

ВИДЫ-ВСЕЛЕНЦЫ МАКРОЗООБЕНТОСА ГОРЬКОВСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

© 2026 Белова А.П.*, Пряничникова Е.Г.

Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, пос. Борок, Ярославская область, 152742, Россия
e-mail: *belova_nastya_7@mail.ru

Поступила в редакцию 25.02.2026. После доработки 09.05.2026. Принята к публикации 28.05.2026

В 2021–2023 гг. изучены таксономический состав и обилие видов-вселенцев макрозообентоса Горьковского водохранилища. Всего в донных сообществах зарегистрировано 10 чужеродных видов. Впервые для данного водоёма отмечена амфипода *Dikerogammarus villosus* (Sowinsky, 1894). Основу численности и биомассы вселенцев формировали двустворчатые моллюски *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771) и *D. bugensis* (Andrusov, 1897), а также полихета *Hypania invalida* (Grube, 1860), ассоциированная с биоценозом дрейссенид. В речной части водохранилища обилие видов-вселенцев было значительно выше, чем в озёрной. Отмечено увеличение численности двустворчатых моллюсков *Corbicula fluminea* (Müller, 1774) и брюхоногих моллюсков *Lithoglyphus naticoides* (Pfeiffer, 1828) в сравнении с ранними исследованиями. Полученные результаты свидетельствуют о значительной роли чужеродных видов в формировании донных сообществ Горьковского водохранилища и необходимости дальнейшего мониторинга их распространения.

Ключевые слова: Верхняя Волга, чужеродные виды, зообентос, *Dikerogammarus villosus*.

DOI: 10.35885/1996-1499-19-2-02-16

Введение

Горьковское водохранилище – одно из крупнейших водохранилищ Верхней Волги, созданное в 1955–1957 гг. [Волга и её жизнь, 1978]. Оно относится к числу наибольших искусственных водоёмов европейской части России и играет ключевую роль в поддержании водного баланса региона и сохранении экосистем бассейна р. Волга. Под воздействием климатических изменений водохранилище становится уязвимым для проникновения чужеродных видов [Лазарева и др., 2018]. Большинство чужеродных видов в рассматриваемом водоёме является представителями Понто-Каспийской фауны [Мордухай-Болтовской, 1960].

История изучения видов-вселенцев в Горьковском водохранилище начинается с первых работ, выполненных в период его заполнения [Мордухай-Болтовской, 1961; Луферов, 1966]. Изучаемый водоём представляет собой нарушенную экосистему, и вселенцы, обладая широкой экологической пластичностью и высоким адаптационным потенциалом, легко внедряются в неё и занимают новые и свободные экологические ниши [Волга и её жизнь, 1978; Impact

of biological..., 2017]. В исследованиях, проведённых в последующие годы, отмечены изменения в видовом составе и обилии чужеродной фауны [Митропольский, 1978; Волков, 1978; Волга и её жизнь, 1978; Перова, 1992; Orlova et al., 2000; Перова, Щербина, 2002, 2003; Перова и др., 2018а, 2018б; Курина, Селезнёв, 2019]. Несмотря на это, многие современные данные остаются фрагментарными.

Вселение новых видов ведёт к изменению среды обитания и перестройке трофической сети, оказывая негативное влияние на местные природные сообщества и сокращая разнообразие аборигенной фауны [Leuven et al., 2009]. Появление нового обширного массива данных, собранных в 2021–2023 гг., делает необходимым уточнение современного состава вселенцев и комплексную оценку их роли в формировании структуры бентоса в условиях продолжающихся изменений экосистемы.

Материалы и методы

Материалом для данной работы послужили пробы макрозообентоса, собранные на 18 станциях русловой зоны Горьковского водохранилища в июле 2021–2023 гг. (рис. 1).

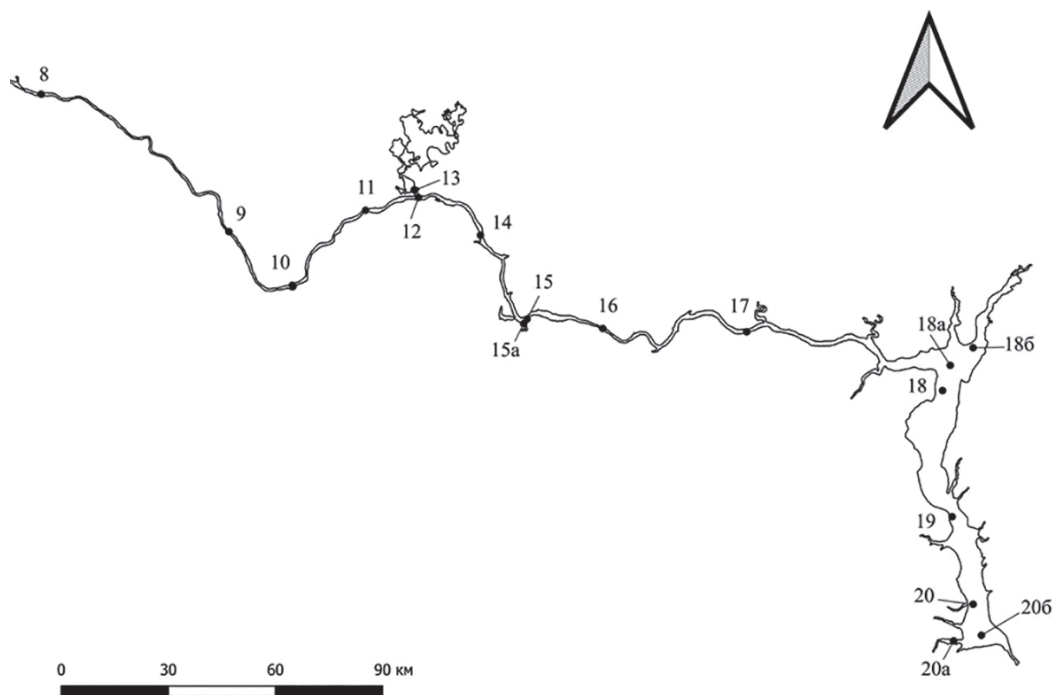


Рис. 1. Карта-схема отбора проб в Горьковском водохранилище: 8 – Рыбинск (Кобаево); 9 – Толга; 10 – Туношна; 11 – Красный Профинтерн; 12 – Сизема; 13 – Костромское расширение; 14 – ниже г. Кострома; полуразрез: 15 – Волгореченск, 15а – р. Шача (лодочная станция); 16 – Ниже г. Плѣс; 17 – ниже г. Кинешма; разрез: 18 – Юрьевец, 18а – центр разлива, 18б – Против устья Унжи; 19 – Пучеж; разрез: 20 – Чкаловск, 20а – Против устья р. Юг, 20б – Волга против плотины.

Таблица 1. Координаты станций обнаружения чужеродных видов

№ станции	Координаты
8. Рыбинск (Кобаево)	58° 02.260' N, 38° 56.680' E
9. Ниже г. Тутаев или выше г. Ярославль (Толга)	57° 41.760' N, 39° 49.260' E
10. Ниже г. Ярославль (Туношна)	57° 33.700' N, 40° 07.010' E
11. Красный Профинтерн	57° 44.960' N, 40° 27.510' E
12. Сизема	57° 46.870' N, 40° 42.300' E
13. Костромское расширение	57° 48.010' N, 40° 41.100' E
14. Ниже г. Кострома	57° 41.220' N, 40° 59.660' E
15. Волгореченск	57° 28.618' N, 41° 12.704' E
15а. р. Шача (лодочная станция)	57° 27.899' N, 41° 11.713' E
16. Ниже г. Плѣс	57° 27.200' N, 41° 33.870' E
20. Чкаловск	56° 45.216' N, 43° 17.572' E
20а. Против устья р. Юг	56° 39.582' N, 43° 12.139' E

Отбор производили посредством дночерпателя ДАК–250 с площадью захвата 1/40 м² по одному подъѐму грунта на каждой станции и ДАК–100 с площадью захвата 1/100 м² по два подъѐма грунта на лодочной станции. Глубина варьировала от 3 до 16 м в речной части и от 5 до 20 м в озѣрной. Грунты в речной части (ст. 8–17) представлены песками разной степени заиленности и ракушечником, а в озѣрной (ст. 18–20б) – преимущественно серым илом. Камеральную и статистическую обработку собранного материала проводили по методике, принятой в ИБВВ РАН [Методика..., 1975; Методы..., 2024]. Всего было исследовано 48 проб, из которых 31 проба относилась к речной части, 17 – к озѣрной. Чужеродные виды отмечены в 27 пробах на 12 станциях (табл. 1).

