

ОСОБЕННОСТИ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ЧУЖЕРОДНЫХ ВИДОВ МАКРОЗООБЕНТОСА В ЗАЛИВАХ ВОДОХРАНИЛИЩ (НА ПРИМЕРЕ ВОДОЁМОВ СРЕДНЕЙ И НИЖНЕЙ ВОЛГИ)

© 2020 Курина Е.М.

Самарский федеральный исследовательский центр РАН, Тольятти 445003, Россия;
Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва 119071, Россия;
e-mail: ekaterina_kurina@mail.ru

Поступила в редакцию 29.11.2019. После доработки 22.01.2020. Принята к публикации 11.02.2020.

В работе приводится анализ особенностей распределения чужеродных видов макрозообентоса в заливах водохранилищ Средней и Нижней Волги – Черемшанском, Усинском и Ерусланском. Выявлено, что в заливы успешно вселяются только наиболее инвазионно активные виды – представители амфипод, мизид и двустворчатых моллюсков. В отличие от водохранилищ Волжского каскада, в заливах не отмечены консорционные взаимодействия между вселенцами и не образуются устойчивые ценоотические комплексы.

Ключевые слова: заливы водохранилищ, макрозообентос, чужеродные виды, ценоотические комплексы.

Введение

Известно, что наиболее подвержены вселению чужеродных видов искусственные экосистемы – зарегулированные водотоки и водохранилища, а также участки, характеризующиеся изменчивыми абиотическими условиями, – заливы и устья рек [Биологические..., 2004]. Вместе с тем, заливы с их уникальными условиями (мелководность, обилие песчаных биотопов, массовое развитие цианобактерий) служат местом для нереста как основных промысловых, так и второстепенных видов рыб [Харьковский, Михеев, 2013].

До зарегулирования р. Волги состав донных организмов был типичным для равнинной реки, однако с созданием системы водохранилищ произошла перестройка речных сообществ в связи с заилением биотопов. Прежде всего, широко расселились моллюски рода *Dreissena*, которые изменяют и впоследствии определяют структуру донных сообществ [Дрейссена..., 1994]. Резкий рост числа чужеродных видов понто-каспийского и понто-азовского происхождения начался с 1980–1990 гг. в связи с естественными процессами расселения видов и хозяйственной деятельностью человека: развитием судоходства и искусственной

интродукцией каспийских видов гидробионтов в целях повышения продуктивности водоёмов [Зинченко и др., 2007]. Показано, что в настоящее время в водохранилищах Средней и Нижней Волги выявлено 39 чужеродных видов, большинство из них формируют устойчивые комплексы видов, связанных трофическими и топическими взаимодействиями [Курина, Селезнёв, 2019].

Исследования видового состава и структуры донных сообществ р. Уса, и частично Усинского залива известны из публикаций [Зинченко и др., 2017; Зинченко и др., 2019]. Однако целенаправленное изучение распределения чужеродных видов в заливах водохранилищ Средней и Нижней Волги нами проведено впервые.

Целью настоящей работы является анализ особенностей распределения чужеродных видов макрозообентоса и возможности формирования ими ценоотических комплексов в заливах водохранилищ Средней и Нижней Волги.

Материал и методы

Усинский залив образован в результате затопления устьевое участка р. Уса – правобережного притока Куйбышевского вдхр. (район

Приплотинного плёса). Протяжённость залива более 45 км, ширина – около 4 км, глубина в месте соединения с водохранилищем – до 23 м, с понижением до 8 м. Содержание основных биогенных элементов азота ($N_{\text{мин}}$) и фосфора ($P_{\text{мин}}$) в воде р. Уса соответствует мезо- и эвтрофному типу вод [Горохова, 2019]. Продолжительное доминирование и массовое развитие видов *Synechococcus* вызывает «цветение» воды с июня по октябрь и закономерное ухудшение кислородного режима в придонных слоях водной толщи [Горохова, 2016].

