

УДК 574.5 (282.247.416.1)

РАЗНООБРАЗИЕ, ДИНАМИКА РАСПРОСТРАНЕНИЯ И СТРУКТУРНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ ЧУЖЕРОДНЫХ ВИДОВ БЕНТОСА САРАТОВСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

© 2015 Курина Е.М.

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
Институт экологии Волжского бассейна РАН, г. Тольятти
e-mail: ekaterina_kurina@mail.ru

Поступила в редакцию 10.05.2015

На основании результатов исследований 2009–2012 гг. приведена межгодовая и сезонная динамика разнообразия и распространения чужеродных видов в донных сообществах Саратовского водохранилища. Представлена зависимость распространения чужеродных видов от факторов среды: содержания кислорода, ионного состава, температуры, pH и др. Показано, что наибольшей инвазионной активностью среди чужеродных видов на глубоководных участках водохранилища обладают моллюски *Dreissena rostriformis bugensis*, полихеты *Hypania invalida*, амфиподы *Dikerogammarus haemobaphes* и *Chaetogammarus warpachowskyi*, в прибрежной зоне – брюхоногие моллюски *Lithoglyphus naticoides*.

Ключевые слова: чужеродные виды, макрозообентос, Саратовское водохранилище, сезонная динамика, факторы среды, распространение.

Введение

Во второй половине XX столетия вследствие климатических изменений и усиления антропогенного пресса резко ускорились процессы расселения видов из своего исторического ареала и проникновения их в новые регионы. В настоящее время в ряде иностранных публикаций чужеродные виды считаются второй по значению угрозой биоразнообразию (после разрушения мест обитания), одной из угроз естественным экосистемам, устойчивости биологических ресурсов и здоровью людей [Ruesink et al., 1995; Simberloff, 1996; Vitousek et al., 1997; Simberloff, Von Holle, 1999; Everett, 2000; Byers et al., 2002].

Любая интеграция нового вида в сообщество может повлечь за собой изменения в его структуре и функционировании, однако не всегда эти изменения заметны и могут быть выражены количественно, к тому же далеко не все чуже-

родные виды оказывают существенное влияние на функциональные параметры экосистем, поскольку всякая система имеет компенсаторные свойства. В ряде случаев происходит разделение ниш между видом-вселенцем и одним или несколькими нативными видами [Динамика..., 2012]. Даже если конкуренция значительна и заносный вид вытесняет, например, кого-то из представителей аборигенной фауны, он нередко занимает его место в пищевых цепях без особых последствий для экосистемы в целом [Гиляров, 1996; Миркин, Наумова, 2001]. Причём речь не идёт об исчезновении одного из автохтонных видов, а лишь о переходе его в разряд «малочисленных» или «редких». Наиболее сильное воздействие на экосистемы оказывают ключевые виды (например, моллюски рода *Dreissena*), виды, замыкающие трофические цепи, и виды-конкуренты аборигенов [Gollasch, Nehring, 2006].

Материал и методы исследования

Отбор проб бентоса в Саратовском водохранилище производили на 23 станциях прибрежных и глубоководных участков (июнь 2009–2011 гг.) и в устьевых зонах притоков: рек Сок, Самара, Чапаевка, Чагра, Малый Иргиз. Для оценки сезонной динамики и изучения биологии массовых чужеродных видов проведены ежемесячные круглогодичные (2009–2011 гг.) и ежедекадные сборы бентоса (2012 г.) на станции в районе с. Мордово Саратовского вдхр.

Всего в Саратовском вдхр. собрано и обработано 228 количественных и качественных проб. Количественные пробы отбирали дночерпателем Экмана-Берджи с площадью захвата 250 см² и 400 см² по 2 подъёма на станции и дночерпателем ДАК-100 (100 см² x 8). Качественные пробы отбирали гидробиологическим скребком с длиной ножа 20 см и драгой с длиной ножа 40 см (размер ячеек 0.23 мм). Субстрат промывали через сито № 23 и фиксировали 4%-м раствором формальдегида. Моллюски фиксировались 70%-м этанолом. На каждой станции измеряли глубину, скорость течения, определяли тип биотопа, степень зарастания. Температуру воды, рН и содержание кислорода измеряли в поверхностном и придонном горизонтах воды. Сбор и обработка материала проведена с использованием стандартных гидробиологических методов [Жадин, 1960; Методика изучения..., 1975; Руководство по методам..., 1983; Руководство по гидробиологическому..., 1992; Баканов, 2000]. В состав кормового бентоса включены моллюски размером до 1.5 см, без учёта крупных унионид, вивипарид и дрейссенид [Жадин, 1960; Руководство по гидробиологическому..., 1992]. В настоящей работе за мелководную зону принимались участки водохранилища глубиной до 2 м [Буторин, 1986].

Для анализа структуры сообществ зообентоса определяли количество видов и таксонов более высокого ранга (включая чужеродные виды), частоту встречаемости, индекс видового разнообразия Шеннона-Уивера [Shannon, Weaver, 1949]; соотношение численности и биомассы отдельных таксонов, чужеродных и аборигенных видов. Гидрохимический анализ вы-

полнен аккредитованной лабораторией ООО «Центр мониторинга водной и геологической среды», г. Самара. При анализе влияния факторов среды был использован канонический анализ соответствий ССА [Goodall, 1954; Джонгман и др., 1999]. Статистическая обработка проведена с помощью программ Microsoft Excel 2007, PSPP 0.8.1. и Statgraphics plus 5.1.

Район исследований. Саратовское вдхр. образовано в 1967–1968 гг. регулированием стока р. Волги в районе г. Балаково и расположено между плотинами Куйбышевской и Саратовской ГЭС. Саратовское вдхр. относится к Нижней Волге; на севере граничит с Куйбышевским вдхр., на юге – с Волгоградским.

Водохранилище относится к долинно-руслевому типу [Волга..., 1978]. По облику и конфигурации зеркала водохранилища больше напоминает вяло текущую реку, чем водоём замедленного водообмена. Максимальные глубины водохранилища (30 м) отмечаются в нижней части водоёма, в бывшем русле р. Волга. За пределами этого участка Саратовское вдхр. представляет собой неглубокий, хорошо прогреваемый водоём. Преобладают глубины до 10 м, составляющие 71.9% площади (до 2 м – 21.1%, 2–5 м – 25.5%, 5–10 м – 25.3% площади водохранилища) [Сиденко, 1973]. Прибрежье верхнего и особенно среднего участков в основном занято зарослями высшей водной растительности, что создаёт предпосылки для массового развития чужеродных видов фитофильных ракообразных, биомасса которых на таких участках достигает 85% общей биомассы бентоса. Для Саратовского вдхр. характерна высокая проточность: среднегодовой коэффициент водообмена в 4.8 раза выше, чем в Куйбышевском и в 2.7 раза выше, чем в Волгоградском [Чумак, 1989; Попченко, 2001].

Максимальные значения температуры воды отмечаются во второй половине июля – первой половине августа и составляют до 20.3–24.9 °С, а в аномально жаркий 2010 г. – до 25.5 °С. В период исследований (июнь 2009 г.) средняя температура воды в водохранилище составляла 17.4 °С, в июне 2010 г. – 20.4 °С, в июне 2011 г. – 19.5 °С [Селезнёва, Селезнёв, 2011; собственные данные].

На гидрохимический состав воды Саратовского вдхр. оказывают влияние воды Приплотинного плёса Куйбышевского вдхр. Вода в водохранилище относится к гидрокарбонатно-кальциевому типу со средней минерализацией, не превышающей 350 мг/л [Котляр, 1978]. Активная реакция воды летом равна 7.8–8.4, зимой – 7.1–7.4. Содержание кислорода в поверхностном слое 6.0–14.4 мг/л, в придонном – 6.0–12.1 мг/л. Содержание свободной двуокиси углерода изменяется от 2.2 до 27.3 мг/л [Гидрометеорологический режим..., 1978].

Содержание основных биогенных элементов, перманганатной окисляемости и других гидрохимических показателей в 2010 г. в районе с. Мордово приведено в таблице 1.

Трофический статус водохранилища определяется интенсивностью поступления автохтонного органического вещества, образуемого в основном за счёт фотосинтеза фитопланктона [Минеева, 2004]. Сложная гидрологическая структура водохранилищ обуславливает формирование в каждом из них зон с различной биологической продуктивностью и, соответственно, трофностью. Саратовское вдхр. по содержанию хлорофилла «а» оценивается как мезозвтрофное (содержание мезозвтрофных вод в водохранилище – 66%) [Минеева, 2004].

