периода исследования на данной станции имели существенную роль, как по численности, так и по биомассе, хирономиды и двустворчатые моллюски (см. рис. 8).

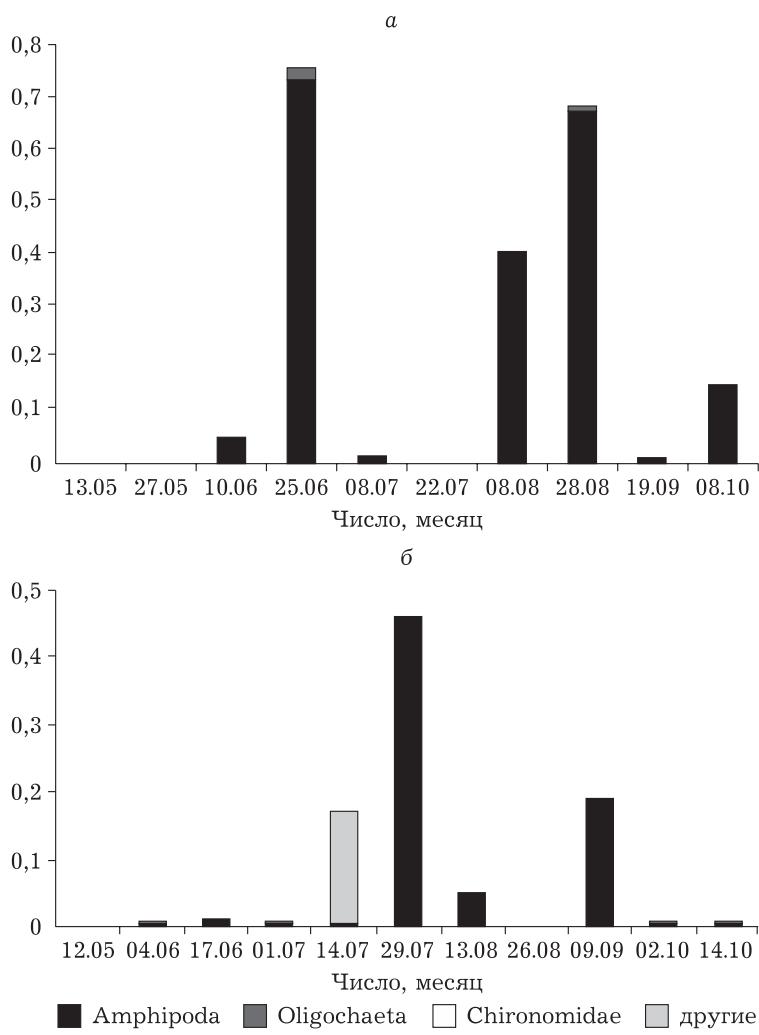


Рис. 6. Биомасса (г/м²) основных групп макрозообентоса прибрежной песчаной литорали Пухтинской бухты Онежского озера в 2013 (а) и 2014 (б) гг.

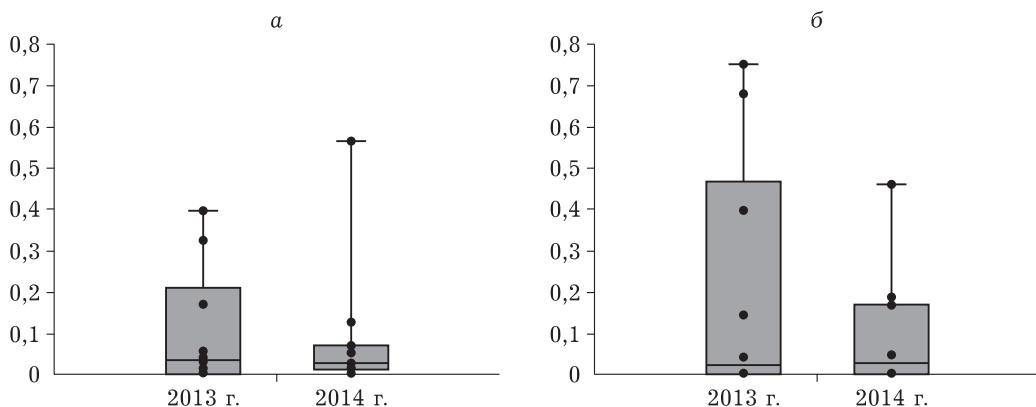


Рис. 7. Динамика изменений численности (а, тыс. экз./м²) и биомассы (б, г/м²) макрозообентоса на прибрежной гравийно-песчаной литорали Пухтинской бухты Онежского озера (станция 2) в разные годы

Таблица 3

Таксономическая структура и количественные характеристики сообществ макрообентоса на прибойной зарастающей песчаной литорали (станция 3) в Пиньгубе Онежского озера в 2014 г.