Черемшанский залив образован в результате затопления части р. Большой Черемшан при создании Куйбышевского вдхр. Протяжённость залива составляет более 60 км, максимальная ширина – 15 км. Характерной особенностью залива является его относительная мелководность (более 50% площади). В заливе преобладают глубины 2–3 м. Глубина свыше 5 м встречается в русловой части р. Большой Черемшан, на участках бывших озёр и лощин [Харьковский, Михеев, 2013]. Залив также характеризуется интенсивным развитием фитопланктона, которое начинается уже в период прохождения половодья в верхней части Черемшанского залива, а в период летней межени зона «цветения» полностью покрывает залив [Рахуба, 2018].

Ерусланский залив образован при заполнении Волгоградского вдхр. в устьевом участке р. Еруслан. В залив впадают также реки Торгун, Солянка и Белая Куба, в результате чего обеспечивается приток солоноватых вод [Торгашкова, Левина, 2014].

Исследовались пробы макророзобентоса из глубоководных и прибрежных ($h < 3.0$ м) участков Черемшанского и Усинского заливов Куйбышевского вдхр. и Ерусланского залива Волгоградского вдхр. Отбор проб в Черемшанском заливе проведён в ходе экспедиционных исследований 2009–2015 гг. на 5 станциях (число проб $N=35$), в Усинском заливе – в 2009–2017 гг. на 2 станциях, в 2012 г. на 15 станциях, в 2016–2017 гг. на 8 станциях ($N=41$), в Ерусланском заливе – в 2015–2017 гг. на 3 станциях ($N=9$).

Количественные пробы отбирали дночерпателем Экмана-Берджа с площадью захвата 250 см² и 400 см² по 2 подъёма на станции,

качественные – гидробиологическим скребком с длиной ножа 20 см и драгой с длиной ножа 40 см (размер ячеек 0.23 мм). Сбор и обработка материала проведены с использованием стандартных гидробиологических методов [Руководство..., 1992; Баканов, 2000].

При построении дендрограммы сходства видового состава чужеродных видов водоёмов Средней и Нижней Волги использовали качественные данные о видовой структуре донных сообществ Волгоградского ($N=40$), Саратовского ($N=45$), Куйбышевского ($N=40$) водохранилищ и рек Уса ($N=32$), Большой Черемшан ($N=15$) – притоки Куйбышевского вдхр., Еруслан ($N=25$) – приток Волгоградского вдхр., полученные в ходе экспедиционных исследований 2009–2018 гг. Кластерный анализ проведён в программе PAST методом Варда, в качестве меры сходства использован индекс сходства Сёренсена – Чекановского.

Граф ценотических комплексов чужеродных видов Усинского залива и Куйбышевского вдхр. строили алгоритмом Kamada – Kawai [Kamada, Kawai, 1989], группировку вершин осуществляли алгоритмом многоуровневой оптимизации модулярности (multi-level optimization of modularity) [Blondel et al., 2008]. Данные подготовлены в программе MS Excel, вычисления выполнены в программе статистического анализа R 3.3 с использованием пакетов EcoSimR, igraph и vegan.

Результаты и их обсуждение

В заливы, образованные в результате затопления русловых участков рек Большой Черемшан, Уса и Еруслан, проникли 23 вида, из них 16 видов представлены ракообразными (5 – Mysidacea, 8 – Amphipoda, 3 – Cumacea), 5 – двусторчатными и брюхоногими моллюсками, также были обнаружены полихеты *Hypania invalida* (Grube, 1860) и пиявки *Archaeobdella esmonti* Grimm, 1876 (табл. 1). Подавляющее большинство из них имеют низкую частоту встречаемости (5–20%), вероятной причиной чего является интенсивное летнее «цветение» воды, которое сопровождается выделением метаболитов и токсинов водорослей, а также ухудшением кислородного режима, что показано на примере Усинского и Черемшанского

Таблица 1. Видовой состав, максимальные численность и биомасса чужеродных видов макрозообентоса в заливах водохранилищ Средней и Нижней Волги