Результаты и обсуждение

За более чем сорокалетний период исследований донных сообществ Саратовского вдхр. по литературным [Нечваленко, 1973; Бородич, 1976; Волга..., 1978; Воронин, Ермохин, 2005; Малинина и др., 2007; и др.] и собственным данным был обнаружен 41 чужеродный вид, из которых 38 видов Понто-Каспийского происхождения, 2 вида – *Lithoglyphus naticoides* (Pfeiffer, 1828) и *Shablogammarus chablensis* (Stguscu, 1943) – Понто-Азовского и 1 вид – *Micruropus wohli* (Dybowskyi, 1874) – субэндемик Байкала. В период исследований 2009–2012 гг. в составе макро- и нектозообентоса Саратовского вдхр. нами выявлен 31 чужеродный вид, из них 1 вид полихет, 1 – олигохет, 2 – пиявок, 4 – брюхоногих и двустворчатых моллюсков и 23 вида ракообразных (13 видов амфипод, 5 – мизид; 4 – кумовых ракообраз-

Таблица 1. Гидрохимический состав воды Саратовского водохранилища в районе с. Мордово (средний участок) в апреле – октябре 2010 г.

Показатель	Концентрация, мг/дм ³
рН	7.81
Растворённый кислород, мг О ₂ /дм ³	8.1
Перманганатная окисляемость, мг О ₂ /дм ³	7.4
БПК ₅ /БПК ₂₀ , мг О ₂ /дм ³	1.56/2.2
ХПК, мг О ₂ /дм ³	17.0
Взвешенные вещества, мг/дм ³	8.3
Сухой остаток, мг/дм ³	241.0
Хлорид-ион, мг/дм ³	32.0
Сульфат-ион, мг/дм ³	61.0
Ион аммония/азот аммонийный, мг/дм ³	0.84/0.66
Нитрит-ион/азот нитритный, мг/дм ³	0.10/0.03
Нитрат-ион/азот нитратный, мг/дм ³	8.43/1.93
Жёсткость общая, еЖ	3.2
Кальций, мг/дм ³	40.5
Магний, мг/дм ³	14
Карбонаты, мг/дм ³	<0.5
Гидрокарбонат-ион, мг/дм ³	99
Железо общее, мг/дм ³	0.22
Хром 3 ⁺ , мг/дм ³	<0.01
Хром, 6 ⁺ , мг/дм ³	<0.01
Медь, мг/дм ³	0.0050
Кадмий, мг/дм ³	<0.001
Никель, мг/дм ³	<0.001
Цинк, мг/дм ³	0.013
Свинец, мг/дм ³	0.0036
Марганец, мг/дм ³	0.038
Алюминий, мг/дм ³	<0.04
Нефтепродукты, мг/дм ³	0.063
Сероводород и сульфид-ион в сумме (в пересчёте на сероводород)	<0.002
Фосфат-ион (по фосфору)	0.09
СПАВ (анион.)	<0.01
Фенолы (летучие)	<0.001

ных; 1 вид изопод) (рис. 1, табл. 2). Общее число чужеродных видов в Саратовском водохранилище составляет менее 20% всего таксономического состава.

В 2009–2012 гг. в Саратовском вдхр. не обнаружены указанные ранее чужеродные виды полихет – *Hypaniola kowalewskyi* (Grimm, 1877), ракообразных – *Pontogammarus sarsi*

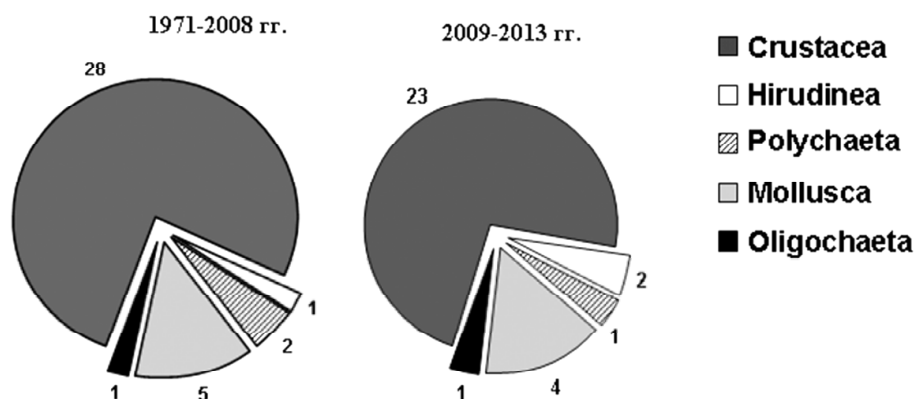


Рис. 1. Число чужеродных видов различных таксономических групп беспозвоночных в Саратовском водохранилище в 1971–2008 гг. (архивные и литературные данные) и в 2009–2012 гг. (собственные данные).

Таблица 2. Состав, максимальные численность (N) и биомасса (B) чужеродных видов макрозообентоса Саратовского водохранилища (2009–2012 гг.)

Таксоны	N (экз./м ²)(max)	B (г/м ²) (max)
Polychaeta		
<i>Hypania invalida</i> (Grube, 1860)	950	5.14
Oligochaeta		
<i>Potamothrix vej dovskiyi</i> Hrab e, 1941	561	0.18
Hirudinea		
<i>Archaeobdella esmonti</i> Grimm, 1876	200	0.104
<i>Caspiobdella fadejewi</i> (Epstein, 1961)	20	0.004
Crustacea		
<i>Chaetogammarus warpachowskyi</i> G.O. Sars, 1894	600	0.70
<i>Chaetogammarus ischnus</i> (Stebbing, 1898)	100	0.92
<i>Dikerogammarus haemobaphes</i> (Eichwald, 1841)	1000	24.01
<i>Dikerogammarus caspius</i> (Pallas, 1771)	100	0.61
<i>Dikerogammarus villosus</i> (Sowinsky, 1894)	20	0.14
<i>Pontogammarus robustoides</i> (G.O. Sars, 1894)	115	0.50
<i>Pontogammarus maeoticus</i> (Sowinsky, 1894)	80	0.43
<i>Pontogammarus obesus</i> (G.O. Sars, 1896)	301	2.48
<i>Shablogammarus chablensis</i> (S. Cărausu, 1943)	726	1.35
<i>Stenogammarus compressus</i> (G.O. Sars, 1894)	150	0.07
<i>Stenogammarus dzjubani</i> (G.O. Sars, 1894)	420	0.29
<i>Stenogammarus similis</i> (G.O. Sars, 1894)	25	0.01
<i>Chelicorophium curvispinum</i> G.O. Sars, 1895	264	0.60
<i>Katamysis warpachowskyi</i> G.O. Sars, 1893	618	0.84
<i>Paramysis ullskyi</i> (Czerniavskyi, 1882)	50	1.22
<i>Paramysis lacustris</i> (Czerniavsky, 1882)	162	0.36
<i>Paramysis intermedia</i> (Czerniavskyi, 1882)	26	0.10
<i>Limnomysis benedeni</i> Czerniavskyi, 1882	10	0.04
<i>Pterocuma sowinskyi</i> (G.O. Sars, 1894)	114	0.21
<i>Pterocuma rostrata</i> (G.O. Sars, 1894)	466	0.45
<i>Pseudocuma cercaroides</i> (G.O. Sars, 1894)	150	0.08
<i>Caspiocuma campylaspoides</i> (G.O. Sars, 1897)	10	0.01
<i>Jaera sarsi</i> Valkanov, 1936	224	0.09
Mollusca		
<i>Dreissena polymorpha polymorpha</i> (Pallas, 1771)	256	65.15
<i>Dreissena rostriformis bugensis</i> (Andrussov, 1847)	32950	10542.7
<i>Lithoglyphus naticoides</i> (Pfeiffer, 1828)	1164	26.47
<i>Theodoxus astrachanicus</i> (Star., Filch., Pirogov, 1994)	80	3.71

(Sowinsky, 1898), *P. abbreviatus* (G.O. Sars, 1894), *Stenogammarus macrurus* (G.O. Sars, 1894), *Micruropus wohli*, *Chelicorophium sowinskyi* (G.O. Sars, 1894), *C. mucronatum* G.O. Sars, 1895, *Pterocuma pectinata* Sowinsky, 1893, *Schizorhynchus bilamellatus* G.O. Sars, 1900, моллюсков – *Adacna colorata* (Eichwald, 1829).

Впервые для Саратовского вдхр. в 2009–2012 гг. нами установлено расселение 3 видов ракообразных: амфипод *Shablogammarus chablensis*, кумовых ракообразных *Pseudocuma cercaroides* (G.O. Sars, 1894) и *Caspicuma campylaspoidea* (G.O. Sars, 1897), а также пиявок *Archaeobdella esmonti* Grimm, 1876.

Сравнение фауны чужеродных видов Куйбышевского и Саратовского водохранилищ показало, что в последнем число видов оксифильных ракообразных значительно больше, что, вероятно, связано с его высокой проточностью и, соответственно, большим содержанием растворённого кислорода в воде.

Среди причин, обусловивших массовое развитие в Саратовском вдхр. высших ракообразных и особенно амфипод, можно назвать также значительные площади мелководий, занятых высшей водной растительностью.