Таксон	Численность			Биомасса			$f, \%$
	тыс. экз./м ²	m	%	г/м ²	m	%	
Amphipoda	1,201	0,545	44,6	2,217	0,951	46,6	100
Oligochaeta	0,295	0,243	10,9	0,100	0,047	2,1	100
Chironomidae	0,703	0,280	26,1	0,620	0,255	13,0	100
Bivalvia	0,075	0,024	2,8	0,163	0,057	3,4	82
Gastropoda	0,005	0,003	0,2	0,208	0,206	4,4	45
Hydracarina	0,003	0,003	0,1	< 0,01	< 0,01	0,0	27
Diptera, прочие	0,117	0,044	4,4	0,073	0,033	1,5	100
Ephemeroptera	0,010	0,003	0,4	0,109	0,103	2,3	82
Trichoptera	0,010	0,004	0,4	0,001	< 0,01	0,0	82
Coleoptera	0,008	0,003	0,3	0,002	0,001	0,0	82
Hirudinea	0,018	0,010	0,7	0,916	0,653	19,2	55
Plecoptera	0,004	0,003	0,1	< 0,01	< 0,01	0,0	18
Hydrozoa	0,100	0,100	3,7	0,013	0,013	0,3	36
Heteroptera	0,090	0,090	3,3	0,024	0,024	0,5	45
Isopoda	0,001	0,001	0,0	0,018	0,018	0,4	9
Odonata	0,051	0,050	1,9	0,296	0,296	6,2	36
Всего	2,692	1,406	100,0	4,759	2,657	100,0	

П р и м е ч а н и е. m – стандартная ошибка; f – частота встречаемости.

ОБСУЖДЕНИЕ

В целом полученные нами данные по сезонной динамике макрообентоса подтверждают результаты разовых наблюдений на литорали Онежского озера в 2006 г. А. В. Рябинкина, Т. Н. Поляковой [2008] – максимальные значения биомассы отмечены на каменистой литорали (3,4–6,6 г/м²), минимальные – на песчаной (0,1–0,2 г/м²).

Можно отметить, что изменения количественного развития макрообентоса могут быть связаны с комплексом гидрометеорологических условий каждого года. На станции 1 сравнение температуры воды за два года в период исследования (со второй декады мая – середина октября) показало, что в 2013 г. средняя температура равнялась $14,9 \pm 1,3$ °С. Самым холодным был 2014 г. в этот же период ($12,7 \pm 1,6$ °С). На прибойной гравийно-песчаной литорали Пухтинской бухты Онежского озера (станция 2) в 2013 г. средняя температура воды была $14,9 \pm 1,4$ °С, в 2014 г. – ниже $12,7 \pm 1,6$ °С. В 2014 г. на прибойной зарастающей песчаной литорали

в Пиньгубе Онежского озера средняя температура воды составляла $14,3 \pm 1,5$ °С.

Из числа ракообразных макрообентоса в литоральной зоне Онежского озера обитают три вида. *Asellus aquaticus* L. – представитель отряда Isopoda, при сравнительно невысоких средних количественных показателях (1 экз./м² и 0,18 мг/м²) редко встречается в зарослевом биотопе. Аборигенный бокоплав *Gammarus lacustris* Sars не был нами обнаружен на изученных местообитаниях. Массовым видом в прибрежном мелководье озера на каменистых и зарослевых биоценозах в настоящее время является инвазионный бокоплав *G. fasciatus* ($f > 100\%$). По данным Н. А. Березиной [2004], при попадании вида вселенца в новые для него условия, где отсутствует естественное ограничение его расселения и нет хищников, паразитов и конкуренции, создается идеальная ситуация для роста численности (или биомассы). Сначала это происходит незаметно и медленно, затем становится быстрым, что может привести к популяционному взрыву. При отсутствии ограничений со сторо-