Виды	Водоёмы		
	Черемшанский залив	Усинский залив	Ерусланский залив
	N_{\max} экз./м ² / B_{\max} г/м ²	N_{\max} экз./м ² / B_{\max} г/м ²	N_{\max} экз./м ² / B_{\max} г/м ²
	Polychata		
<i>Hypania invalida</i> (Grube, 1860)	25/0.06	50/0.25	135/0.44
	Hirudinea		
<i>Archaeobdella esmonti</i> Grimm, 1876	25/0.25	0	100/0.09
	Crustacea		
<i>Paramysis ullskyi</i> Czerniavsky, 1882	0	28/0.47	50/0.05
<i>Paramysis lacustris</i> (Czerniavsky, 1882)	0	90/0.4	345/2.03
<i>Paramysis intermedia</i> (Czerniavsky, 1882)	0	5/0.09	100/0.2
<i>Katamysis warpachowskyi</i> G.O. Sars, 1893	0	42/0.08	0
<i>Limnomysis benedeni</i> (Czerniavsky, 1882)	0	0	80/0.2
<i>Pterocuma rostrata</i> (G.O. Sars, 1894)	0	0	50/0.01
<i>Pterocuma sowinskyi</i> (G.O. Sars, 1894)	0	40/0.03	80/0.15
<i>Pseudocuma cercaroides</i> G.O. Sars, 1894	0	40/0.02	0
<i>Dikerogammarus haemobaphes</i> (Eichwald, 1841)	0	0	78/0.45
<i>Dikerogammarus caspius</i> (Pallas, 1771)	0	0	18/0.01
<i>Pontogammarus robustoides</i> (G.O. Sars, 1894)	35/2.03	148/3.32	860/7.4
<i>Pontogammarus maeoticus</i> (Sowinsky, 1894)	380/0.81	103/0.94	0
<i>Stenogammarus dzjubani</i> Mordukhay-Boltovskoy et Ljakhov, 1972	65/0.04	10/0.02	160/0.11
<i>Shablogammarus chablensis</i> (Carausu, 1943)	0	0	21/0.03
<i>Chaetogammarus warpachowskyi</i> (G.O.Sars, 1894)	75/0.08	235/0.25	0
<i>Chelicorophium curvispinum</i> G.O. Sars, 1895	0	0	42/0.04
	Mollusca		
<i>Dreissena bugensis</i> (Andrusov, 1897)	21350/8729.7	504/7.69	4100/959.5
<i>Dreissena polymorpha</i> (Pallas, 1771)	3175/115.64	2251/152.57	300/7.3
<i>Monodacna colorata</i> (Eichwald, 1829)	700/74.25	20/2.10	3/0.02
<i>Theodoxus astrachanicus</i> (Starobogatov in Starobogatov, Filchakov, Antonova et Pirogov, 1994)	0	0	39/1.44
<i>Lithoglyphus naticoides</i> (Preiffer, 1828)	50/0.05	172/11.72	15/0.52
Всего видов	10	15	19

заливов [Горохова, 2016; Рахуба, 2018]. Вместе с тем, некоторые виды могут формировать значительные скопления в основном в прибрежной зоне (табл. 1). Так, доля моллюсков *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771) достигала 88% от общей биомассы макрозообентоса на свале глубин (h=5 м), доля амфипод *Pontogammarus robustoides* (G.O. Sars, 1894) – 96% в зоне уреза воды.

Число видов понто-каспийского и понто-азовского комплексов последовательно уменьшается при их расселении из водохранилищ в

заливы и затем в реки. Дендрограмма сходства видового состава вселенцев водоёмов Средней и Нижней Волги образует три кластера (рис. 1). Первый кластер характеризует сообщества водохранилищ (Волгоградского, Саратовского и Куйбышевского), в которых большую роль играют многочисленные понто-каспийские ракообразные, полихеты и моллюски. Видовой состав чужеродных видов макрозообентоса водохранилищ Средней и Нижней Волги представлен в [Курина, Селезнёв, 2019]. Второй кластер (Усинский, Черемшанский