Отметим, что в Саратовское вдхр. не проникли некоторые каспийские виды, зарегистрированные в Волгоградском вдхр.: *Dikerogammarus fluviatilis* (Linné, 1758), *Chelicorophium nobile* G.O. Sars, 1895, *C. meoticum* Sowinsky, 1898, *Stenogammarus deminutus* (Stebbing, 1906), а

также широко распространённый в прибрежной зоне водохранилища бокоплав *Pandorites platycheir* (G.O. Sars, 1896) [Волга..., 1978; Филинова и др., 2008].

Видовое разнообразие чужеродных видов. Максимальные значения индекса видового разнообразия Шеннона, рассчитанного по численности чужеродных видов макрозообентоса, в Саратовском вдхр. зарегистрированы на русле верхнего участка (1.7 бит/экз.), где скорость течения остаётся достаточно высокой (до 1.3 м/с) и где значительное развитие получили оксифильные виды ракообразных. Высокое видовое разнообразие и в прибрежной зоне нижнего участка (1.7 бит/экз.), где на каменисто-галечных грунтах в массе обитают литофильные и фитофильные виды амфипод, кумовых ракообразных и моллюсков. При увеличении температуры воды в 2010 г. наблюдалось преимущественное снижение индекса Шеннона на русле и мелководье практически на всех участках водохранилища (табл. 3). Минимальное значение индекса Шеннона (0.4 бит/экз.) отмечено на русле нижнего участка в 2011 г., где на глубине более 16 м из чужеродных видов в массе обитают моллюски *Dreissena rostriformis bugensis*, полихеты *Hupania invalida* и немногочисленные кумовые ракообразные *Pterocuma sowinskyi*.

Частота встречаемости чужеродных видов. Из общего количества видов-вселенцев водохранилища частоту встречаемости более 50% имели только полихеты *H. invalida* в 2009 г. На рис. 2 представлены наиболее распространённые в водохранилище чужеродные виды, встречаемость которых составляла более 20%. В 2009 г. частота встречаемости более 30% отмечена для амфипод *Chaetogammarus warpachowskyi* (48%), двустворчатого моллюска *Dreissena rostriformis bugensis* (44%), брюхоногого моллюска *Lithoglyphus naticoides* (40%), а также ракообразных *Dikerogammarus haemobaphes*, *Pterocuma sowinskyi* и *Katamysis warpachowskyi* (по 36%).

Таблица 3. Значение индекса видового разнообразия Шеннона (бит/экз.) чужеродных видов на различных участках Саратовского водохранилища (2009–2011 гг.)

Участок водохранилища		2009 г.	2010 г.	2011 г.
Верхний	Русло	1.7	0.5	0.9
	Прибрежье	1.3	1.1	0.6
Средний	Русло	1.6	0.8	0.9
	Прибрежье	1.2	1.4	0.6
Нижний	Русло	1.1	0.7	0.4
	Прибрежье	1.7	1.2	1.2

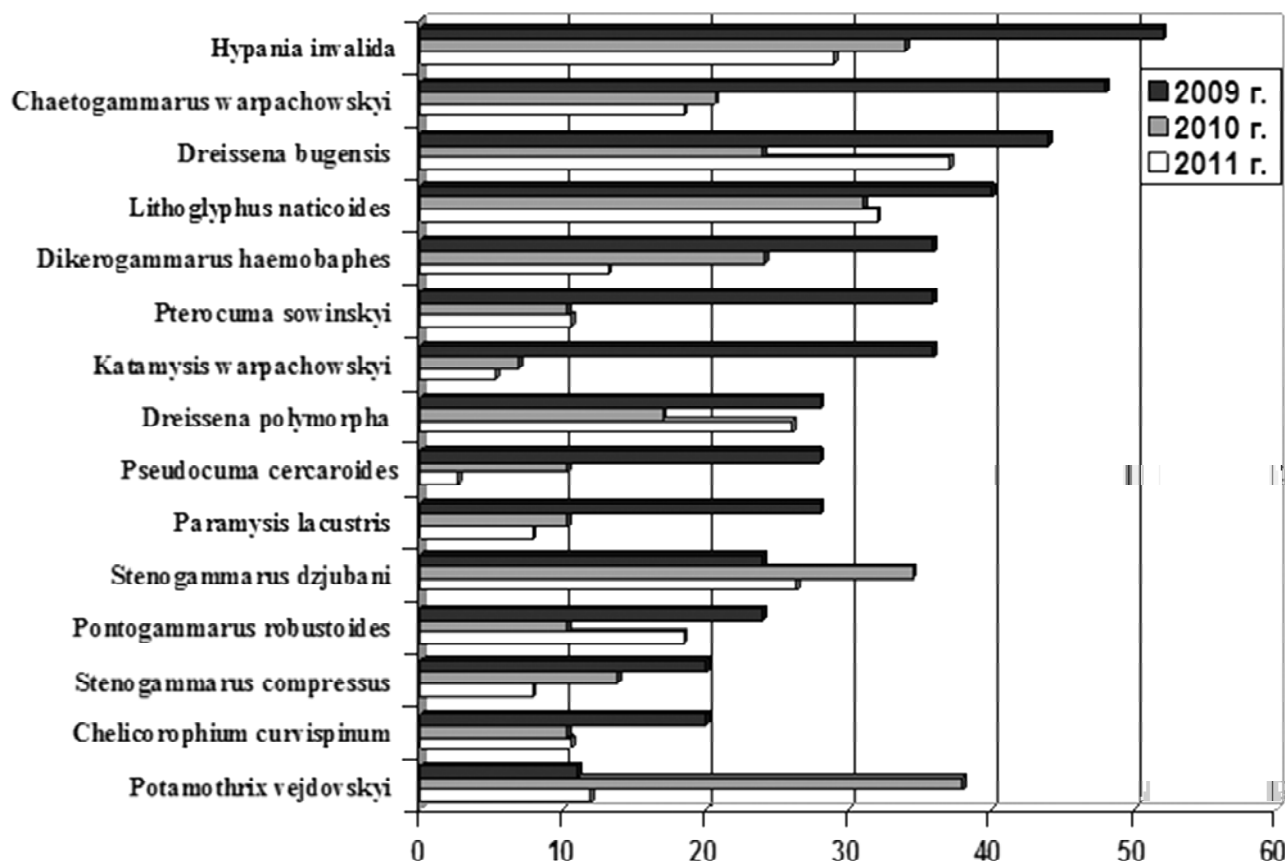


Рис. 2. Частота встречаемости чужеродных видов в Саратовском водохранилище в 2009–2011 гг.

В 2010–2011 гг. отмечена тенденция снижения частоты встречаемости практически всех чужеродных видов, за исключением амфипод *Stenogammarus dzjubani* и олигохет *Potamothrix vej dovskyi*, встречаемость которых в аномально жаркий 2010 г. возросла как на глубоководных, так и прибрежных участках Саратовского вдхр. (рис. 2).

Доля видов-вселенцев в донных сообществах водохранилища. Динамика численности и биомассы чужеродных и аборигенных видов. Доля чужеродных видов (включая крупных моллюсков) в общей численности бентоса на русле составила 65–85% (2009–2011 гг.). В период аномально высоких температур (июнь 2010–2011 гг.) на русловых участках выявлено резкое увеличение численности видов-вселенцев в 6–7 раз (max – 5827 экз./м², 2011 г.). Иная зависимость развития чужеродных видов от температуры отмечена в прибрежье. Так, начиная с 2010 г. на мелководьях отмечено снижение численности вселенцев

(ракообразных и моллюсков) в 6 раз на фоне увеличения доли аборигенных видов (рис. 3а). Кроме того, увеличение температуры в летний период и снижение концентрации растворённого кислорода при интенсивном развитии цианобактерий [Селезнёва, Селезнёв, 2011; Номоконова, Паутова 2013], сопровождается снижением численности ракообразных.

Биомасса чужеродных видов на глубоководных и прибрежных участках составляет более 90% от общей биомассы бентоса. Без учёта дрейссены биомасса «мягкого» бентоса была максимальной в прибрежье – до 7.8 г/м², а на русле не превышала 0.86 г/м². В 2010–2011 гг. при увеличении температуры придонного горизонта воды биомасса «мягкого» бентоса возросла на русловых участках до 3.66 г/м², где доля видов-вселенцев (ракообразные, полихеты, моллюски) составила более 50%. (рис. 3б).