Результаты

Всего в 2021–2023 гг. в макрозообентосе Горьковского водохранилища выявлено 93 низших определяемых таксона (НОТ), из них 10 видов-вселенцев: четыре вида моллюсков, по два – ракообразных и олигохет, по одному – полихет и пиявок. Большая их

часть – представители Понто-Каспийского региона.

В донных сообществах зарегистрированы три вида двустворчатых моллюсков – *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771), *D. bugensis* (Andrusov, 1897), *Corbicula fluminea* (Müller, 1774) и один вид брюхоногих – *Lithoglyphus naticoides* (Pfeiffer, 1828) (табл. 2). Наиболее распространённый вид – *Dreissena polymorpha*. Этот моллюск в водохранилище выявлен на глубинах от 3 до 16 м, и его встречаемость в речном участке составляла 45%, а в озёрном – 12%. В большинстве случаев на глубинах от 5 до 16 м совместно с *D. polymorpha* отмечен близкородственный вид *D. bugensis*.

Ещё один представитель двустворчатых моллюсков – *Corbicula fluminea* был встречен только вблизи Костромской ГРЭС, аналогично данным предыдущих исследований [Перова и др., 2018а; Pryanichnikova et al., 2019; Voroshilova et al., 2021]. Данный вид зафиксирован на глубинах 3–4 м на песчаных илах. Несмотря на недавнее вселение в водоём (табл. 4), к 2021 г. численность популяции корбикулы увеличилась с 20 до 400 экз/м², а биомасса – с 1.62 до 1665.00 г/м².

Брюхоногий моллюск *Lithoglyphus naticoides* зарегистрирован на шести станциях речной части водохранилища на глубинах от 4 до 14 м. Максимальные показатели обилия этого вида отмечены на песчаных грунтах (280 экз/м² и 15.12 г/м²), а также на ракушечнике, в биоценозе *D. polymorpha* (720 экз/м² и 29.44 г/м²).

Из полихет в Горьковском водохранилище нами отмечен только один вид – *Hypania invalida* (Grube, 1860). Этот вселенец выявлен на семи станциях речной части водохранилища на глубинах 4–16 м. В основном вид отмечен в био- и танатоценозе дрейссенид, хотя иногда его встречали и на заиленных песках и серых илах. В период исследования максимальные показатели обилия наблюдались на заиленном ракушечнике с преобладанием *D. polymorpha* (см. табл. 2). Полихета *Hypaniola kowalewskii* (Grimm, 1877), отмеченная ранее [Курина, Селезнёв, 2019], в период проведения исследования нами не выявлена.

Олигохеты-вселенцы в нашем исследовании представлены двумя видами: *Potamothrix vej dovskyi* (Hrabě, 1941) и *Psammoryctides moravicus* Hrabě, 1934. Они были обнаружены в 2021 г. и только в речной части (см. табл. 2). *P. vej dovskyi* зарегистрирован на ст. Рыбинск (Копяево) на глубине 7 м, а *P. moravicus* – на трёх станциях: Рыбинск (Копяево), ниже г. Кострома и Волгореченск, на глубинах 6–7 и 14 м. Оба представителя в качестве грунта предпочитали био- и танатоценоз дрейссены, однако показатели обилия оставались достаточно низкими (см. табл. 2). Один из недавно выявленных вселенцев – олигохета *Quistadrilus multisetosus* (Smith, 1900) [Перова и др., 2018б] нами не был отмечен.

Archaeobdella esmonti Grimm, 1876 за три года изучения бентоса Горьковского водохранилища был единственным представителем класса пиявок (см. табл. 2). Данный вид был встречен в речной части на шести станциях на глубинах 6–16 м, преимущественно в био- и танатоценозах дрейссенид, и иногда на песчаных грунтах. В 2021 г. она зарегистрирована в озёрной зоне на глубине 7 м на серых илах. Максимальные показатели численности и биомассы зафиксированы в биоценозе дрейссенид с преобладанием *D. polymorpha* (см. табл. 2). *Caspiobdella fadejewi* (Epstein, 1961) [Перова, Щербина, 2002] нами не была выявлена.

Среди вселенцев-амфипод отмечено только два вида: *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing, 1899) и *Dikerogammarus villosus* Eichwald, 1841. Первый вид зафиксирован возле ст. Рыбинск (Копяево) и ст. ниже г. Плёс в 2023 г. на глубине 7 м. Второй вид – *D. villosus* впервые зарегистрирован для Горьковского водохранилища в 2021 г. на станции ниже г. Плёс (57°27.200', 41°33.870') на глубине 14 м. Оба вида ракообразных в качестве местообитания предпочитали ракушечник, однако наибольшую численность *G. fasciatus* фиксировали на песках (см. табл. 2). Ранее указанные для водохранилища *Dikerogammarus haemobaphes* Eichwald, 1841, *Obesogammarus obesus* (Sars, 1896) (синоним *Pontogammarus obesus*), *Pontogammarus sarsi* (Sowinskyi, 1898) [Лыфферов, 1966; Мордухай-Болтовской, 1961; Волга и её жизнь, 1978] в рассматриваемый период не были встречены.

Таблица 2. Популяционные характеристики видов-вселенцев в Горьковском водохранилище в 2021–2023 гг.

Вид	Год	<i>N</i> , экз/м ²		<i>B</i> , г/м ²		<i>P</i> , %	
<i>Dreissena polymorpha</i>	2021	$\frac{802 \pm 506}{120-7480}$		$\frac{274.6 \pm 177.4}{0.2-1476.0}$		50	
	2022	$\frac{893 \pm 656}{40-6640}$	$\frac{160 \pm 226}{320}$	$\frac{150.9 \pm 82.5}{2.9-941.5}$	$\frac{62.0 \pm 88.0}{124.0}$	55	50
	2023	$\frac{845 \pm 582}{200-4900}$	$\frac{40 \pm 43}{280}$	$\frac{297.0 \pm 182.1}{72.4-2862.0}$	$\frac{198.0 \pm 214.0}{1388.8}$	36	14
<i>Dreissena bugensis</i>	2021	$\frac{144 \pm 109}{160-1040}$		$\frac{188.2 \pm 130.9}{204-1222}$		30	
	2022	$\frac{171 \pm 171}{80-1800}$	$\frac{160 \pm 226}{400}$	$\frac{0.5 \pm 0.4}{2.0-3.3}$	$\frac{62.0 \pm 88.0}{120-7480}$	18	50
	2023	$\frac{36 \pm 38}{400}$	$\frac{40 \pm 43}{680}$	$\frac{86.6 \pm 90.9}{952.8}$	$\frac{207.0 \pm 224.0}{1449.6}$	9	14
<i>Corbicula fluminea</i>	2021	$\frac{40 \pm 42}{400}$		$\frac{165.5 \pm 174.5}{1655}$		10	
	2022	$\frac{18 \pm 19}{200}$		$\frac{94.1 \pm 98.7}{1035}$		9	
	2023	$\frac{9 \pm 10}{100}$		$\frac{55.6 \pm 58.4}{612}$		9	
<i>Lithoglyphus naticoides</i>	2021	$\frac{8 \pm 6}{40}$		$\frac{0.5 \pm 0.5}{0.5-4.5}$		20	
	2022	$\frac{74 \pm 68}{40-720}$		$\frac{3.3 \pm 2.8}{0.1-29.4}$		27	
	2023	$\frac{33 \pm 27}{80-280}$		$\frac{1.7 \pm 1.5}{3.7-15.1}$		18	
<i>Hypania invalida</i>	2021	$\frac{788 \pm 489}{640-4680}$		$\frac{6.1 \pm 3.4}{4.0-32.2}$		40	
	2022	$\frac{568 \pm 330}{50-3360}$		$\frac{2.5 \pm 1.1}{0.8-10.5}$		55	
	2023	$\frac{222 \pm 165}{200-1720}$		$\frac{0.7 \pm 0.5}{1.3-4.6}$		27	
<i>Archaeobdella esmonti</i>	2021	$\frac{56 \pm 55}{40-520}$	$\frac{6 \pm 6}{40}$	$\frac{1.1 \pm 1.1}{0.04-10.6}$	$\frac{0.001 \pm 0.002}{0.01}$	20	14
	2022	$\frac{76 \pm 75}{40-440}$		$\frac{0.83 \pm 0.53}{0.1-5.9}$		36	
	2023	$\frac{18 \pm 15}{40-160}$		$\frac{0.2 \pm 0.1}{0.2-1.5}$		18	
<i>Gmelinoides fasciatus</i>	2023	$\frac{95 \pm 67}{480-560}$		$\frac{0.1 \pm 0.1}{0.6}$		9	
<i>Dikerogammarus villosus</i>	2021	$\frac{4 \pm 4}{40}$		$\frac{0.004 \pm 0.004}{0.01}$		9	
<i>Potamothenis vejvodskyi</i>	2021	$\frac{4 \pm 4}{40}$		$\frac{0.002 \pm 0.002}{0.02}$		9	
<i>Psammoryctides moravicus</i>	2021	$\frac{44 \pm 30}{40-280}$		$\frac{0.1 \pm 0.04}{0.1-0.36}$		30	