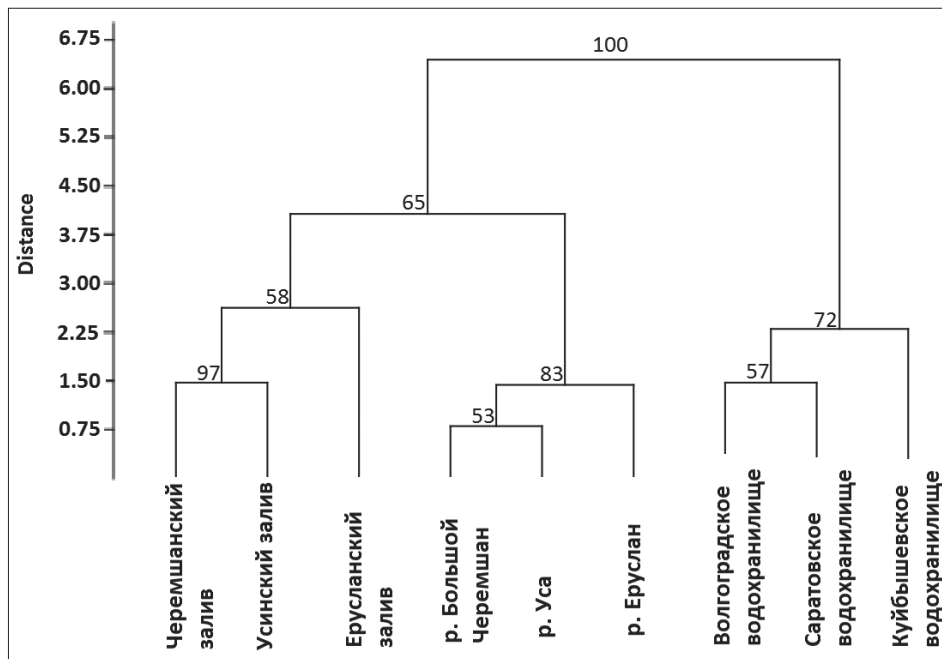


Рис. 1. Дендрограмма сходства (метод Варда, индекс сходства Сёренсена – Чекановского) видового состава чужеродных видов макрозообентоса водоемов Средней и Нижней Волги. В узлах кластеров приведена бутстреп-поддержка кластерных решений.

и Ерусланский заливы) характеризуется значительным сокращением числа чужеродных видов, натурализация которых происходит в основном в прибрежной зоне водоёмов. Несколько обособлен кластер равнинных рек, особенностью донных сообществ которых являются единичные находки понто-каспийских видов (табл. 1). Так, в р. Уса отмечен 1 вид – двустворчатый моллюск *Dreissena polymorpha*, в р. Б. Черемшан – 2 вида – представители рода *Dreissena* (*D. polymorpha* и *D. bugensis*), наибольшее число видов-вселенцев (5) зарегистрировано в р. Еруслан – ракообразные *Katamysis warpachowskyi*, *Limnomysis benedeni*, *Dikerogammarus haemobaphes*, *D. caspius*, а также моллюски *D. bugensis*.

Несмотря на различия видового состава чужеродных видов в изученных заливах водохранилищ, отметим наиболее важные сходные черты в характере их распределения. Самыми массовыми видами в заливах являются двустворчатые моллюски – представители рода *Dreissena*. Выявлено, что *D. polymorpha* обитает преимущественно в прибрежье, в то время как *D. bugensis* встречается на русловых и пойменных участках водоёмов. На примере Усинского залива и Приплотинного плёса Куйбышевского вдхр. (рис. 2) показано, что

максимальных количественных показателей *D. bugensis* достигает на заиленных грунтах глубоководных участков эвтрофных водохранилищ, где *D. polymorpha* встречается единично. В участках заливов, примыкающих к водохранилищу, отмечены совместные поселения моллюсков рода *Dreissena*, численность которых достигала более 20 тыс. экз./м², причём в разных водоёмах могут доминировать оба вида дрейссен. Так, соотношение численности *D. polymorpha* и *D. bugensis* в Усинском заливе составляет 1:4, а в Черемшанском и Ерусланском заливах 7:1 и 14:1, соответственно. Непосредственно в самих заливах преобладает *D. polymorpha*, хотя его численность и биомасса заметно снижаются (рис. 2). Отметим, что моллюск почти не встречается на мягких и жёстких грунтах, как мы наблюдаем это в водохранилищах, а поселяется практически исключительно на различных подводных субстратах: камнях, ракушечнике, брёвнах и ветках, подводных частях макрофитов.