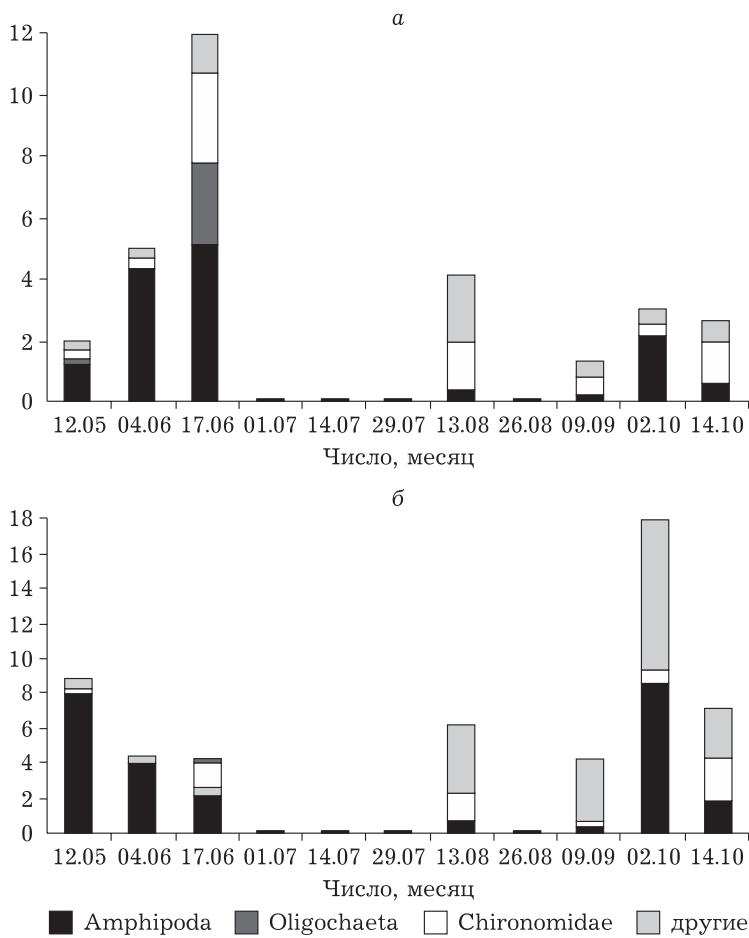


Рис. 8. Численность (а, тыс. экз./м²) и биомасса (б, г/м²) основных групп макрообентоса на прибрежной застраивающей песчаной литорали в Пиньгубе Онежского озера в 2014 г.

ны условий среды такой рост может продолжаться неограниченно долго. Как правило, в природе на определенном этапе наращивания численности видом возникает лимитирование теми или иными факторами среды. Это приводит к замедлению роста численности (или биомассы), достижению верхнего предела и дальнейшему поддержанию этих показателей примерно на одном уровне. Для большинства видов амфипод характерен именно такой вид наращивания численности в новых местообитаниях. Отличительные особенности *G. fasciatus* – короткий жизненный цикл, высокая плодовитость, широкая экологическая пластиичность – позволили ему быстро расселиться по водоему и включиться в экосистемные процессы трансформации вещества и энергии [Рябинкин, Полякова, 2008].

Полученные нами результаты по количественным показателям макрообентоса

Онежского озера согласуются с результатами Т. Д. Слепухиной [1975], автор указывает, что наивысший уровень развития бентоса без макрофитов наблюдали на валунах и камнях литорали Онежского озера. В данном биотопе складываются положительные стороны прибрежности: повышенная аэрация, постоянная смена воды, растительная пища в виде водорослей обрастианий. В то же время здесь не проявляется отрицательная сторона динамики водных масс, а именно подвижность опорного субстрата.

Доминирование на каменистой литорали *G. fasciatus* в Онежском озере согласуется с ситуацией на литорали в Псковско-Чудском озере, куда данный вид был завезен вместе с *Gammarus lacustris* для повышения продуктивности водоема. На гравийном типе биотопа средняя численность *G. fasciatus* достигала 3,1 тыс. экз./м² и 43–78 % от общей

численности макрообентоса в 2002–2006 гг. [Кангур и др., 2012].

По литературным данным зообентос в прибрежной песчаной литорали является бедным и в условиях Псковско-Чудского озера [Кангур и др., 2012]. Согласно наблюдениям Т. Д. Слепухиной [1975], отрицательным фактором для песчаного биотопа является динамика водных масс, обуславливающая подвижность песков, здесь часто отсутствуют организмы с нежными покровами тела, чувствительные к механическому воздействию волн (олигохеты). Для песков литорали Онежского озера Б. М. Александров [1962] указывает средние биомассы бентоса 0,05–0,3 г/м², Т. Д. Слепухина [1975] – 0,3 г/м².