Примечание: в столбцах «встречаемость», «численность» и «биомасса» данные, разделённые вертикальной чертой, соответствуют речной (слева) и озёрной (справа) частям. Для всех остальных показателей приведены значения только для речной части. В ячейках таблицы над горизонтальной чертой указано среднее значение, под чертой – минимальное и максимальное.

В 2021–2023 гг. виды-вселенцы в макрозообентосе речного участка Горьковского водохранилища в среднем формировали $31 \pm 6\%$ общей численности и $53 \pm 8\%$ общей биомассы. Также численно весомый вклад вносили аборигенные виды – личинки хирономид и олигохеты (рис. 2).

В местах своего обитания структурообразующую роль в формировании донных сообществ играла *Dreissena polymorpha* ($30 \pm 7\%$ численности и $62 \pm 8\%$ биомассы). При этом обилие близкородственного вида *D. bugensis* составляло всего $6 \pm 2\%$ численности и

$30 \pm 10\%$ биомассы. С биоценозом, формируемым полиморфной дрейссеной, неразрывно связано обилие полихеты-вселенца *Hypnia invalida* ($r = 0.66$ для численности и $r = 0.63$ для биомассы при $p < 0.05$). Её вклад в общую численность и биомассу бентоса составлял $26 \pm 6\%$ и $10 \pm 4\%$ соответственно. Другие виды-вселенцы имели небольшую представленность: $12 \pm 3\%$ общей численности и $29 \pm 10\%$ от общей биомассы.

В 2021–2023 гг. доля видов-вселенцев в макрозообентосе озёрного участка Горьковского водохранилища была невелика и со-

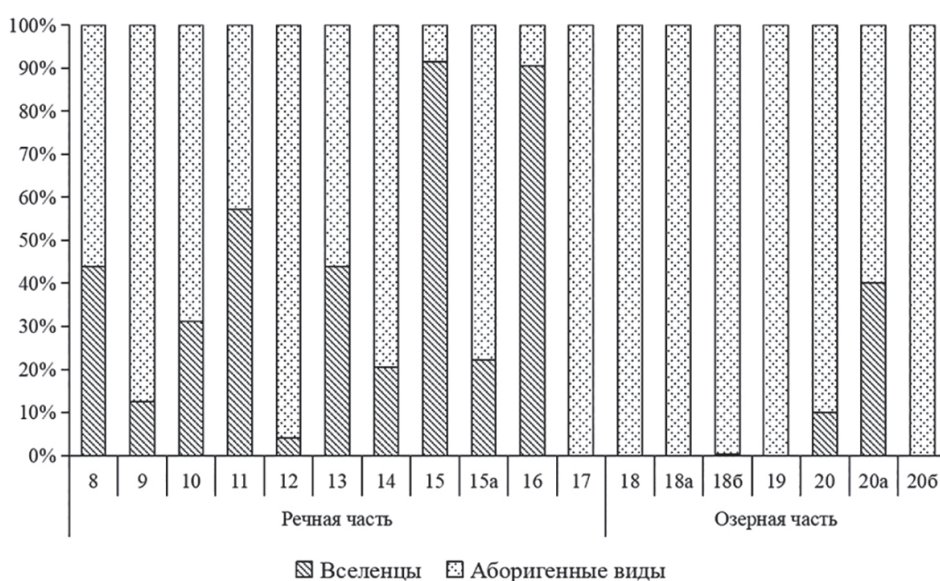


Рис. 2. Вклад чужеродных и аборигенных видов в формирование численности макрозообентоса Горьковского водохранилища в 2021–2023 гг.

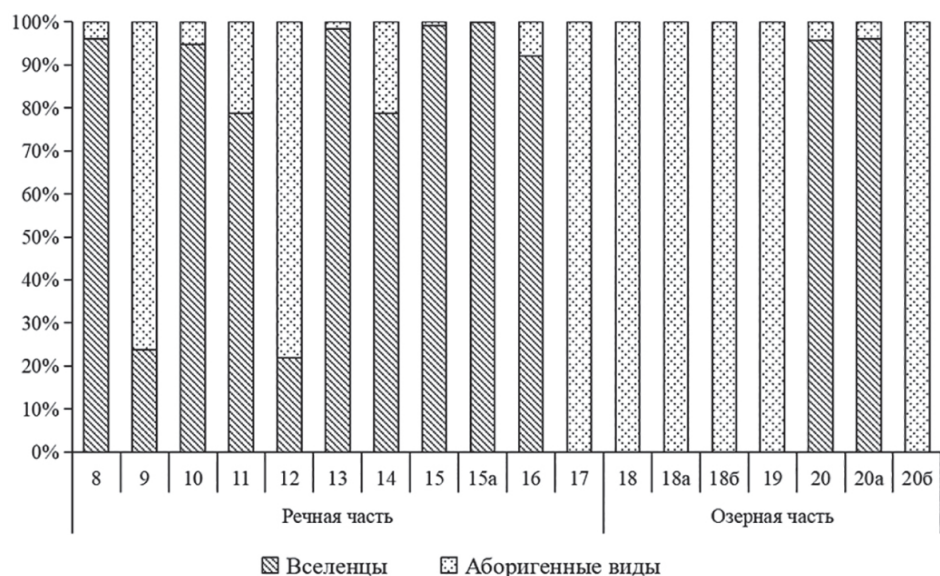


Рис. 3. Вклад чужеродных и аборигенных видов в формирование биомассы макрозообентоса Горьковского водохранилища в 2021–2023 гг.

Таблица 3. Представленность видов-вселенцев в доминантном комплексе макрозообентоса Горьковского водохранилища в 2021–2023 гг.

	8	9	10	11	12	13	14	15	15a	16	17	18	18a	18б	19	20	20a	20б
<i>Archaeobdella esmonti</i>	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Corbicula fluminea</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Dreissena bugensis</i>	+	–	–	–	–	–	–	+	–	+	–	–	–	–	–	+	+	–
<i>Dreissena polymorpha</i>	+	–	–	+	–	+	+	+	–	+	–	–	–	–	–	+	+	–
<i>Hypania invalida</i>	–	–	–	+	+	–	+	+	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Lithoglyphus naticoides</i>	–	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–

ставляла $7\pm 5\%$ общей численности и $12\pm 9\%$ общей биомассы. Существенный вклад в формирование обилия макрозообентоса вносили местные виды – личинки хирономид и олигохеты (см. рис. 2 и 3). Однако в донных сообществах с присутствием вселенцев по обилию значительно доминировали дрейссениды. При этом доля *Dreissena bugensis* ($34\pm 14\%$ по численности и $63\pm 5\%$ по биомассе) была выше, чем таковая для *D. polymorpha* ($18\pm 2\%$ и $34\pm 13\%$ соответственно).