Безусловно, различия в распределении обоих видов дрейссен обусловлены их экологическими особенностями. Известно, что *D. bugensis* – моллюск холодноводный, способный поддерживать высокую скорость роста и размножаться при ухудшении трофических

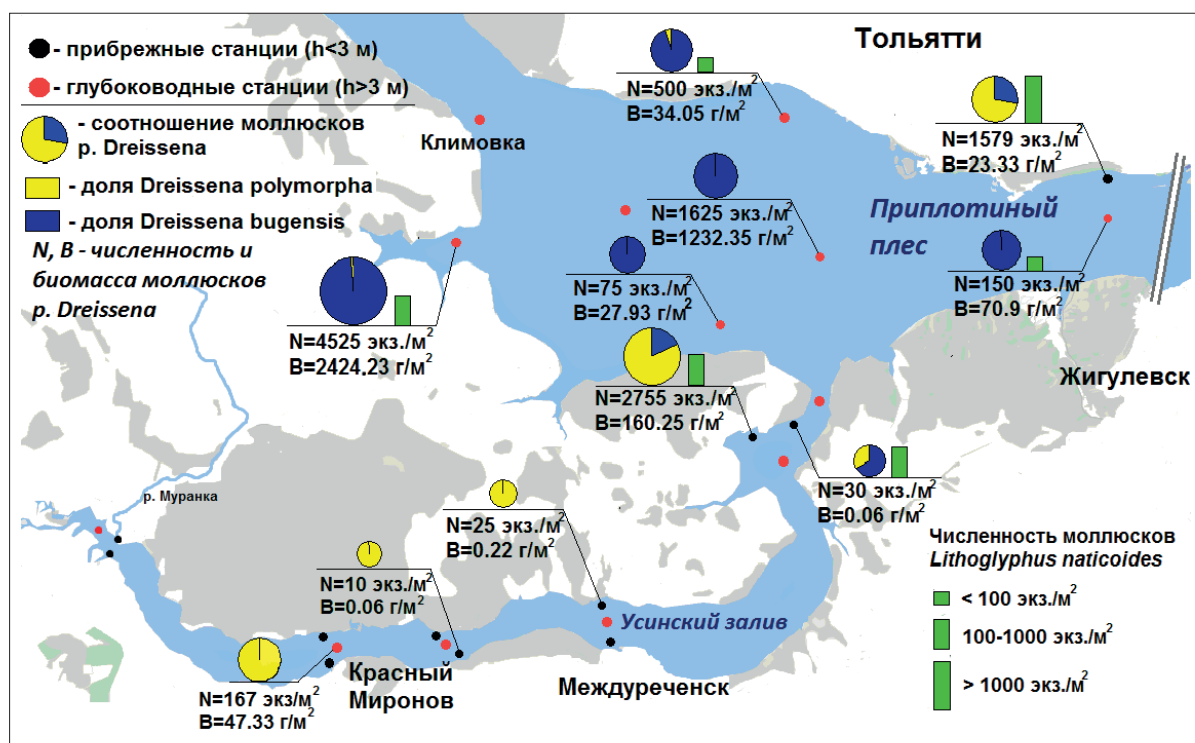


Рис. 2. Распределение двустворчатых моллюсков рода *Dreissena* и брюхоногих моллюсков *Lithoglyphus naticoides* в Приплотинном плёсе Куйбышевского водохранилища и Усинском заливе.

условий [Дрейссена..., 1994; Mills et al., 1996; Биологические..., 2004], что обуславливает широкое расселение его на глубоководных участках водохранилищ. *D. polymorpha* является более оксифильным и реофильным видом по сравнению с *D. bugensis* [Мороз, 1980; Харченко и др., 2000]; в историческом ареале расселяется преимущественно в эстуариях и нижнем течении рек, предпочитая прибрежные участки водоёмов [Orlova et al., 1998; Орлова, Щербина, 2002], что объясняет высокую частоту встречаемости и обилие моллюска в заливах и притоках водохранилищ [Курина, 2014]. Полагают также, что *D. bugensis* более пелофильный вид, чем *D. polymorpha* [Zhulidov et al., 2005], что подтверждается и нашими исследованиями. Так, частота встречаемости *D. bugensis* на сильно заиленных грунтах в 3 раза выше, чем *D. polymorpha*.