Среди видов-вселенцев в глубоководных районах водохранилища по численности доминировали ракообразные, доля которых в

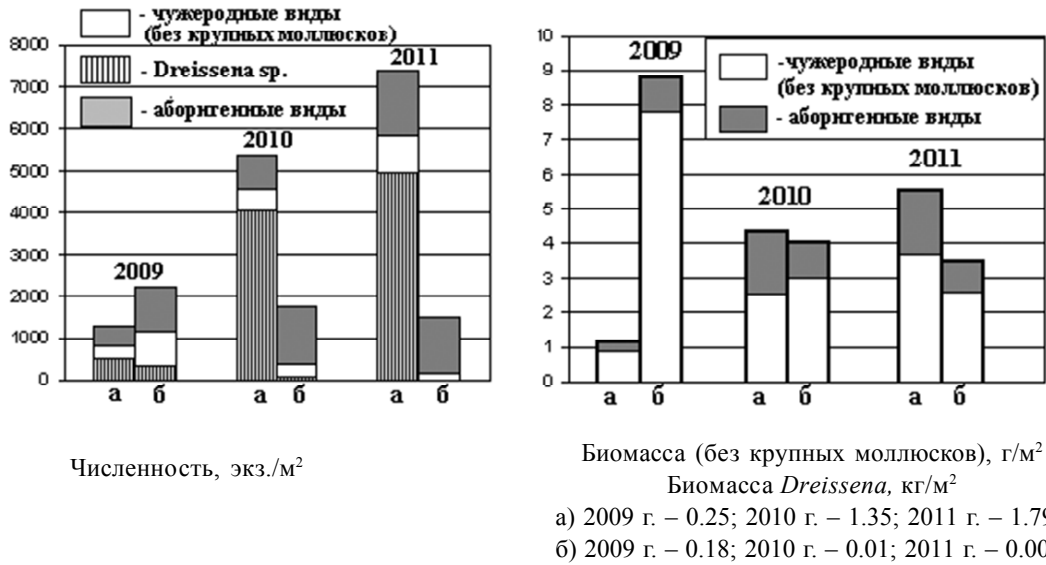


Рис. 3. Динамика численности и биомассы чужеродных и аборигенных видов на русле (а) и в прибрежье (б) Саратовского водохранилища (2009–2011 гг.)

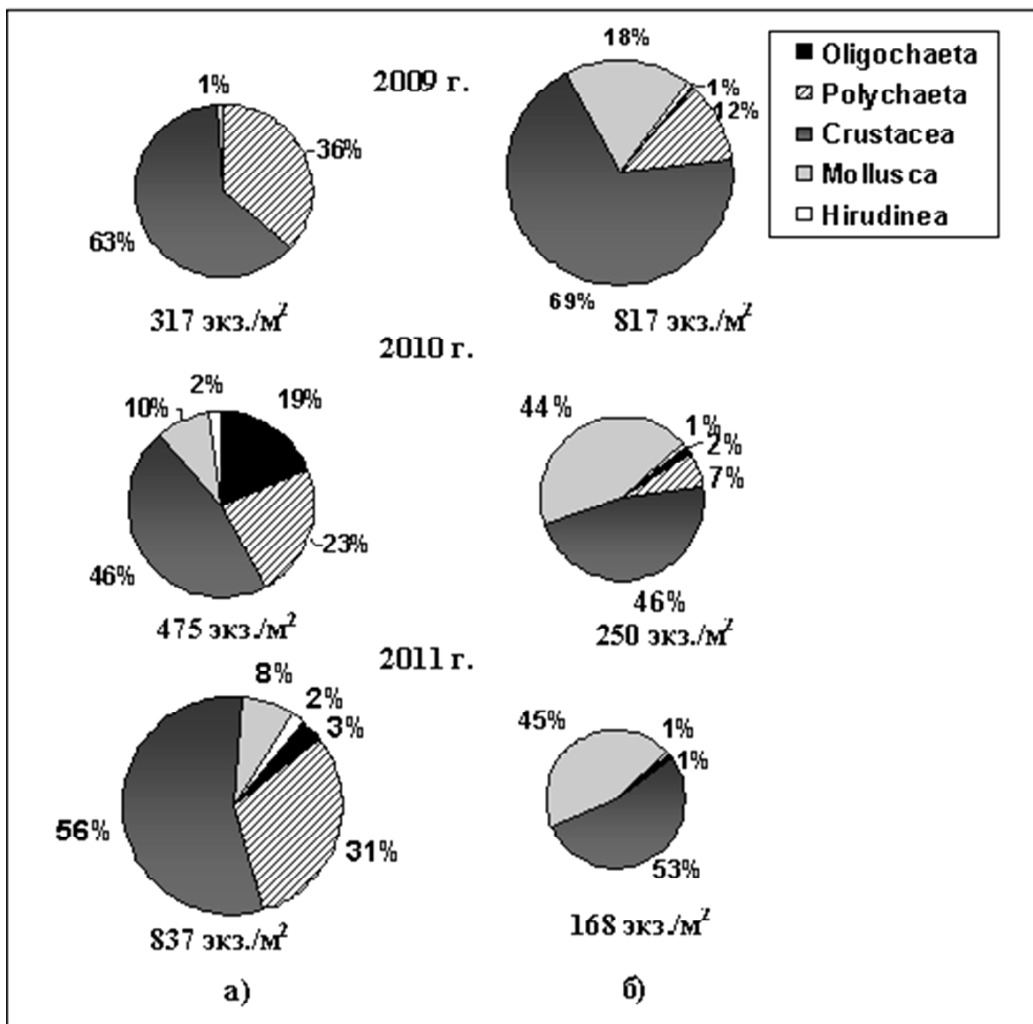


Рис. 4. Доля численности различных таксонов чужеродных видов макрозообентоса (без учёта моллюсков рода *Dreissena*) в глубоководных (а) и прибрежных (б) районах Саратовского водохранилища в 2009–2011 гг.

2009–2011 гг. составляла 46–63% от общей численности бентоса (рис. 4а). Второй по доминированию группой чужеродных видов на русловых и пойменных участках являются полихеты, которые в водохранилище представлены одним видом *Hypania invalida* (рис. 4а).

В прибрежной зоне водохранилища в 2009 г. основную долю чужеродных видов составляли ракообразные – 69%. В период исследований после аномально жаркого 2010 г. их доля в общей численности вселенцев заметно снизилась (рис. 4б), тогда как значительное развитие получили моллюски. Так, *Lithoglyphus naticoides* в массе освоил песчаные биотопы прибрежной зоны водохранилища.

Соотношение биомассы основных систематических групп чужеродных видов макрозообентоса (без учёта моллюсков рода *Dreissena*) в глубоководных и прибрежных районах Саратовского вдхр. в 2009–2011 гг. представлено на рис. 5. В 2009 г. на русловых и пойменных участках водохранилища преобладали полихеты (48%) и ракообразные (37%), в прибрежье – моллюски (51%) и ракообразные (48%). В 2010–2011 гг. заметно возросла доля чужеродных видов моллюсков (в основном *Lithoglyphus naticoides*) как на мелководье, так и на русле (54–94% биомассы вселенцев) при резком снижении доли полихет на глубоководных участках водохранилища (до 12% биомассы