В 2021–2023 гг. на речном участке Горьковского водохранилища виды-вселенцы входили в доминантные комплексы донных сообществ на большинстве станций (табл. 3). Доминирующую роль играла *Dreissena polymorpha* и виды, ассоциированные с её биоценозом – *Dreissena bugensis*, *Archaeobdella esmonti*, *Hypania invalida*. На части станций к доминантам относились *Lithoglyphus naticoides* и *Corbicula fluminea*.

На озёрном участке водохранилища среди видов-вселенцев в состав доминантных комплексов входили исключительно представители дрейссенид. Хотя их количественные показатели были ниже, чем на речном участке (см. табл. 2), они также выступали в роли доминирующих таксонов.

Обсуждение

Всего в Горьковском водохранилище с момента его заполнения (1955–1957 гг.) и до настоящего времени обнаружено 16 видов-вселенцев из трёх типов (Mollusca, An-

nelida, Arthropoda), пяти классов (Bivalvia, Gastropoda, Clitellata, Polychaeta, Malacostraca) и восьми семейств (Dreissenidae, Cyrenidae, Lithoglyphidae, Naididae, Erpobdelidae, Ampharetidae, Micrurpodidae, Gammaridae) (см. табл. 4).

Особую роль в формировании макрозообентоса играют так называемые виды-инженеры экосистем [Crooks, 2002]. Они способны напрямую или косвенно контролировать доступность ресурсов, преобразовывать среду обитания и тем самым значительно менять облик сообщества-реципиента. Обычно такие виды отличаются высокой численностью и привносят в экосистему ранее отсутствовавшие в ней свойства.

В ходе исследования отмечена пространственная неоднородность в распределении чужеродной фауны – более высокая доля вселенцев в речной части водохранилища по сравнению с озёрной. Вероятно, это обусловлено комплексом абиотических и биотических факторов. Речной участок характеризуется более высокими скоростями течения, плотными субстратами и, как следствие, лучшими условиями для развития дрейссенид – видов-инженеров экосистемы [Каратаев и др., 1994б; Законнов и др., 2017; Вострякова и др., 2019]. Формируемые ими биоценозы создают благоприятную среду для видов-консортов (*Hypania invalida*, *Archaeobdella esmonti*), что и приводит к их высокой численности и биомассе.

В озёрной же части, с её замедленным течением и высокой степенью заиливания

грунтов, условия для дрейссенид, особенно *D. polymorpha*, менее благоприятны. Хотя *D. bugensis* здесь доминирует среди вселенцев, её количественное развитие и соответственно её средообразующая роль значительно ниже. Это ограничивает и возможности для формирования консортивных сообществ вселенцев. В результате экологические ниши здесь в большей степени заняты аборигенными видами. Постоянным доминантом на протяжении всех лет исследования был *Limnodrilus hoffmeisteri* Claparède, 1862, обилие которого может служить индикатором высокого содержания органического вещества в грунтах и эвтрофирования водоёма [Ивичева, 2019; Сигарева и др., 2020]. Ещё один постоянный вид доминантных комплексов – *Chironomus* f. l. *plumosus*, устойчивый к дефициту растворённого кислорода [Каширская и др., 1983; Воробьёв и др., 2008], зачастую наблюдаемому в озёрной части водохранилища [Лазарева и др., 2018].

Один из наиболее распространённых чужеродных видов макрозообентоса Горьковского водохранилища – *Dreissena polymorpha*. В изучаемом водоёме *D. polymorpha* фиксируется с его образования. Согласно части исследований, моллюск впервые вселился в бассейн Волги в первые годы создания водохранилища благодаря транспортировке на судах из Понто-Каспийского региона [Волга и её жизнь, 1978]. Однако существует другая точка зрения, согласно которой указанный вид проник в водосбор значительно раньше и длительное время сохранялся в малых количествах как в самой Волге, так и в её притоках [Бенинг, 1924; Mineeva et al., 2022; Vinarski, 2023]. Исконно р. Волга определялась высоким уровнем содержания гуминовых веществ, значительным количеством взвесей, низким содержанием растворённого кальция, интенсивностью половодий и высокими скоростями водного потока, что обуславливало неблагоприятные условия для существования *D. polymorpha* [Бенинг, 1924; Каратаев и др., 1994б; Старобогатов, Андреева, 1994]. Образование водохранилища в середине 1950-х годов существенно улучшило гидрологические и гидрохимические показатели среды обитания, способствуя массовой повторной инвазии дрейссены из

мелких притоков в новообразованный водоём, где на сегодняшний день этот организм заселил обширные площади.

D. polymorpha, развиваясь на различных субстратах, создаёт своеобразные условия обитания для других гидробионтов. Развиваясь в огромных количествах, дрейссена образует многочисленные убежища, даёт пищу детритофагам, а кроме того, улучшает кислородные условия за счёт активной фильтрации [Каратаев и др., 1994а].

Ещё один представитель дрейссенид – *D. bugensis* обитает совместно с широко распространённой *D. polymorpha*, выполняя аналогичную роль эдификатора биоценозов. Отличительной чертой экологии *D. bugensis* служит предпочтение участков водоёма с заиленным грунтом и замедленным течением воды, а также повышенная устойчивость к дефициту растворённого кислорода [Мороз, 1980; Zhulidov et al., 2005; Farr, Payne, 2010]. Благодаря указанным особенностям именно этот вид преобладает в озёрной части Горьковского водохранилища.

Другие чужеродные виды макрозообентоса преимущественно консорты биоценоза дрейссенид. Так, сильные корреляции наблюдаются между количеством *D. polymorpha* и *Hypania invalida* ($r = 0.61, p < 0.05$) и *Archaeobdella esmonti* ($r = 0.46, p < 0.05$), *D. bugensis* и *Hypania invalida* ($r = 0.48, p < 0.05$), а также между *D. polymorpha*+*D. bugensis* и *Archaeobdella esmonti* ($r = 0.46, p < 0.05$) и *Hypania invalida* ($r = 0.60, p < 0.05$). Гипания – это детритофаг-собирающий, она в друзах дрейссен находит себе пищу и строительный материал для трубок [Киселёва, 2004]. Наибольшая численность и биомасса полихет наблюдалась в биоценозе с преобладанием *D. polymorpha*, как и в других волжских водохранилищах [Яковлева, Яковлев, 2010; Пряничникова, 2015б]. *A. esmonti* – хищная пиявка, предпочитающая мелких полихет, и её появление в Горьковском водохранилище, вероятно, связано именно с заселением *Hypania invalida* [Баканов, 1993]. Так же, как и в других водохранилищах Верхней Волги, она достигает максимальных показателей обилия именно в биоценозе дрейссенид [Перова и др., 2018б].

Таблица 4. Виды-вселенцы макрозообентоса Горьковского водохранилища 1955–2023 гг.

Вид	Нативный ареал	1955–1959	1960–1969	1971–1976	1981–1987	1989–1995	1997–2005	2015–2016	2021–2023
Моллюски									
<i>Dreissena polyzona</i> (Pallas, 1771)	Понто-Каспийский регион [Старобогатов, Андреева, 1994]	[Волга и её жизнь, 1978]	[Архивные данные]	[Скальская, 1976; Митропольский, 1978; Волков, 1978]	–	[Перова, 1992; Перова, Щербина, 2002]	–	[Перова и др., 2018б]	+
<i>Dreissena bugensis</i> (Andrusov, 1897)	Нижние (эстуарные) участки русла р. Южный Буг и дельту Днепра [Sop, 2007]	–	–	–	–	–	[Orlova et al., 2000]	[Перова и др., 2018б]	+
<i>Corbicula fluminea</i> (Müller, 1774)	Юго-Восточная Азия [Ryuanichnikova et al., 2019]	–	–	–	–	–	–	[Перова и др., 2018а, 2018б]	+
<i>Lithoglyphus naticoides</i> (Pfeiffer, 1828)	Реки бассейна северо-запада Чёрного моря и Дуная, на запад до города Регенсбург (Германия) [Тютин, Слынько, 2008]	–	–	–	–	–	[Тютин, Слынько, 2008]	[Перова и др., 2018а, 2018б]	+
Полихеты									
<i>Hydrania invalida</i> (Grube, 1860)	Понто-Каспийский регион [Киселёва, 2004]	–	–	–	–	[Перова, Щербина, 2002]	–	[Перова и др., 2018б]	+
<i>Hydraniola kowalewskii</i> Grimm, 1877	Понто-Каспийский регион [Яковлева и др., 2009]	–	–	–	–	–	–	[Курина, Селезнёв, 2019]	–
Пиявки									
<i>Archaeobdella esmonti</i> Grimm, 1876	Понто-Каспийский регион [Скальская, 2008]	–	–	–	–	–	[Скальская, 2010]	[Перова и др., 2018а, 2018б]	–
<i>Caspiobdella fadejewi</i> (Erpstein, 1961)	Понто-Каспийский регион [Яковлева и др., 2009]	–	–	+	[Лапкина и др., 2002]	[Перова, Щербина, 2002]	–	–	–