Как известно, высшая водная растительность положительно действует на видовое богатство и обилие донных животных [Schmieder, 2004]. Животные могут успешно скрываться от рыб среди растений, особенно между корнями [Кангур и др., 2012]. Благодаря разложению растений в зарослях постоянно возникает новый детрит, необходимый для питания беспозвоночных животных. Здесь они защищены и от волнения [Распопов и др., 1990].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В целом, максимальные значения биомассы отмечены на каменистой литорали (3,4–6,6 г/м²), минимальные – на песчаной (0,1–0,2 г/м²). В структуре сообществ во всех типах литоральных местообитаний играет существенную роль инвазионный вид *G. fasciatus*. Доминирует вид-вселенец как по численности, так и по биомассе на каменистом типе биотопа.

Пока трудно сказать, на какой фазе роста количественных характеристик находится инвазионный вид, и будут ли эти характеристики возрастать в ближайшие годы. Однако уже сейчас, прочно войдя в состав донных сообществ, байкальский бокоплав существенно изменил их структурные характеристики и стал доминирующим видом на многих типах озерной литорали.

Благодарности

Автор сердечно благодарит свою наставницу [Т. Н. Полякову] за плодотворное обсуждение материала.

Вклад авторов

Работа полностью выполнена автором А. И. Сидоровой.

Финансирование

Работа выполнена в рамках Государственного задания Института водных проблем Севера КарНЦ РАН.

Соблюдение этических стандартов

Настоящая статья не содержит описания выполненных автором исследований с участием людей или использованием животных в качестве объектов.

Конфликт интересов

Автор заявляет, что какой-либо конфликт интересов отсутствует.

ЛИТЕРАТУРА

- Александров Б. М. О донной фауне озер Карелии и ее кормовом значении для рыб // Биология внутренних водоемов Прибалтики. М.; Л., Изд-во АН СССР, 1962. С. 128–131.
- Алексеев В. А., Цалолихин С. Я. (ред.). Определитель зоопланктона и зообентоса пресных вод Европейской России. Т. 2. Зообентос. М.; СПб.: Т-во науч. изд. КМК, 2016. 457 с.
- Алимов А. Ф., Финогенова Н. П., Балушкина Е. В. и др. Продуктивность бентоса // Лимнологические исследования на заливе Онежского озера Большое Онего. Л.: ЗИН АН СССР, 1982. С. 170–199.
- Бекман М. Ю. Экология и продукция *Micriuporus possol-sii* Sow. и *Gmelinoides fasciatus* Stebb. // Тр. Лимнол. ин-та СО АН СССР. 1962. Т. 2, ч. 1. С. 141–155.
- Березина Н. А. Причины, особенности и последствия распространения чужеродных видов амфиопод в водных экосистемах Европы // Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2004. С. 254–268.
- Березина Н. А., Панов В. Е. Вселение байкальской амфиоподы *Gmelinoides fasciatus* (Amphipoda, Crustacea) в Онежское озеро // Зоол. журн. 2003. Т. 82, № 6. С. 731–734.
- Биоресурсы Онежского озера / отв. ред. В. И. Кухарев, А. А. Лукин. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2008. 272 с.
- Герд С. В. Биоценозы нижней литорали озер Карелии и их значение в питании рыб // Проблемы гидробиологии внутренних вод. Вып. 2. М.; Л., 1954. С. 161–171.
- Гидробиология Петрозаводской губы / под ред. И. И. Иванова, И. В. Помазовской. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР, 1980. 182 с.
- Ивантер Э. В., Коросов А. В. Элементарная биометрия. Петрозаводск, 2010. 104 с.
- Иоффе Ц. И. Обзор выполненных работ по акклиматизации кормовых беспозвоночных для рыб в водохранилищах // Изв. ГосНИОРХ. 1968. Т. 67. С. 7–29.
- Кангур К., Тимм Т., Тимм Х., Мялтон Э., Кумари М., Мельник М. Донная фауна (зообентос) // Псковско-Чудское озеро. Тарту, 2012. С. 306–333.
- Курашов Е. А., Барбашова М. А., Дудакова Д. С., Капустина Л. Л., Митрукова Г. Г., Русанов А. Г., Алешина Д. Г., Иофина И. В., Протопопова Е. В., Родионова Н. В., Трифонова М. С. Экосистема Ладожского озера: современное состояние и тенденции ее изменения в конце XX – начале XXI в. // Биосфера.