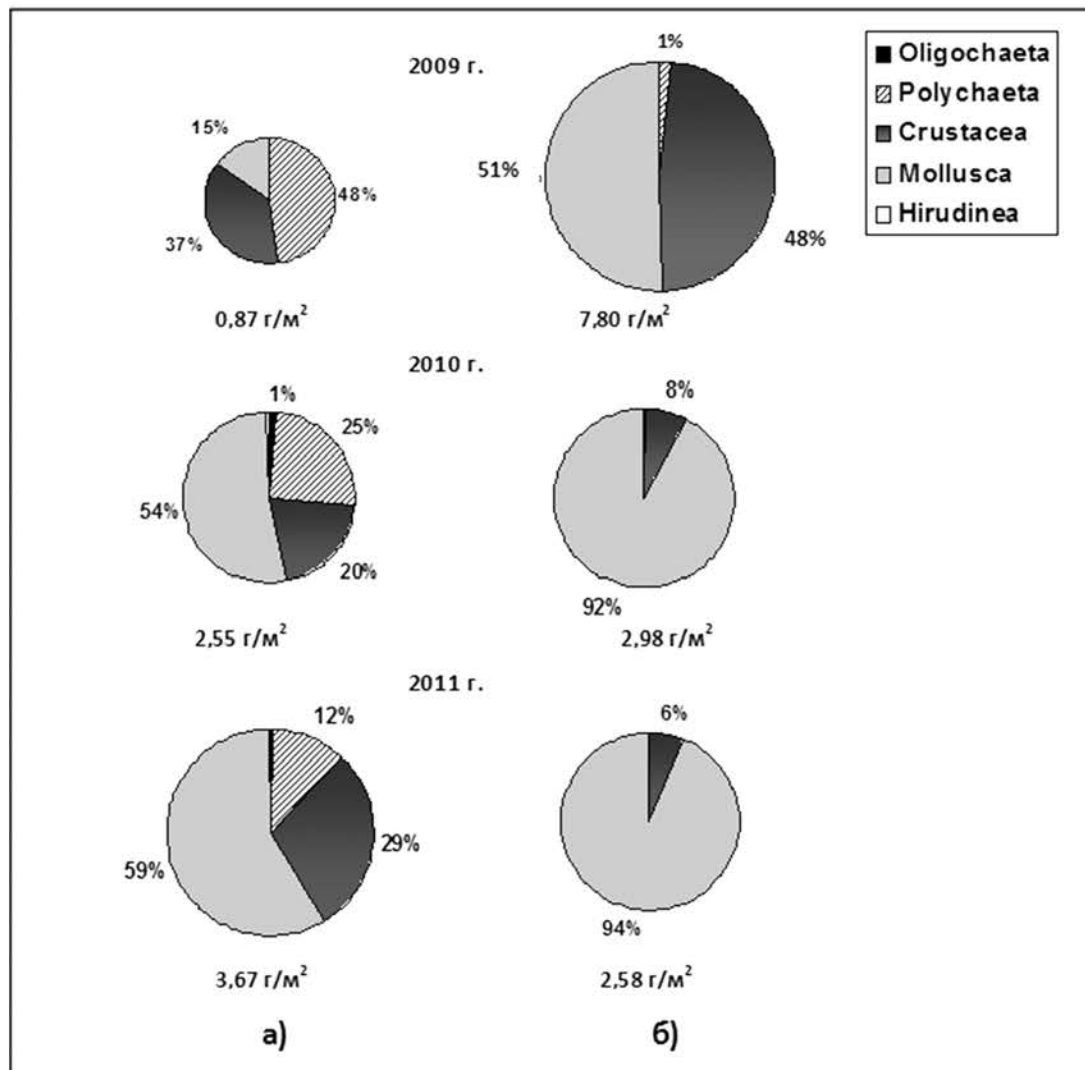


Рис. 5. Доля биомассы различных систематических групп чужеродных видов макрозообентоса (без учёта моллюсков рода *Dreissena*) в глубоководных (а) и прибрежных (б) районах Саратовского водохранилища в 2009–2011 гг.

вселенцев в 2011 г.) и доли ракообразных – в прибрежье (до 6% в 2011 г.).

Сезонная динамика чужеродных видов ракообразных и моллюсков в Саратовском вдхр. в 2012 г. представлена по данным распределения видов-вселенцев на пойменном участке водохранилища в районе с. Мордово на глубине 6 м (сильно заиленные грунты с растительными остатками и значительным развитием моллюсков рода *Dreissena*, в летний период, частично зарастает высшей водной растительностью) и прибрежном участке водохранилища на глубине 1 м (заиленный песок).

Crustacea. Анализ динамики численности макрозообентоса на пойменной станции водохранилища показал, что развитие чужеродных видов ракообразных в значительной степени определяется температурным режимом и весенним колебанием уровня воды в водохранилище. Так, в мае 2012 г. в районе с. Мордово наблюдалось повышение уровня воды в водохранилище в среднем на 1.5 м. Минимальная численность ракообразных в течение всего вегетационного периода наблюдалась в апреле – мае (период весеннего половодья), а также в сен-

тябре – ноябре, что связано со снижением температуры воды и гибелью половозрелых особей, закончивших размножение. Максимум численности отмечен в конце июня в период массового развития молоди мизид *Katamysis warpachowskyi* (83% численности) и в меньшей степени амфипод *Chaetogammarus warpachowskyi* (9%). Отметим, что температура воды в водохранилище в этот период ещё не достигла своего максимума и составляла 23.5 °С. При дальнейшем увеличении температуры воды до 26.3 °С наблюдалось постепенное уменьшение численности всех видов ракообразных (рис. 6). Миграция прибрежных видов амфипод *Stenogammarus dzjubani* и кумовых раков *Pterocuma rostrata* с мелководий водохранилища на пойменные участки, а также развитие крупных самцов мизид *Paramysis ullskyi* и *P. lacustris* вызвали незначительное увеличение численности ракообразных в октябре. Однако при дальнейшем снижении температуры воды в ноябре на станции отмечены немногочисленные крупные самцы амфипод *Pontogammarus robustoides* и половозрелые самцы и самки *Chaetogammarus warpachowskyi*.



Рис. 6. Сезонная динамика численности ракообразных в районе с. Мордово, h=6 м, Саратовское водохранилище, 2012 г.

Сезонная динамика биомассы ракообразных отражает, прежде всего, особенности жизненного цикла крупных видов амфипод и мизид, а именно, сроки появления новой генерации и элиминацию размножившихся взрослых особей. На пойменном участке водохранилища отмечено 3 пика биомассы (рис. 7): первый пик приходится на май и связан с появлением крупных половозрелых самцов и самок прошлогодних генераций *Paramysis ullskyi* и *Pontogammarus robustoides*, которые собираются на пойменных участках водохранилища для размножения. Пик биомассы в июне связан с массовым размножением мизид *Katamysis warpachowskyi*. С июля по сентябрь наблюдалось постепенное снижение биомассы, вероятно в связи с тем, что многие виды ракообразных в этот период предпочитают хорошо прогреваемые участки открытых мелководий для размножения. В октябре отмечен максимум биомассы высших ракообразных (0.53 г/м^2), более 90% которой составляли крупные половозрелые самцы мизид *Paramysis ullskyi* и *P. lacustris*.

Mollusca. Анализ сезонной динамики численности и биомассы *Dreissena rostriformis*

bugensis показал, что развитие моллюска в значительной степени связано с изменением температуры в водохранилище (рис. 8, 9). Так, при увеличении температуры воды в мае – июле наблюдалось постепенное увеличение численности и биомассы моллюсков, в августе отмечен температурный максимум ($26.3 \text{ }^\circ\text{C}$), а также пик численности (746 экз./м^2) и биомассы (1085.3 г/м^2). Дальнейшее снижение температуры воды в осенний период сопровождалось резким сокращением количественных показателей *D. r. bugensis* более чем в 6 раз; незначительное увеличение биомассы в октябре связано с развитием крупных особей моллюска.

Максимальные значения численности и биомассы моллюска *D. p. polymorpha* (141 экз./м^2 и 37.7 г/м^2 , соответственно) отмечены в конце мая в период массового размножения моллюска. Из литературных источников известно, что нерест *D. p. polymorpha* в разных точках ареала начинается при температуре близкой к $15 \text{ }^\circ\text{C}$ [Дрейссена..., 1994], что согласуется с нашими данными – нерест моллюска в Саратовском вдхр. начинается при температуре $13.5 \text{ }^\circ\text{C}$.



Рис. 7. Сезонная динамика биомассы ракообразных на пойменной станции в районе с. Мордово ($h=6 \text{ м}$), Саратовское водохранилище, 2012 г.

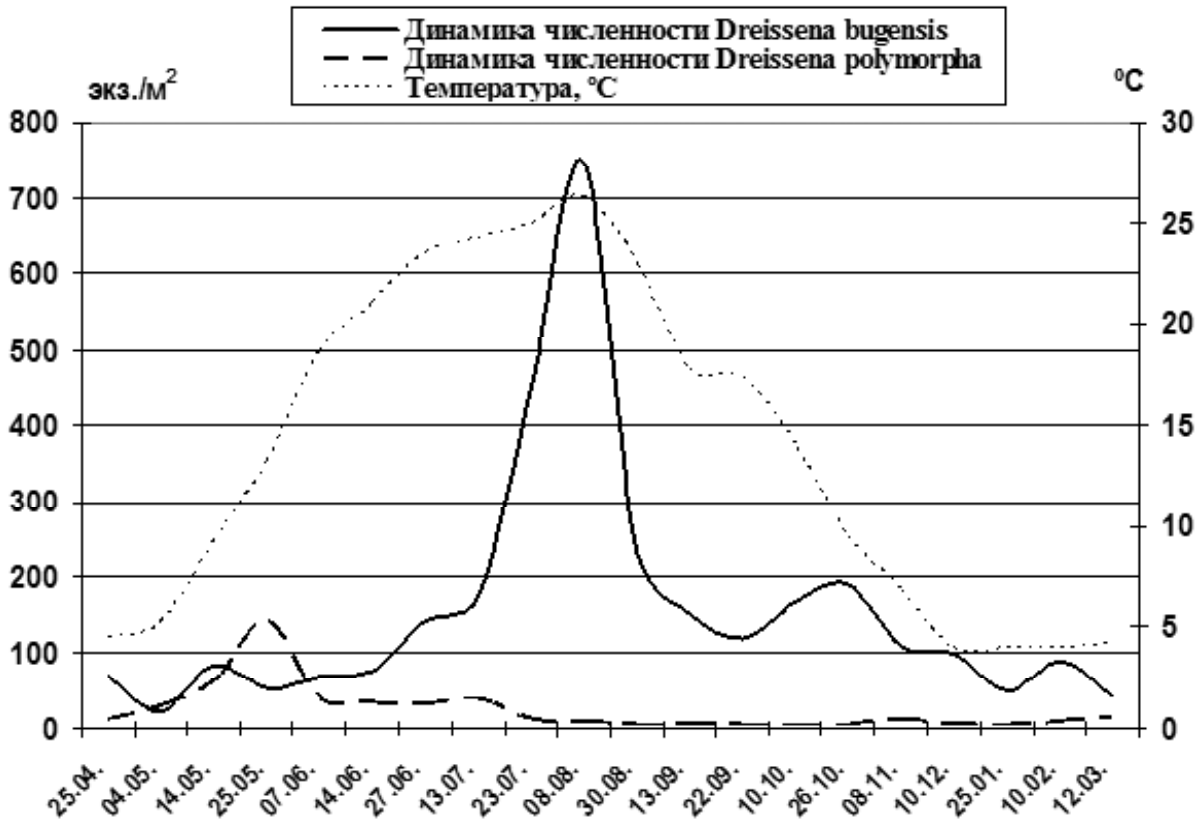


Рис 8. Сезонная динамика численности *D. r. bugensis* и *D. p. polymorpha* на пойменной станции в районе с. Мордово (h=6 м), Саратовское водохранилище, 2012 г.