Олигохеты									
<i>Quistadrilus multisetosus</i> (Smith, 1900)	Северная Америка [Пряничникова и др., 2017]	–	–	–	–	–	–	[Перова и др., 2018а, 2018б]	–
<i>Potamothrix vejdoskyi</i> (Hrabě, 1941)	Понто-Каспийский регион [Finogenova, Roddubnaja, 1990]	–	–	[Митропольский, 1978; Волков, 1978]	[Перова, 1992]	–	–	[Перова и др., 2018б]	+
<i>Psammocystides moravicus</i> Hrabě, 1934	Понто-Каспийский регион [Экологические проблемы..., 2001]	–	–	–	–	–	[Перова, Щербина, 2002]	–	+
Амфиподы									
<i>Dikergammarus haemobaphes</i> Eichwald, 1841	Понто-Каспийский регион [Яковлева и др., 2009]	–	[Луферов, 1966]	–	–	–	–	–	–
<i>Dikergammarus villosus</i> (Sowinsky, 1894)	Понто-Каспийский регион [Самые опасные..., 2018]	–	–	–	–	–	–	–	+
<i>Gmelinoidea fasciatus</i> (Stebbing, 1899)	Байкал [Митропольский, 1978]	–	[Перова, Щербина, 2002]	[Митропольский, 1978; Волков, 1978]	–	–	–	–	+
<i>Obesogammarus obesius</i> (Sars, 1896)	Понто-Каспийский регион [Яковлева и др., 2009]	–	[Волга и её жизнь, 1978]	–	–	–	–	–	–
<i>Pontogammarus sarsi</i> (Sowinsky, 1898)	Понто-Каспийский регион [Яковлева и др., 2009]	[Мордухай-Болговской, 1961]	–	–	–	–	–	–	–

Моллюск *Corbicula fluminea* впервые был выявлен вблизи Волгореченска, в зоне воздействия сбросных тёплых вод Костромской ГРЭС [Pryanichnikova et al., 2019]. Здесь сформировались оптимальные условия, позволяющие данному виду успешно развиваться и увеличивать свою популяционную плотность. Несмотря на локализацию моллюска исключительно на одной станции, динамика роста численности свидетельствует о его натурализации. Вероятнее всего, на увеличение популяции положительно влияет повышение летних среднемесячных температур в регионе [<https://world-weather.ru/pogoda/russia/kostroma/>]. В сочетании с наблюдаемым повышением общей температуры воздуха в регионе *Corbicula fluminea* обладает значительным потенциалом расселения в Горьковском водохранилище вплоть до г. Кинешма, куда доходит тепловой шлейф ГРЭС [Экологические проблемы..., 2001], так как данный вид на начальных этапах своего расселения предпочитает обитать в подогретых водах [Karatayev et al., 2005].

Lithoglyphus naticoides – фитофаг, потребляющий диатомовых водорослей, мелкие остатки водорослей и растений [Яковлев и др., 2009]. В сравнении с 2015 г. численность моллюска увеличилась [Перова и др., 2018а], что может свидетельствовать о его натурализации в Горьковском водохранилище. Важно отметить, что *L. naticoides* ассоциирован с паразитическими трематодами, которые могут представлять угрозу для рыбных ресурсов [Тютин, Слынько, 2008]. Поэтому дальнейшее изучение распространения и влияния этого моллюска на экосистему водохранилища имеет важное значение для оценки потенциальных рисков для рыбного хозяйства.

Gmelinoides fasciatus – эврифаг со смешанным типом питания [Березина, Максимов, 2016]. Данный вид был интродуцирован в водохранилище в 1962–1964 гг. [Июффе, 1968]. Согласно литературным данным, в 90-е годы вид встречался единично, после чего в начале 2000-х годов последовала вспышка численности и биомассы [Перова, Щербина, 2002]. Важным методологическим аспектом является сезон отбора проб. Ранние исследования проводились в осенний период, когда

G. fasciatus мигрирует на зимовку в биоценоз дрейссены [Пряничникова, 2012]. В отличие от них пробы для данного исследования были отобраны в летний период, когда рачок обитает на мелководье, не охватываемом текущей сеткой станций. Поскольку *G. fasciatus* является видом, ассоциированным с дрейссенидами, на его представленность может влиять наблюдаемое с 2006 г. сокращение обилия этих моллюсков в Горьковском водохранилище [Пряничникова, 2015а; Перова и др., 2018б]. При этом в прибрежной зоне, где вид-вселенец входит в состав доминантных комплексов, он продолжает сохранять значительные показатели обилия [Курина, Селезнёв, 2019].

Dikerogammarus villosus – эврифаг, поедающий детрит, растительные остатки и других беспозвоночных. Заселяет преимущественно пески, валуны, друзы *D. polymorpha*, а также встречается на растительности [Gusev et al., 2017]. В Горьковском водохранилище отмечен впервые в 2021 г. в биоценозе дрейссены в ходе настоящего исследования. Стоит отметить, что самцы данного вида отличаются большой прожорливостью и могут убивать беспозвоночных, икру рыб и даже её молодь [Самые опасные..., 2018]. Появление *D. villosus* в водоёме требует дальнейшего контроля, поскольку его натурализация может привести к существенным изменениям в составе донных сообществ и к изменению их биоразнообразия.

Potamothrix vej dovskyi и *Psammoryctides moravicus*, как и другие представители тубифицин, по типу питания – детритофаги [Монаков, 1998]. Их обитание в биоценозе дрейссены обусловлено наличием большого количества агглютинатов, обогащённых органикой [Каратаев и др., 1994б; Пряничникова, 2012].

Анализ результатов исследования показал, что, несмотря на значительную представленность вселенцев в макрозообентосе Горьковского водохранилища, некоторые ранее зарегистрированные чужеродные виды не были выявлены. Это может быть связано со спецификой отбора материала, сезонными колебаниями численности или экологическими особенностями самих видов.

Например, одним из вселенцев, отсутствие которых в сборах может объясняться их экологическими особенностями, является *Caspiobdella fadejewi* – кровососущая пиявка, происходящая из Понто-Каспийских регионов [Яковлева и др., 2009], которая в большей степени встречается на леще, в меньшей – на щуке, густере, плотве, синце, налиме, судаке, окуне, ерше и др. [Лапкина и др., 2002]. Первая официальная регистрация вида в акватории относится к 1987 г. [Перова, Щербина, 2002]. Тем не менее анализ паразитологических публикаций свидетельствует о более раннем проникновении данной пиявки. Согласно этим источникам, в период 1973–1976 гг. вид уже присутствовал в Костромском расширении, однако ошибочно идентифицировался как *Piscicola geometra* [Лапкина и др., 2002]. Последняя регистрация вида в водохранилище относится к 1995 г. [Перова, 2004]. Однако незафиксированный в пробах вид может присутствовать в водохранилище. Это связано с тем, что в паразитологических работах до сих пор отмечается высокая заражённость рыбы данным паразитом [Новак, 2010]. Кроме того, ранее вид отмечался на мелководье, а текущая сетка станций его не охватывает. Вместе с тем его отсутствие в глубоководной зоне водохранилища в течение 2021–2023 гг. можно рассматривать как индикатор загрязнения вод [Лапкина, Комов, 1983].