В последнее десятилетие особое место на песчаных мелководных водохранилищах Средней и Нижней Волги занимает моллюск понтоазовского комплекса *Lithoglyphus naticoides*, местами образующий массовые скопления на прибрежных песчаных биотопах водоёмов [Яковлев и др., 2009; Курина, Селезнёв, 2019].

Так, в Приплотинном плёсе его численность и биомасса достигали 9830 экз./м² и 219.0 г/м², соответственно. В заливах моллюск малочисленный, проникает на расстояние не более 10 км от водохранилища (рис. 2). Можно предположить, что столь низкая инвазионная активность моллюска в заливы связана с рядом факторов, среди которых летнее «цветение» воды и связанные с этим заморные явления в прибрежной зоне являются основными. Вместе с тем, исследования показывают, что низкая численность *L. naticoides* определяется также повышением температуры воды в водоёмах [Филипенко, 1999; Mastitsky, Samoilenko, 2006]. Так, вследствие мелководности температура воды в Черемшанском заливе в летний период 2017 г. выше на 2.2–3.7 °С, чем в Куйбышевском вдхр. [Рахуба, 2018], что, вероятно, лимитирует расселение некоторых stenotherмных видов беспозвоночных.

Двустворчатый моллюск *Monodacna colorata*, впервые отмеченный в Волге в 1960-х гг. и в массе встречавшийся в нижеволжских водохранилищах [Волга..., 1978], в настоящее время отмечается единично, вероятно, вследствие значительного заиления грунтов. Вместе

с тем, на песчаных биотопах прибрежной зоны заливов моллюск обычен, местами плотность его поселений достигает 700 экз./м².

Большую роль в прибрежных сообществах водоёмов играют амфиподы рода *Pontogammarus* – *P. maeoticus* и *P. robustoides*, причём эти виды практически никогда не встречаются вместе, так как приурочены к разным типам биотопов: *P. maeoticus* – к песчаным грунтам, а *P. robustoides* – к зарослям высшей водной растительности. Для водохранилищ Средней и Нижней Волги было показано, что массовое развитие этих видов во многом обусловлено успешными стратегиями размножения [Курина, 2017].

Известно, что интродуцированные понто-каспийские мизиды были обычным и многочисленным компонентом донных сообществ водохранилищ Средней и Нижней Волги до вселения моллюска *D. bugensis* в 1990-е гг. [Бородич, 1978; 1979]. В настоящее время, по нашим данным, представители отряда Mysidacea в Саратовском и особенно в Куйбышевском вдхр. встречаются относительно редко (частота встречаемости не более 13%), обитают на свале глубин и в большинстве случаев не приурочены к поселениям моллюсков рода *Dreissena* (частота совместных обнаружений до 25%). В заливах и реках мизиды более многочисленны, местами формируют поселения до 345 экз./м². Существует предположение, что некоторые малоподвижные виды мизид и кумовых ракообразных являются не вселенцами из водохранилищ в заливы и реки, а реликтами одной из трансгрессий Каспия [Мордухай-Болтовской, 1960]. Это, прежде всего, мизиды рода *Paramysis*, *Limnomysis benedeni*, кумовые раки рода *Pterocuma*, которые, по нашим данным, встречаются не только в заливах водохранилищ, но и в реках бассейна Нижней Волги (реки Еруслан, Таргун, Большой Иргиз) на значительном расстоянии от устья, что, вероятно, подтверждает реликтовый статус этих видов. Вместе с тем, некоторые ракообразные (*Pseudocuma cercaroides*, *Shablogammarus chablensis*, *Chaetogammarus warpachowskyi* и др.) отмечены впервые в водохранилищах Средней и Нижней Волги в 2000–2016 гг. [Яковлева, 2010; Зинченко, Курина, 2011; Курина, Селезнёв, 2019], и не

зарегистрированы в реках, таким образом, можно говорить о продолжающемся процессе расселения этих видов.