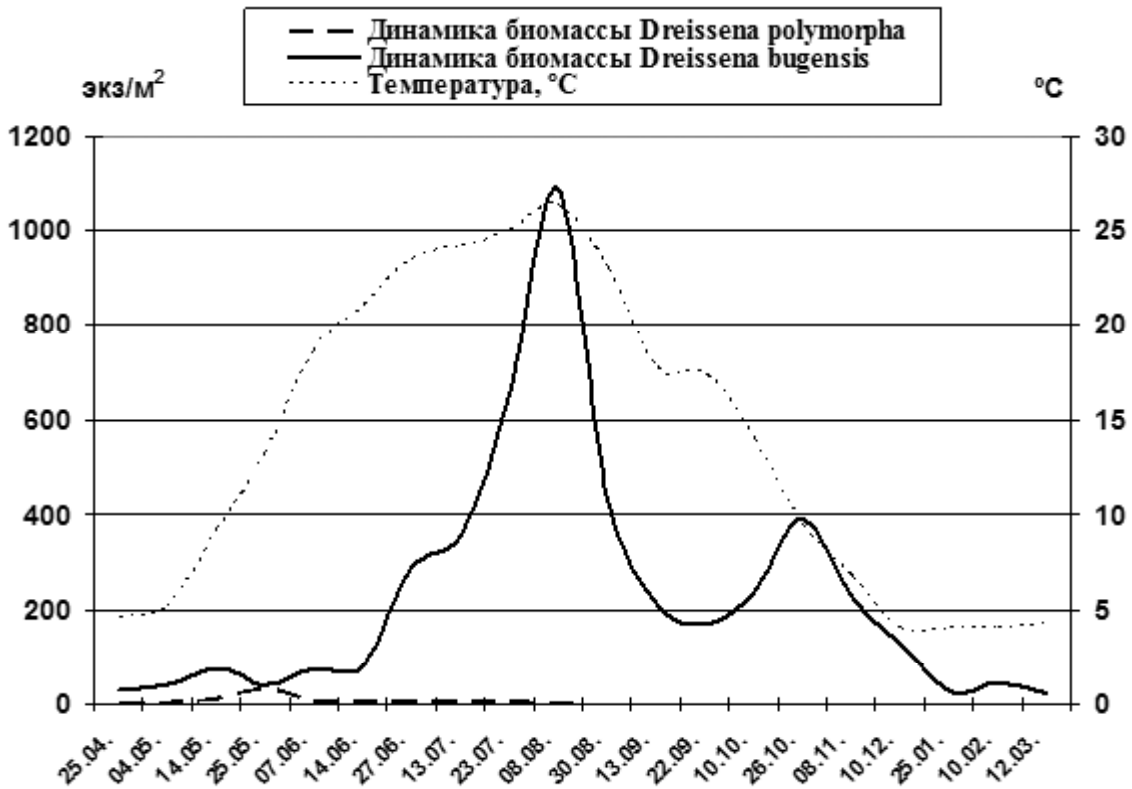


Рис 9. Сезонная динамика биомассы *D. r. bugensis* и *D. p. polymorpha* на пойменной станции в районе с. Мордово (h=6 м), Саратовское водохранилище, 2012 г.

Дальнейшее снижение численности и биомассы *D. p. polymorpha* в летний период, вероятно, в значительной степени определяется конкурентными отношениями с *D. r. bugensis*, достигающим максимального развития в июле – августе, и в меньшей степени температурным режимом. В осенние и зимние месяцы моллюск *D. p. polymorpha* отмечался единично.

Анализ сезонной динамики численности и биомассы *Lithoglyphus naticoides* на прибрежной станции ($h=1.0$ м) показал, что минимальная численность и биомасса моллюска наблюдалась в период весеннего половодья в апреле – мае, а также при снижении температуры воды до 13.5 °C в середине октября (рис. 10, 11). В ноябрьских пробах моллюск в прибрежье не обнаружен. Размножение *L. naticoides* происходит с июня по сентябрь, пик численности (295 экз./м²) отмечен в начале августа при максимальной температуре воды 27.0 °C, пик биомассы (14.3 г/м²) – в конце августа при увеличении средних размеров тела моллюска.

Таким образом, численность и биомасса чужеродных видов ракообразных и моллюсков на пойменном участке Саратовского вдхр. были наибольшими в летний период, постепенно возрастая с конца апреля и снова снижаясь к концу осени. Также отмечено осеннее увеличение численности и биомассы ракообразных (в основном, мизид) и моллюска *Dreissena rostriformis bugensis* (третья декада сентября – октябрь). Максимальные значения численности ракообразных, моллюсков *D. r. bugensis* и *Lithoglyphus naticoides* отмечены при увеличении температуры воды до 26.3 – 27.0 °C. Пик численности и биомассы *Dreissena polymorpha polymorpha* наблюдался в мае. Дальнейшее снижение количественных показателей *D. p. polymorpha* в летний период, вероятно, в значительной степени связано с конкурентными отношениями с *D. r. bugensis*.

Зависимость развития чужеродных видов от изменения факторов среды в течение вегетационного периода. Математические методы прямой ординации [Goodall, 1954; Джонгман и др., 1999] позволяют отобразить

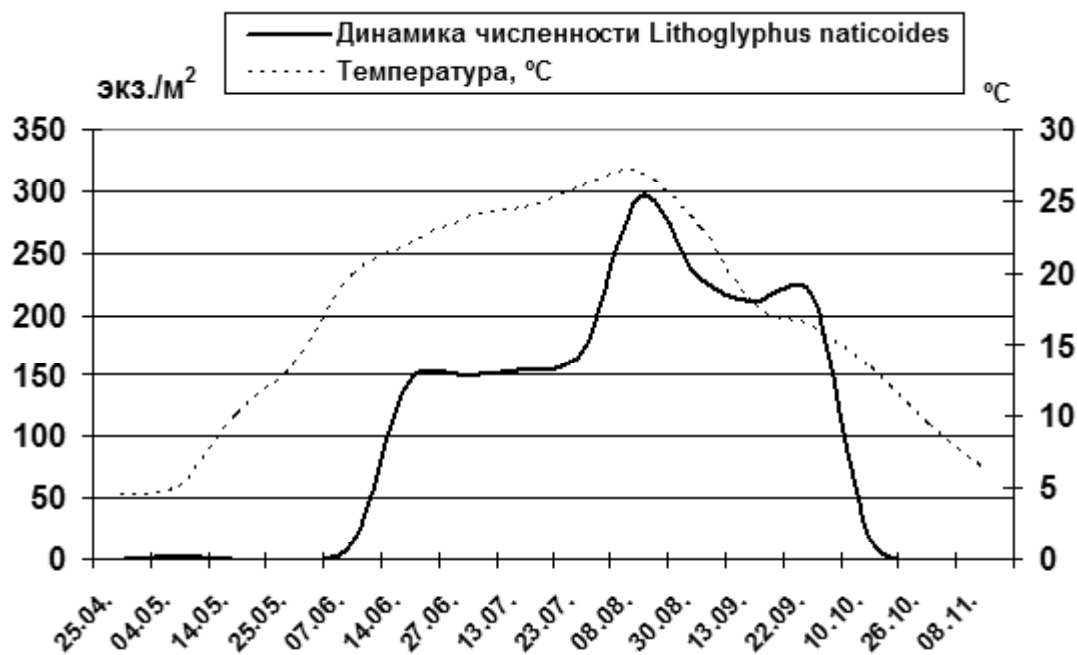


Рис. 10. Сезонная динамика численности *L. naticoides* на прибрежной станции в районе с. Мордово ($h=1$ м), Саратовское водохранилище, 2012 г.