Полихета *Hypaniola kowalewskii* относится к Понто-Каспийской фауне [Яковлева и др., 2009], впервые обнаружена в Горьковском водохранилище в 2016 г. [Курина, Селезнёв, 2019]. Несмотря на отсутствие в наших пробах, возможно присутствие небольшого количества особей в водохранилище, однако численность популяции явно уступает другому виду – *H. invalida*. Подобная ситуация наблюдается и в Куйбышевском водохранилище, где представленная полихета также обнаруживается крайне редко [Яковлева и др., 2009].

Олигохета *Quistadrilus multisetosus* – североамериканский вид, широко распространённый в расположенном выше по течению Рыбинском водохранилище, где его массовое развитие служит индикатором эвтрофирования [Schloesser et al., 1995; Перова и др.,

2018a]. В Горьковском водохранилище вид впервые отмечен относительно недавно, ориентировочно в 2015 г. Однако, в отличие от Рыбинского водохранилища, обилие олигохеты было незначительным [Перова и др., 2018a]. Данный вид предпочитает грунты с высоким содержанием органического вещества [Carter et al., 2006]. Поэтому ограничением в распространении может служить меньшая заиленность грунтов в сравнении с вышележащим водоёмом [Законнов и др., 2015, 2017]. Кроме того, стоит отметить, что первоначально особи могли ошибочно определяться как *Spirosperma ferox* Eisen, 1879.

Переходя к следующей группе видов-вселенцев из отряда Amphipoda, стоит отметить, что их выявление в макрозообентосе имеет некоторые особенности. Во-первых, большинство амфипод обитает в придонном слое воды и относится к организмам нектобентоса. Для полноценного изучения данного компонента донных сообществ рекомендуется использование скребков или сачков, поскольку дночерпатели показывают низкую эффективность [Брискина, 1939; Методика..., 1975]. Во-вторых, максимальные показатели обилия ракообразных отмечают в местах произрастания водных растений [Курина, Селезнёв, 2019]. Поскольку исследование было сосредоточено на глубоководных станциях, объекты, занимающие прибрежные зоны, остаются недоучтёнными, что потенциально снижает полноту представленной картины разнообразия.

Dikerogammarus haemobaphes – представитель Понто-Каспийского комплекса [Яковлева и др., 2009]. Первые регистрации относятся к началу функционирования водохранилища (1960-е годы) [Луферов, 1966]. Данный вид ранее встречался среди растительности береговой зоны до заполнения водохранилища, однако не смог приспособиться к созданным условиям [Волга и её жизнь, 1978].

Pontogammarus sarsi – Понто-Каспийский вид [Яковлева и др., 2009], в Горьковском водохранилище зарегистрирован сразу после начала его эксплуатации, в 1956 г. [Мордухай-Болтовской, 1961]. Как и *D. haemobaphes*, встречался в Волге до сооружения на ней

каскада водохранилищ. Тем не менее последующими наблюдениями установлено, что вид был вытеснен *Gmelinoides fasciatus* [Кравченко, Шахматова, 1984].

Obesogammarus obesus – Понто-Каспийский вселенец [Яковлева и др., 2009]. Согласно литературным данным, исторический ареал данного вида в Волжском бассейне не достигал Нижнего Новгорода, однако отмечался вблизи Ульяновска и Куйбышева [Мордухай-Болтовской, Дзюбан, 1976]. После заполнения Горьковского водохранилища в 1961 г. были найдены единичные экземпляры *O. obesus* [Луферов, 1966]. Однако вскоре вид-вселенец утратил свою конкурентоспособность перед интродуцированным *Gmelinoides fasciatus* и перестал встречаться в донных сообществах [Волга и её жизнь, 1978].

Заключение

В донных сообществах Горьковского водохранилища в 2021–2023 гг. зарегистрировано 10 видов-вселенцев из трёх типов (Mollusca, Annelida, Arthropoda). Основу таксономического богатства чужеродной фауны составляли представители Понто-Каспийского региона. Виды-вселенцы играли ключевую роль в формировании структуры макрозообентоса, особенно в речной части, где их доля в среднем достигала 31% общей численности и 53% общей биомассы. Значительный вклад в формирование обилия вносили моллюски р. *Dreissena* и полихета *Hypania invalida*. Установлено, что большинство вселенцев тесно связаны с биоценозом дрейссенид, образуя с ними консортивный комплекс. Выявлена пространственная неоднородность видов-вселенцев: в речной части их доля выше благодаря дрейссенидам – основным «инженерам», создающим условия для консортов. В озёрной части вклад чужеродных видов незначителен из-за заиливания, здесь доминируют аборигенные виды (*L. hoffmeisteri*, *Ch. f. l. plumosus*). Впервые для водохранилища отмечена амфипода *Dikerogammarus villosus*. При натурализации данный вид вызывает значительные изменения в структуре донных сообществ, в связи с чем следует и в дальнейшем отслеживать динамику его обилия. Таким образом, виды-вселенцы и, прежде всего,

дрейссениды как структурообразующий элемент являются неотъемлемым компонентом макрозообентоса Горьковского водохранилища, существенно влияя на формирование численности, биомассы и пространственной структуры донных сообществ.

Благодарности

Авторы выражают искреннюю благодарность команде НИС «Академик Топчиев» за помощь в сборе материала, сотрудникам лаборатории экологии водных беспозвоночных за помощь и поддержку, а также всем, кто прямо или косвенно способствовал выполнению данной работы.

Финансирование

Работа выполнена в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования РФ № 121051100109-1.

Конфликт интересов

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

Соблюдение этических стандартов

Статья не содержит исследований с участием животных в экспериментах, выполненных кем-либо из авторов.

Литература

- Баканов А.И. О появлении пиявки *Archaeobdella esmonti* (Arhynchobdellea, Nerpobdellidae) в волжских водохранилищах // Зоологический журнал. 1993. Т. 72, № 6. С. 135–137.
- Бенинг А.Л. К изучению придонной жизни реки Волги. Саратов: Сарполиграфпром, 1924. 398 с.
- Березина Н.А., Максимов А.А. Количественные характеристики и пищевые предпочтения бокоплавов (Crustacea: Amphipoda) в восточной части Финского залива Балтийского моря // Журнал Сибирского федерального университета. Биология. 2016. Т. 9, № 4. С. 409–426. DOI: 10.17516/1997-1389-2016-9-4-409-426
- Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах / под ред. А.Ф. Алимова и Н.Г. Богуцкой. М.; СПб.: Товарищество научных изданий КМК и ЗИН РАН, 2004. 436 с.
- Брискина М.М. Инструкция для сбора и первичной обработки бентоса. М.: ВНИРО, 1939. 28 с.
- Волга и её жизнь / под общ. ред. Ф.Д. Мордухай-Болтовского. Л.: Наука. 1978. 348 с.
- Волков В.В. Зооценозы Горьковского водохранилища // Известия ГосНИОРХ. 1978. № 135. С. 121–137.