На примере Усинского залива показано, что при расселении чужеродных видов макрозообентоса из водохранилищ в реки, в заливах между ними не формируются устойчивые межвидовые взаимодействия. Так, при анализе графа ценотических комплексов видов-вселенцев Усинского залива (рис. 3) выявлено, что большинство из них регистрируются обособленно и не образуют консорциев с видами-эдификаторами – моллюсками рода *Dreissena*. Как было отмечено, в заливах моллюск практически не образует колоний на песчаных грунтах, как это происходит в водохранилищах, а обрастает различные подводные типы субстратов. Приуроченность видов друг к другу демонстрируют только понто-каспийские мизиды – *Paramysis lacustris* и *Katamysis warpachowskyi*, связанные между собой общностью занимаемых биотопов. Отсутствие связей между видами-вселенцами, возможно, объясняется непродолжительным периодом инвазионного процесса. Так, многие чужеродные виды отмечены в Куйбышевском вдхр. только в 2000-х гг. и не успели проникнуть в его заливы и притоки. Также одной из причин низкой встречаемости вселенцев и слабых межвидовых взаимодействий между ними в заливе, во многом сохранившем речной режим, можно назвать сильную конкуренцию с аборигенными видами макрозообентоса, которые за длительное время сформировали устойчивые ценозы и сообщества.

В отличие от Усинского залива в Куйбышевском вдхр. зарегистрированы ценотические комплексы чужеродных видов (рис. 4). На обширных русловых и пойменных участках нижних плёсов водохранилища сформировался однообразный тип сообществ, включающий вид-эдификатор *Dreissena bugensis* и консортов: понто-каспийских полихет *Hypania invalida* и пиявок *Archaeobdella esmonti*. В верхних плёсах водоёма (наиболее проточных и вследствие этого менее заиленных) отмечается ценоз ракообразных (амфипод, мизид, кумовых), также тесно связанный трофическими и топическими взаимодействиями с ключевым видом *Dreissena bugensis*. Так,