2018. Т. 10, № 2. С. 65–121. doi: 10.24855/BIOSFERA. V10I2.439
- Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при ведении мониторинга биологического загрязнения на Финском заливе / под ред. А. Ф. Алимова, Т. М. Флоринской. СПб., 2005. 68 с.
- Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресноводных водоемах. Зообентос и его продукция. Л., 1984. 52 с.
- Онежское озеро. Атлас / отв. ред. Н. Н. Филатов. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2010. 151 с.
- Панов В. Е., Павлов А. М. Методика количественного учета водных беспозвоночных в зарослях камыша и тростника // Гидробиол. журн. 1986. Т. 22, № 6. С. 87–88.
- Распопов И. М., Воронцов Ф. Ф., Слепухина Т. Д., Доценко О. Н., Рычкова М. А. Роль волнения в формировании бентоса больших озер. Л.: Наука. Ленинград, отд-ние, 1990. 112 с.
- Рябинкин А. В., Полякова Т. Н. Макрообентос озера и его роль в питании рыб // Биоресурсы Онежского озера. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2008. С. 67–91.
- Сидорова А. И. Структурно-функциональные характеристики популяции байкальского вицеленца *Gmelinoides fasciatus* Stebbing (Crustacea: Amphipoda) на северной границе ареала (Онежское озеро): автореф. ... канд. биол. наук. Петрозаводск, 2013. 25 с.
- Слепухина Т. Д. Зообентос литорали Онежского озера // Литоральная зона Онежского озера. Л.: Наука. Ленинград, отд-ние, 1975. С. 169–182.
- Соколова В. А. Исследования бентоса литорали Большой губы Повенецкого залива // Предварительные результаты работ комплексной экспедиции по исследованию Онежского озера. Петрозаводск: Изд-во "Карелия". 1969. Вып. 4. С. 101–105.
- Arbačiauskas K. Ponto-Caspian amphipods and mysids in the inland waters of Lithuania: history of introduction, current distribution and relations with native malacostracan // Invasive aquatic species of Europe – Distribution, impacts and management / Eds. E. Leppäkoski, S. Gollasch, S. Olenin. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 2002. P. 104–115. https://doi.org/10.1007/978-94-015-9956-6_11
- Barashova M. A., Trifonova M. S., Kurashov E. A. Features of the spatial distribution of invasive amphipod species in the littoral of Lake Ladoga // Russian Journal of Biological Invasions. 2021. Vol. 12 (2). P. 136–147. <https://doi.org/10.1134/S20751172102003X>
- Berezina N. A. Invasions of alien amphipods (Amphipoda: Gammaridae) in aquatic ecosystems of North-Western Russia: pathways and consequences // Hydrobiologia. 2007. Vol. 590. P. 15–19. <https://doi.org/10.1007/s10750-007-0753-z>
- Charles H., Dukes J. S. Impacts of Invasive Species on Ecosystem Services / Eds Nentwig. Biological Invasions // Ecol. Stud. 2007. Vol. 193. P. 217–237.
- Davis M. A. Biotic Globalization: Does competition from introduced species threaten Biodiversity? // BioScience. 2003. Vol. 53. P. 481–489.
- Grabowski M., Jaźdżewski K., Konopacka A. Alien Crustacea in Polish waters – Amphipoda // Aquatic Invasions. 2007. Vol. 2 (1). P. 25–38. <https://doi.org/10.3391/ai.2007.2.1.3>
- Hulme P. E., Pyšek P., Nentwig W., Vilà M. Will threat of biological invasions unite the European Union? // Science. 2009. Vol. 324. P. 40–41. <https://doi.org/10.1126/science.1171111>
- Jazdzewski K., Konopacka A. Invasive Ponto-Caspian species in waters of the Vistula and Oder basins and the southern Baltic Sea // Invasive aquatic species of Europe. Distribution, impacts and management / Eds.: E. Leppäkoski, S. Olenin, S. Golasch Dordrecht. Boston and London: Kluwer Academic Publishers, 2002. P. 384–398. https://doi.org/10.1007/978-94-015-9956-6_39
- Keller R. P., Geist J., Jeschke J. M., Kühn I. Invasive species in Europe: ecology, status, and policy // Environmental Sci. Europe. 2011. Vol. 23. P. 1–17.
- McNeely J. Invasive species: a costly catastrophe for native biodiversity // Land Use and Water Resources Research. 2001. Vol. 1. P. 1–10.
- Molnar J. L., Gamboa R. L., Revenga C., Spalding M. D. Assessing the global threat of invasive species to marine biodiversity. Marine invasive species // The Ecol. Soc. Amer. 2008. P. 1–34.
- Orlova M. I., Telesh I. V., Berezina N. A., Antsulevich A. E., Maximov A. A., Litvinchuk L. F. Effects of nonindigenous species on diversity and community functioning in the eastern Gulf of Finland (Baltic Sea) // Helgoland Mar. Res. 2006. Vol. 2. P. 98–105.
- Panov V. E., Alexandrov B., Arbačiauskas K., Binimelis R., Copp G. H., Grabowski M., Lucy F., Leuven R. S. E. W., Nehring S., Paunović M., Semenchenko V., Son M. O. Risk Assessment of Aquatic Invasive Species Introductions via European Inland Waterways / Eds.: J. Settele, L. Penev, T. Georgiev, R. Grabaum, V. Grobelnik, V. Hammen, S. Klotz, M. Kotarac, I. Kuhn // Atlas of Biodiversity Risk. 2010. P. 140–143.
- Panov V. E., Dgebuaadze Y. Y., Shiganova T. A., Filipov A. A., Minchin D. A risk assessment of biological invasions: inland waterways of Europe – the northern invasion corridor case study. Freshwater bioinvaders: profiles, distribution, and threats. Invading Nature // Springer Series in Invasion Ecology. 2007. Vol. 2. P. 639–656.
- Park K. Assessment and Management of Invasive Alien Predators // Ecol. Society. 2004. Vol. 9, N 2. P. 1–12.
- Schlaepfer M. A., Sax D. F., Olden J. D. The Potential Conservation Value of Non-Native Species // Conservat. Biol. 2010. Vol. 25. P. 428–437.
- Schmieder K. European lake shores in danger – concepts for a sustainable development // Limnologic. 2004. Vol. 34. P. 3–14.
- Seebens H., Blackburn T. M., Dyer E. E., Genovesi P. et al. No saturation in the accumulation of alien species worldwide / Nat. Commun. 2017. Vol. 8, N 1. 14435. <https://doi.org/10.1038/ncomms14435>
- Sidorova A., Belicheva L. Distribution and population structure of the invasive amphipod *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing) in Lake Onego // Environment. Technology. Resources, Rezekne, Latvia Proceedings of the 11th International Scientific and Practical Conference. Vol. 2017. I. P. 259–264.
- Strayer D. L. Alien species in fresh water: ecological effects, interactions with other stressors, and prospects for the future // Freshwater Biol. 2010. Vol. 55 (Suppl. 1). P. 152–174.
- Walther G. R., Roques A., Hulme P. E., Sykes M. T., Pyšek P., Kühn I., Zobel M., Bacher S., Botta-Dukát Z., Bugmann H., Czúcz B., Dauber J., Hickler T., Jarosík V., Kenis M., Klotz S., Minchin D., Moora M.,