- Воробьев Д.С., Франк Ю.А., Залозный Н.А., Лушников С.В., Ступакова Л.П. К вопросу устойчивости *Limnodrilus hoffmeisteri* (Oligochaeta, Tubificidae) к нефтяному загрязнению // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2008. № 2 (3). С. 83–88.
- Вострякова Д.В., Капустин И.А., Мольков А.А., Ермаков С.А. Натурные исследования характеристик руслового и ветрового течений в южной части Горьковского водохранилища // Научные проблемы водного транспорта. 2019. № 61. С. 11–18.
- Законнов В.В., Костров А.В., Законнова А.В. Пространственно-временная трансформация грунтового комплекса водохранилищ Волги. Сообщение 4. Роль берегозащиты в формировании донных отложений Горьковского водохранилища // Водное хозяйство России: проблемы, технологии, управление. 2017. № 4. С. 60–74.
- Законнов В.В., Литвинов А.С., Законнова А.В. Пространственно-временная трансформация грунтового комплекса водохранилищ Волги. Сообщение 2. Результаты мониторинга донных отложений и последствия понижения уровня Рыбинского водохранилища // Водное хозяйство России: проблемы, технологии, управление. 2015. № 4. С. 21–35.
- Ивичева К.Н. Зообентос притоков Верхней Сухоны в условиях антропогенного влияния на их водосборы: дис. ... канд. биол. наук. Борок, 2019. 142 с.
- Иоффе Ц.И. Обзор выполненных работ по акклиматизации кормовых беспозвоночных для рыб в водохранилищах // Известия ГосНИОРХ. 1968. Т. 67. С. 7–29.
- Каратаев А.Ю., Ляхнович В.П., Афанасьев С.А., Бурлакова Л.Е., Закутский В.П., Ляхов С.М., Мирошниченко М.П., Мороз Т.Г., Некрасова М.Я., Нечваленко С.П., Скальская И.А., Харченко Т.Г., Протасов А.А. Место вида в биоценозах // Дрейссена *Dreissena polymorpha* (Pallas) (Bivalvia, Dreissenidae). Систематика, экология, практическое значение / под ред. Я. И. Старобогатова. М.: Наука, 1994а. С. 180–194.
- Каратаев А.Ю., Ляхов С.М., Андреев Н.И., Андреева С.И., Афанасьев С.А., Дыга А.К., Закутский В.П., Золотарёва В.И., Львова А.А., Некрасова М.Я., Осадчих В.Ф., Плигин Ю.В., Протасов А.А., Тишиков Г.М. Условия обитания // Дрейссена *Dreissena polymorpha* (Pallas) (Bivalvia, Dreissenidae). Систематика, экология, практическое значение / под ред. Я. И. Старобогатова. М.: Наука, 1994б. С. 109–119.
- Каширская Е.В., Тодераш И.П., Панкратова В.Я. Биохимия и физиология // Мотыль: систематика, морфология, экология, продукция. М.: Наука, 1983. С. 127–147.
- Киселёва М.И. Многощетинковые черви (Polychaeta) Чёрного и Азовского морей. Апатиты: Изд-во Кольского научного центра РАН, 2004. 409 с.
- Кравченко А.А., Шахматова Р.А. Донная фауна Горьковского водохранилища // Наземные и водные экосистемы / под ред. В.С. Петрова. Горький: ГГУ, 1984. С. 42–48.
- Курина Е.М., Селезнёв Д.Г. Анализ закономерностей организации комплексов видов макрозообентоса Понто-Каспийского и Понто-Азовского происхождения в водохранилищах Средней и Нижней Волги // Экология. 2019. № 1. С. 62–71. DOI:10.1134/S0367059719010050
- Лазарева В.И., Степанова И.Э., Цветков А.И., Пряничникова Е.Г., Перова С.Н. Кислородный режим водохранилищ Волги и Камы в период потепления климата: последствия для зоопланктона и зообентоса // Труды Института биологии внутренних вод РАН. 2018. № 81 (84). С. 47–84.
- Лапкина Л.Н., Жарикова Т.И., Свирский А.М. Заражённость рыб пиявками (сем. Piscicolidae) в волжских водохранилищах // Паразитология. 2002. Т. 36, № 2. С. 132–139.
- Лапкина Л.Н., Комов В.Т. Новые данные о нахождении пиявки *Caspiobdella fadejewi* в волжских водохранилищах // Паразитология. 1983. Т. 17, № 1. С. 70–72.
- Луферов В.П. Краткая сравнительная характеристика эпифауны затопленных лесов волжских водохранилищ // Планктон и бентос внутренних водоёмов / под ред. Б.С. Кузина. М.; Л.: Наука, 1966. С. 16–20.
- Методика изучения биогеоценозов / под ред. Ф.Д. Мордухай-Болтовского. М.: Наука, 1975. С. 158–178.
- Методы гидробиологических исследований внутренних вод / под ред. А.В. Крылова и др. Борок, Ярославская обл.: ИБВВ РАН; Ярославль: Филигрань, 2024. 592 с.
- Митропольский В.И. Состояние бентоса Горьковского водохранилища в 1971–1973 гг. // Биология внутренних вод: Информационный бюллетень. 1978. № 38. С. 38–43.
- Монаков А.В. Питание пресноводных беспозвоночных. М.: Ин-т проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, 1998. 321 с.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д. Каспийская фауна в Азово-Черноморском бассейне. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1960. 287 с.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д. Процесс формирования донной фауны в Горьковском и Куйбышевском водохранилищах // Труды института биологии водохранилищ АН СССР. 1961. Т. 4, № 7. С. 49–177.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д., Дзюбан Н.А. Изменение в составе и распределении фауны Волги в результате антропогенных воздействий // Биологические производственные процессы в бассейне Волги. Л.: Наука, 1976. С. 67–82.
- Мороз Т.Г. Потребление кислорода моллюсками при разных температурах в лабораторных условиях // Экология. 1980. № 10. С. 100–102.
- Новак А.И. Инвазии рыб в водоёмах с различными экологическими условиями // Российский паразитологический журнал. 2010. № 2. С. 6–10.
- Перова С.Н. Современное состояние структуры сообществ донных макробеспозвоночных Рыбинского и Горьковского водохранилищ: дис. ... канд. биол. наук. Борок, 2004. 157 с.
- Перова С.Н. Состояние макрозообентоса Горьковского водохранилища // Биология внутренних вод: информационный бюллетень. 1992. № 94. С. 34–40.
- Перова С.Н., Пряничникова Е.Г., Жгарева Н.Н. Появление и распределение вселенцев в макрозообентосе