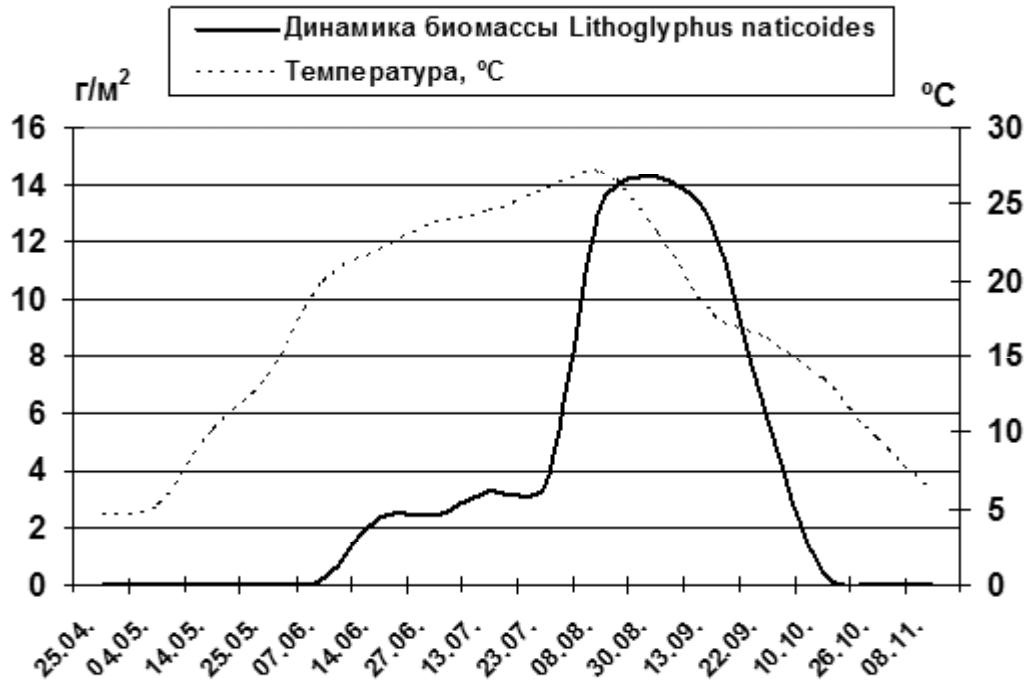


Рис. 11. Сезонная динамика биомассы *L. naticoides* на прибрежной станции в районе с. Мордово (h=1 м), Саратовское водохранилище, 2012 г.

изменения состава чужеродных видов моллюсков в зависимости от экологических градиентов водной среды (векторы содержания кислорода, ионного состава, температуры и др.) на постоянной станции в районе с. Мордово. При анализе влияния факторов среды, которые зависят друг от друга, нами был ис-

пользован канонический анализ соответствий ССА (рис. 12).

Анализ ординационной диаграммы позволяет выявить ключевые факторы, сезонно влияющие на распределение чужеродных видов. Так, стратегия реагирования численности *Dreissena polymorpha polymorpha* на измене-

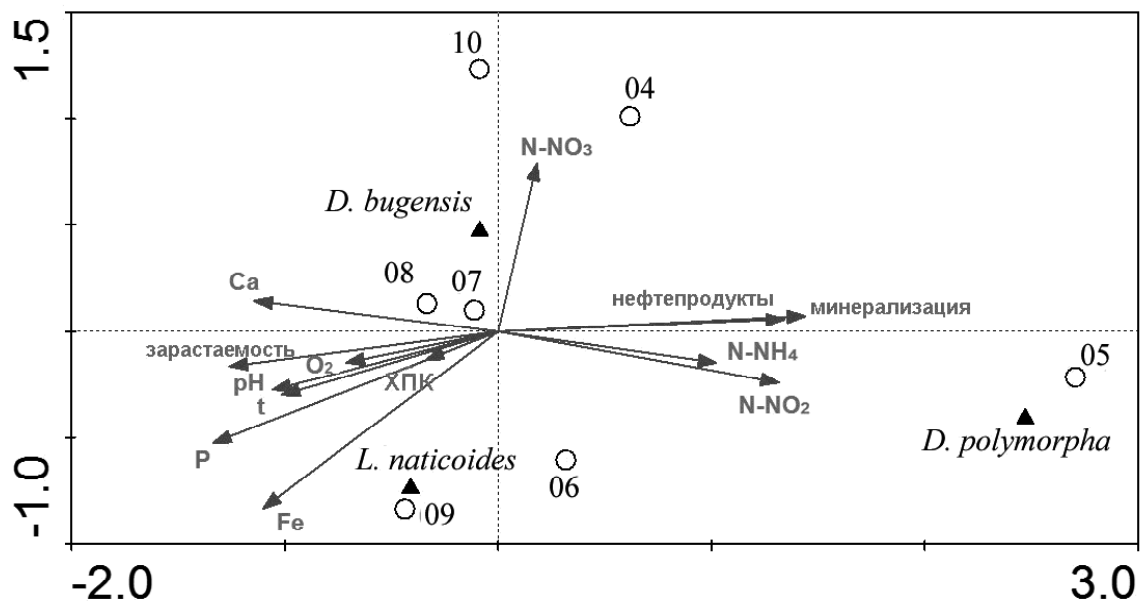


Рис. 12. Ординационная диаграмма ССА взаимосвязи факторов среды и состава чужеродных видов моллюсков на пойменном участке Саратовского водохранилища (04–10 – месяцы отбора проб; векторы: t – температура воды, O₂ – содержание кислорода в поверхностном слое воды, P – фосфор минеральный).

ние биогенных элементов, нефтепродуктов и содержание ионов марганца проявляется в начале мая (рис. 12). Это положение подтверждается и отдельными литературными фактами [Шкорбатов и др., 1994; Орлова, 2010]. При интенсивном расселении моллюска *Dreissena rostriformis bugensis* более значительное влияние в летние месяцы имеют биогенные элементы и содержание ионов кальция, необходимое для формирования раковины моллюска [Дрейссена..., 1994; Nichols, 1996; Orlova et al., 2005; Орлова, 2011]. Фактор скорости течения в исследованных водохранилищах не оказывает влияния на пассивный снос личинок и не ограничивает поддержание численности их донных поселений [Кирпиченко, 1997; Buchan, Padilla, 1999; Щербина, 2009; и др.]. Прослеживается наиболее устойчивая комбинация воздействия разных факторов (температура, pH, содержание кислорода в воде, уровень загрязнения органическими веществами, концентрации ионов железа, фосфора) на развитие и распространение моллюска *Lithoglyphus naticoides* осенью при его распространении в прибрежной зоне водохранилищ. *L. naticoides* не отличается повышенной чувствительностью к загрязнению [Wegl, 1983]. Факторами, ограничивающими распространение *L. naticoides* в северном направлении, считаются низкая минерализация воды и дефицит кислорода в конце зимы [Шарапова, 2007; Яковлев и др., 2009].

Таким образом, в донных сообществах Саратовского вдхр. за весь период исследований обнаружен 31 чужеродный вид, среди которых преобладают ракообразные и моллюски, что определяется значительным потенциалом их представителей к перемещению через географические барьеры и выживанием в новых местообитаниях с последующим формированием самоподдерживающихся популяций. Трансформация среды обитания, вызванная климатическими изменениями, влияет на структуру сообществ, создаёт предпосылки для вселения новых видов и формирования биологического разнообразия. Типологические особенности Саратовского вдхр. (относительно высокая скорость течения в верхнем участке, высокая

зарастаемость макрофитами, значительные площади мелководий и др.) обуславливают различия видового состава, структуры и разнообразия чужеродных видов донных сообществ в прибрежной и глубоководной зонах. В период исследований в Саратовском вдхр. доля видов-вселенцев от общей биомассы «мягкого» бентоса составила в среднем 23% в прибрежье водохранилища и 38% на глубоководных участках. Массовое развитие на русле и пойме имеют моллюски рода *Dreissena*, полихеты *Hypnia invalida*, амфиподы *Dikergammarus haemobaphes* и *Chaetogammarus warpachowskyi*, на мелководьях – моллюски *Lithoglyphus naticoides*. В связи с тем, что нарушенные местообитания в большей степени восприимчивы к успешной натурализации вселенцев, чем ненарушенные [Биологические..., 2004], следует ожидать новых инвазий водных беспозвоночных в водохранилища Средней и Нижней Волги.

Работа выполнена при финансовой поддержке грантов РФФИ №16-34-00108 и № 15-04-03341.

Литература

- Баканов А.И. Использование зообентоса для мониторинга пресноводных водоёмов // Биол. внутр. вод. 2000. № 1. С. 68–83.
- Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах / Под ред. А.Ф. Алимова, Н.Г. Богуцкой. М.; СПб.: Товарищество научных изданий КМК, 2004. 436 с.
- Бородич Н.Д. Представители понтокаспийской фауны в водохранилищах Средней и Нижней Волги в 1971–1974 гг. // Биол. внутр. вод. Информ. Бюлл. 1976. № 29. С. 35–36.
- Буторин Н.В. Особенности гидрологических процессов в мелководных зонах равнинных водохранилищ // Водные ресурсы. 1986. № 2. С. 3–10.
- Волга и её жизнь. Л.: Наука, 1978. 348 с.
- Воронин М.Ю., Ермохин М.В. Видовой состав бентоса водоёма-охладителя Балаковской АЭС и прилегающих водоёмов // В сб.: Биоресурсы и биоразнообразие экосистем Поволжья. Межд. симпозиум. Саратов, 2005. С. 214–216.
- Гидрометеорологический режим озёр и водохранилищ СССР. Куйбышевское и Саратовское водохранилища. Л.: Гидрометеоздат, 1978. 269 с.
- Гиляров А.М. Мнимые и действительные проблемы биоразнообразия // Усп. соврем. биол. 1996. Т.16, № 4. С. 493–506.