Nentwig W., Ott J., Panov V. E., Reineking B., Robinet C., Semenchenko V., Solarz W., Thuiller W., Vilà M., Vohland K., Settele J. Alien species in a warmer

world – risks and opportunities // Trends in Ecol. Evolut. 2009. Vol. 24. P. 686–693.

The macrozoobenthos in different types of littoral zone of Lake Onego

A. I. SIDOROVA

*Northern Water Problems Institute KarRC RAS
50, Aleksandra Nevskogo av., Petrozavodsk, 185030, Russia
E-mail: bolt-nastya@yandex.ru*

The results of studies of bottom biocenoses in three types of littoral zone (rocky biotope, gravel-sand biotope and surf zone with thickets of higher aquatic vegetation) of Lake Onego in 2013 and 2014 are presented. Our results show that among the three types of coastal zone, the maximum values of macrozoobenthos biomass were noted in the rocky littoral zone (3.4–6.6 g/m²), the minimum values in the sandy zone (0.1–0.2 g/m²). The invasive species *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing 1899) (CRUSTACEA: AMPHIPODA) has successfully naturalized in all types of littoral zones of the reservoir in recent decades. On the rocky type of biotope, *G. fasciatus* dominates both in numbers and biomass.

Key words: macrozoobenthos, amphipod, *Gmelinoides fasciatus*, littoral zone, Onego Lake.