- водохранилищ Верхней Волги // Российский журнал биологических инвазий. 2018а. № 4. С. 41–52.
- Перова С.Н., Пряничникова Е.Г., Жгарева Н.Н., Зубишина А.А. Таксономический состав и обилие макрозообентоса волжских водохранилищ // Труды Института биологии внутренних вод РАН. 2018б. Вып. 82. С. 52–66.
- Перова С.Н., Щербина Г.Х. Влияние массовых инвазийных видов на продуктивность макрозообентоса Горьковского водохранилища // Инвазии чужеродных видов в Голарктике: мат. Российско-американского симпозиума. Борок, 2003. С. 188–192.
- Перова С.Н., Щербина Г.Х. Многолетние изменения видового состава макрозообентоса Горьковского водохранилища // Биология внутренних вод. 2002. № 3. С. 55–64.
- Погода в Костроме. URL: <https://world-weather.ru/pogoda/russia/kostroma/> (дата обращения: 10.12.2024).
- Пряничникова Е.Г. Дрейссениды (Mollusca, Dreissenidae) Верхневолжских водохранилищ // Поволжский экологический журнал. 2015а. № 1. С. 64–71.
- Пряничникова Е.Г. Макрозообентос совместных поселений двух видов дрейссенид (Mollusca, Dreissenidae) в Рыбинском водохранилище // Поволжский экологический журнал. 2015б. № 1. С. 72–79.
- Пряничникова Е.Г. Структурно-функциональные характеристики дрейссенид Рыбинского водохранилища: дис. ... канд. биол. наук. Борок, 2012. 179 с.
- Пряничникова Е.Г., Перова С.Н., Семерной В.П. Нахождение *Quistadrilus multisetosus* (Smith, 1900) (Oligochaeta: Tubificidae) в Рыбинском водохранилище // Биология внутренних вод. 2017. № 3. С. 88–90. DOI:10.7868/S0320965217030123
- Самые опасные инвазионные виды России (ТОП–100) / под ред. Ю.Ю. Дгебуадзе, В.Г. Петросян, Л.А. Хляп. М.: Тов-во научных изданий КМК, 2018. 688 с.
- Сигарева Л.Е., Перова С.Н., Тимофеева Н.А. Многолетняя динамика макрозообентоса и растительных пигментов в донных отложениях Рыбинского водохранилища // Известия РАН. 2020. № 1. С. 77–84.
- Скальская И.А. Беспозвоночные-вселенцы в перифитоне и бентосе верхневолжских водохранилищ (обзор) // Биология внутренних вод. 2008. № 2. С. 62–73.
- Скальская И.А. Заселение дрейссеной (*Dreissena polymorpha* Pallas) новых субстратов Горьковского водохранилища // Биология внутренних вод: Информационный бюллетень. 1976. № 31. С. 30–34.
- Скальская И.А. О базе данных «Freshwater Invasion» // Экология и морфология беспозвоночных континентальных вод. Махачкала: Наука ДНЦ, 2010. С. 467–473.
- Старобогатов Я.И., Андреева С.И. Ареал и его история // Дрейссена *Dreissena polymorpha* (Pallas) (Bivalvia, Dreissenidae). Систематика, экология, практическое значение / под ред. Я.И. Старобогатова. М.: Наука, 1994. С. 47–55.
- Тютин А.В., Слынько Ю.В. Первое обнаружение черноморского моллюска *Lithoglyphus naticoides* (Gastropoda) и ассоциированных с ним видоспецифичных трематод в бассейне Верхней Волги // Российский журнал биологических инвазий. 2008. Т. 1, № 1. С. 51–58.
- Экологические проблемы Верхней Волги / под ред. А.И. Копылова. Ярославль: ЯГТУ, 2001. 427 с.
- Яковлев В.А., Ахметзянова Н.Ш., Яковлева А.В. Встречаемость, распределение и размерно-весовые характеристики *Lithoglyphus naticoides* (Gastropoda: Hydrobiidae) в верхней части Куйбышевского водохранилища // Российский журнал биологических инвазий. 2009. Т. 2, № 1. С. 50–65.
- Яковлева А.В., Яковлев В.А. Современная фауна и количественные показатели инвазионных беспозвоночных в зообентосе верхних плёсов Куйбышевского водохранилища // Российский журнал биологических инвазий. 2010. Т. 3, № 2. С. 97–111.
- Яковлева А.В., Яковлев В.А., Сабиров Р.М. Бентосные вселенцы и их распределение в верхней части Куйбышевского водохранилища // Учен. зап. Казанского ун-та. Серия: Естественные науки. 2009. Т. 151. С. 231–243.
- Carter G.S., Nalepa T.F., Rediske R.R. Status and trends of benthic populations in a coastal drowned river mouth lake of Lake Michigan // Journal of Great Lakes Research. 2006. Vol. 32, no. 3. P. 578–595. DOI: 10.3394/0380-1330(2006)32[578:SATOBV]2.0.CO;2
- Crooks J.A. Characterizing ecosystem-level consequences of biological invasions: the role of ecosystem engineers // Oikos. 2002. Vol. 97, no. 2. P. 153–166. DOI:10.1034/j.1600-0706.2002.970201.x
- Farr M.D., Payne B.S. Environmental habitat conditions associated with freshwater dreissenids // Aquatic Nuisance Species Research Program. 2010. 32 pp.
- Finogenova N.P., Poddubnaja T.L. One more revision of the genus *Potamothenix* Vejdovsky et Mrázek, 1902 (Oligochaeta, Tubificidae). Zoologische Jahrbücher, Abteilung für Systematik, Ökologie und Geographie der Tiere, 1990. Vol. 117, P. 55–83.
- Gusev A.A., Guseva D.O., Sudnik S.A. New Record of the Ponto-Caspian Gammarid *Dikerogammarus villosus* (Sowinsky, 1894) in the Southeastern Part of the Baltic Sea (Kaliningrad oblast, Russia) // Russian Journal of Biological Invasions. 2017. Vol. 8, no. 3, P. 218–225. DOI: 10.1134/S2075111717030055
- Impact of Biological Invasions on Ecosystem Services / Ed. M. Vila, P. Hulme // Invading Nature – Springer Series in Invasion Ecology, Vol. 12. Switzerland: Springer International Publishing, 2017. P. 354.
- Karatayev A.Y., Burlakova L.E., Padilla D.K. Contrasting distribution and impacts of two freshwater exotic suspension feeders, *Dreissena polymorpha* and *Corbicula fluminea* // The Comparative Roles of Suspension-feeders in Ecosystems. Dordrecht: Springer. 2005. P. 239–262. DOI: 10.1007/1-4020-3030-4_14
- Leuven R.S.E.W., Van der Velde G., Baijens I., Snijders J., Van der Zwart Ch., Lenders H.J.R., Bij de Vaate A. The river Rhine: a global highway for dispersal of aquatic invasive species // Biological invasions. 2009. Vol. 11, no. 9. P. 1989–2008.
- Mineeva N., Lazareva V., Litvinov A., Stepanova I., Chuiko G., Papchenkov V., Korneva L., Shcherbina G., Pryan-

- ichnikova E., Perova S., Gerasimov Y., Karabanov D., Levin B., Borovikova E., Voroshilova I., Tsvetkov A., Okhupkin A., Shurganova G., Dvinskikh S., Noskov V., Kitaev A., Alexevnina M., Istomina A., Presnova E., Seletkova E., Baklanov M., Zinov'ev E., Schletterer M. The Volga River // *Rivers of Europe* / Ed. K. Tockner. Elsevier, 2022. P. 27–79.
- Orlova M.I., Starobogatov Ya.I., Biochino G.I. *Dreissena bugensis* (Andr.) range expansion in the Volga River and in the Northern Caspian Sea: further invasion perspectives for the Baltic Sea region // ASLO'2000 Meeting: Book of Abstracts. Copenhagen, 2000. P. 194.
- Pryanichnikova E.G., Voroshilova I.S., Sabitova R.Z. Introduction of *Corbicula fluminea* (Müller, 1774) (Mollusca: Bivalvia: Corbiculidae) in the Volga River Basin // *Inland Water Biology*. 2019. Vol. 12, no. 1. P. 95–97. DOI: 10.1134/S032096521903015X
- Schloesser D.W., Reynoldson T.B., Manny B.A. Oligochaete Fauna of Western Lake Erie 1961 and 1982: Signs of Sediment Quality Recovery // *J. Great Lakes Res.* 1995. Vol. 21, no. 3. P. 294–306.
- Son M.O. Native range of the zebra mussel and quagga mussel and new data on their invasions within the Ponto-Caspian Region // *Aquatic Invasions*. 2007. Vol. 2. P. 174–184.
- Vinarski M.V. Not a Silent Invasion: The Reaction of European Naturalists to the Spread of Zebra Mussel (*Dreissena polymorpha*) in the 19th-Early 20th Century // *Diversity*. 2023. Vol. 15, no. 12. P. 1203–1220.
- Voroshilova I.S., Pryanichnikova E.G., Prokin A.A., Sabitova R.Z., Karabanov D.P., Pavlov D.D., Kurina E.M. Morphological and genetic traits of the first invasive population of the asiatic clam *Corbicula fluminea* (OF Müller, 1774) naturalized in the Volga River basin // *Russian Journal of Biological Invasions*. 2021. Vol. 12, no. 1. P. 36–43. DOI:10.1134/S2075111721010148
- Zhulidov A.V., Zhulidov D.A., Pavlov D.F. et al. Expansion of the invasive bivalve mollusk *Dreissena bugensis* (Quagga mussel) in the Don and Volga River Basins: Revisions based on archived specimens // *Ecohydrology & Hydrobiology*. 2005. Vol. 5, no. 2. P. 127–133.

ALIEN SPECIES OF MACROZOOBENTHOS OF THE GORKY RESERVOIR

© 2026 Belova A.P.*, Pryanichnikova E.G.

Papanin Institute for Biology of Inland Waters, RAS, Borok, 152742, Russia
e-mail: *belova_nastya_7@mail.ru

The taxonomic composition and abundance of non-native macrozoobenthos species of the Gorky Reservoir for 2021–2023 have been studied. A total of 10 alien species have been recorded in the benthic communities. The amphipod *Dikerogammarus villosus* (Sowinsky, 1894) was recorded for this reservoir for the first time. The bivalve mollusks *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771) and *D. bugensis* (Andrusov, 1897), as well as the polychaete *Hypania invalida* (Grube, 1860) associated with the dreissenid biocenosis, formed the basis of the alien species abundance and biomass. In the river part of the reservoir, abundance and biomass of alien species was significantly higher than that in the lake part. An increase in the abundance of bivalve mollusks *Corbicula fluminea* (Müller, 1774) and gastropods *Lithoglyphus naticoides* (Pfeiffer, 1828) was noted in comparison with early studies. The results obtained indicate the significant role of alien species in the formation of benthic communities of the Gorky Reservoir and the necessity for further monitoring of their distribution.

Key words: Upper Volga, alien species, zoobenthos, *Dikerogammarus villosus*.