- Джонгман Р.Г.Г., Тер Браак С.Дж.Ф., Ван Тонгерен О.Ф.Р. Анализ данных в экологии сообществ и ландшафтов. М.: РАСХН, 1999. 306 с.
- Динамика биологического разнообразия и биоресурсов континентальных водоёмов / Под ред. А.Ф. Алимова, С.М. Голубкова. СПб.: Наука, 2012. 369 с.
- Дрейссена *Dreissena polymorpha* (Pall.) (Bivalvia, Dreissenidae): Систематика, экология и практическое значение. М.: Наука, 1994. 240 с.
- Жадин В.И. Методы гидробиологического исследования. М.: Высшая школа, 1960. 190 с.
- Кирпиченко М.Я. Проблема плотности в гидробиологии. Тольятти: Изд-во ИБВВ, 1997. 92 с.
- Котляр С.Г. Влияние загрязнения на гидрохимический режим Саратовского водохранилища // Тр. Сар. отд. ГосНИОРХ. 1978. Т. 16. С. 26–38.
- Малинина Ю.А., Далечина И.Н., Джаяни Е.А. и др. Характеристика гидробиоценозов пойменных мелководий Саратовского водохранилища (на примере Безенчукской поймы) // В сб.: Состояние, охрана, воспроизводство и устойчивое использование биологических ресурсов внутренних водоёмов. Мат. междунауч.-практ. конф. Волгоградское отд. ФГНУ ГосНИОРХ. Волгоград, 2007. С. 187–189.
- Методика изучения биогеоценозов внутренних водоёмов. М.: Наука, 1975. 240 с.
- Минеева Н.М. Растительные пигменты в воде волжских водохранилищ. М.: Наука, 2004. 156 с.
- Миркин Б.М., Наумова Л.Г. Адвентивизация растительности: инвазивные виды и инвазительность сообществ // Усп. соврем. биол. 2001. Т. 121. № 6. С. 550–562.
- Нечваленко С.П. Донная фауна в первые четыре года после заполнения водохранилища // В сб.: Саратовское водохранилище. Труды Саратовского отделения ГосНИОРХ / Под ред. А.Н. Яковлева, В.П. Выюшкова, Т.К. Небольсина. Саратов: Приволжское книжное издательство, 1973. С. 94–103.
- Номоконова В.И., Паутова В.Н. Первичная продукция фитопланктона в Куйбышевском и Саратовском водохранилищах в летние сезоны 2009–2011 гг. // Известия СНЦ РАН. 2013. Т. 15, № 3. С. 185–193.
- Орлова М.И. Биологические инвазии моллюсков в континентальных водах Голарктики: Автореф. дисс. ... доктора биол. наук. СПб., 2010. 47 с.
- Орлова М.И. Биологическая инвазия – горнило для эволюции // Экологическая генетика человека. 2011. Т. 9, № 3. С. 33–46.
- Попченко И.И. Видовой состав и динамика фитопланктона Саратовского водохранилища. Тольятти, 2001. 148 с.
- Руководство по гидробиологическому мониторингу пресноводных экосистем. СПб.: Гидрометеоздат, 1992. 318 с.
- Руководство по методам гидробиологического анализа поверхностных вод и донных отложений. Л.: Гидрометеоздат, 1983. 240 с.
- Селезнёва А.В., Селезнёв В.А. Опыт экологического нормирования биогенной нагрузки на примере Саратовского водохранилища // Известия СНЦ РАН. 2011. Т. 13, № 5. С. 26–31.
- Сиденко В.И. Некоторые сведения о гидрологических и гидрохимических условиях Саратовского водохранилища в годы его становления // Тр. Сарат. отд. ГосНИОРХ. Саратов, 1973. Т. 12. С. 23–39.
- Филинова Е.И., Малинина Ю.А., Шляхтин Г.В. Биоинвазии в макрозообентосе Волгоградского водохранилища // Экология. 2008. № 3. С. 206–210.
- Чумак В.К. Перспективы рыбохозяйственного использования Саратовского водохранилища // Пути рационального рыбохозяйственного использования волжских водохранилищ / Тр. ГосНИОРХ. Л., 1989. Вып. 303. С. 63–67.
- Шарапова Т.А. Моллюски перифитона равнинных водоёмов Западной Сибири. Моллюски: Морфология, таксономия, филогения, биогеография и экология // Седьмое совещание по изучению моллюсков. Сб. научных работ. СПб., 2007. С. 280–283.
- Шкорбатов Г.Л., Карпевич А.Ф., Антонов П.И. Экологическая физиология // Дрейссена *Dreissena polymorpha* (Pall.) (Bivalvia, Dreissenidae): Систематика, экология, практическое значение. М.: Наука, 1994. С. 67–108.
- Щербина Г.Х. Изменение видового состава и структурно-функциональных характеристик макрозообентоса водных экосистем Северо-Запада России под влиянием природных и антропогенных факторов: Автореф. дис. ... доктора биол. наук. СПб., 2009. 49 с.
- Яковлев В.А., Ахметзянова Е.Ш., Яковлева А.В. Встречаемость, распределение и размерно-весовые характеристики *Lithoglyphus naticoides* (Gastropoda, Hydrobiidae) в верхней части Куйбышевского водохранилища // Росс. журн. биол. инвазий. 2009. № 1. С. 39–52.
- Buchan L.A.J., Padilla D.K. Estimating the probability of long-distance overland dispersal of invading aquatic species // Ecol. Applications. 1999. V. 9. P. 254–265.
- Byers J.E., Reichard S., Randall J.M., Parker I.M., Smith C.S., Lonsdale W.M., Atkinson I.A., Seasted T.R., Williamson M. Directing research to reduce the impacts of nonindigenous species // Conservation Biology. 2002. V. 16, No 3. P. 630–640.
- Everett R.A. Patterns and pathways of biological invasions // Trends Ecol. Evol. 2000. V. 15. P. 177–178.
- Gollasch S., Nehring S. National checklist for aquatic alien species in Germany // Aquatic Invasions. 2006. V. 1, No 4. P. 245–269.
- Goodall D.W. Objective methods for the classification of vegetation. III. An essay in the use of factor analysis // Austral. J. Bot. 1954. V. 2. P. 304–324.
- Nichols S.J. Variations in the reproductive cycle of *Dreissena polymorpha* in Europe, Russia and North America // Amer. Zool. 1996. V. 36. P. 311–325.

- Orlova M.I., Muirhead J.R., Antonov P.A., Shcherbina G.H., Starobogatov Y.I., Biochino G.I., Therriault T.W., MacIsaac H.J. Range expansion of quagga mussels *Dreissena rostriformis bugensis* in the Volga River and Caspian Sea basin // *Aquat. Ecol.* 2005. V. 38. P. 561–573.
- Ruesink J.L., Parker I.M. et al. Reducing the risks of Non-indigenous Species introductions // *Bioscience.* 1995. V. 45. P. 465–477.
- Shannon C.E., Weaver W. The mathematical theory of communication. Urbana: Univ. of Illinois. Press., 1949. 117 pp.
- Simberloff D. Impacts of introduced species in the United States // *Consequences.* 1996. V. 2, No 2. P. 13–22.
- Simberloff D., Von Holle B. Positive interactions of nonindigenous species: invasional meltdown? // *Biological Invasions.* 1999. V. 1. P. 21–32.
- Vitousek P.M., D'Antonio C.M., Loope L.L., Rejmanek M., Westbrooks R. Introduced species: a significant component of human-caused global change // *N. Z. J. Ecology.* 1997. V. 21. P. 1–16.
- Wegl R. Index für Limnosaprobität // *J. Wasser und Abwasser.* 1983. Bd. 26. S. 1–175.

DIVERSITY, DYNAMICS OF DISTRIBUTION AND STRUCTURE OF COMMUNITIES OF BENTHIC ALIEN SPECIES IN SARATOV RESERVOIR

© 2015 Kurina E.M.

Institute of Ecology of the Volga River Basin of the RAS,
e-mail: ekaterina_kurina@mail.ru

The long-term and seasonal dynamics of the diversity and distribution of alien species in benthic communities of the Saratov Reservoir based on the results of the studies during the period of 2009–2012 are given. Dependence of alien species distribution on environmental factors, such as oxygen content, ion composition, temperature, pH, and others, is shown. It is shown that the highest invasive activity among alien species in the deep waters of the reservoir is inherent to the mussels *Dreissena rostriformis bugensis*, polychaete *Hypania invalida*, amphipods *Dikerogammarus haemobaphes* and *Chaetogammarus warpachowskyi*, and in the shallow waters – to gastropods *Lithoglyphus naticoides*.

Key words: alien species, macrozoobenthos, Saratov Reservoir, seasonal dynamics, environmental factors, distribution.