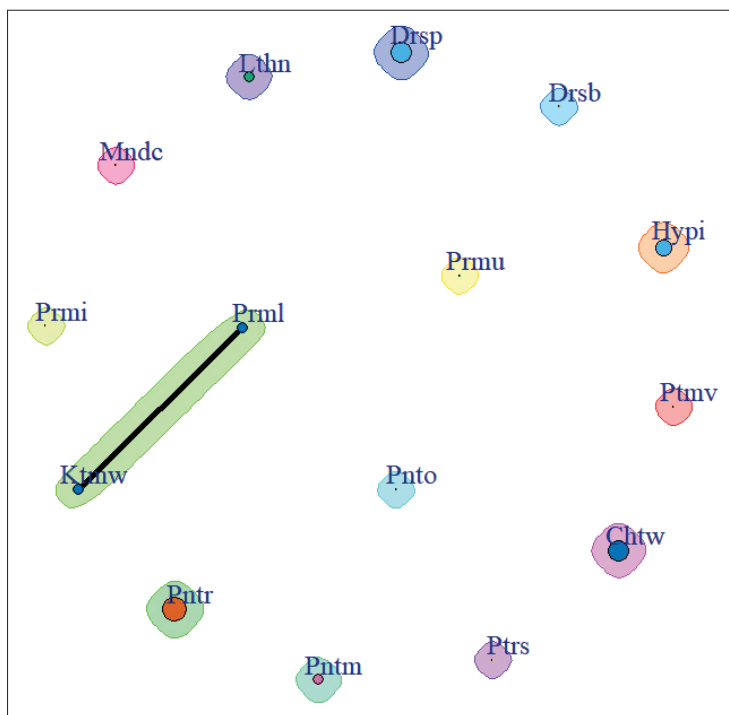


Рис. 3. Граф ценотических комплексов чужеродных видов в Усинском заливе. Обозначения: Ptuv – *Potamothrix vejdosky Hrabě*, 1941, Hypi – *Hypania invalida*, Mncs – *Manayunkia caspica* (Annenkova, 1929), Arce – *Archaeobdella esmonti*, Cspf – *Caspiobdella fadejewi* (Epstein, 1961), Ptrs – *Pterocuma sowinskyi*, Psdc – *Pseudocuma cercaroides*, Chtw – *Chaetogammarus warpachowskyi*, Dkrh – *Dikerogammarus haemobaphes*, Dkrv – *D. villosus* (Sowinsky, 1894), Dkrc – *D. caspius*, Pntr – *Pontogammarus robustoides*, Pntm – *P. maoticus*, Obso – *Obesogammarus obesus* (Sars, 1896), Shbc – *Shablogammarus chablensis*, Stnd – *Stenogammarus dzjubani*, Pndp – *Pandorites platycheir* (Sars, 1896), Gmlf – *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing, 1899), Chlc – *Cheliorophium curvispinum*, Chls – *C. sowinskyi* Martynov, 1924, Prml – *Paramysis lacustris*, Prmi – *P. intermedia*, Prmu – *P. ullskyi*, Ktmw – *Katamysis warpachowskyi*, Drsb – *Dreissena bugensis*, Drsp – *D. polymorpha*, Mndc – *Monodacna colorata*, Lthn – *Lithoglyphus naticoides*. Толщина ребра логарифмически пропорциональна силе связи по нормированному совместному обнаружению. Размер маркера пропорционален частоте встречаемости вида.

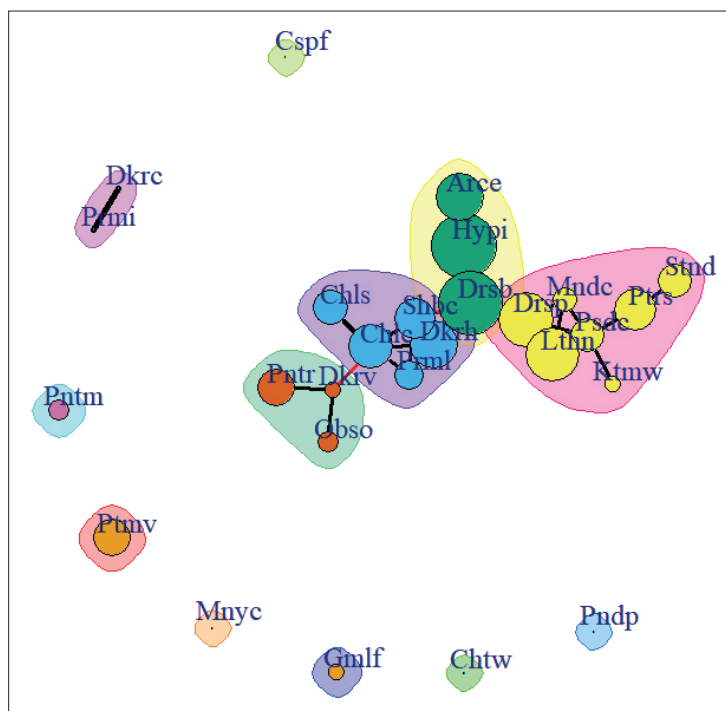


Рис. 4. Граф ценотических комплексов чужеродных видов в Куйбышевском водохранилище. Обозначения приведены к рис. 3.

продукты жизнедеятельности дрейссены (агглютинаты, фекальные пеллеты) служат источником пищи для отмеченных детритофагов [Львова и др., 1980], в то же время раковины моллюсков используются ракообразными в качестве убежища. В прибрежье водохранилища сформировался комплекс псаммопелофильных видов, включающий вид-эдификатор *D. polymorpha*, кумовых раков (*Pseudocuma cercaroides*, *Pterocuma sowinsky*), мизид *Katamysis warpachowskyi* и амфипод *Stenogammarus dzjubani*. В последнее десятилетие особую роль на песчаных мелководьях водоёмов играют также моллюски понто-азовского комплекса *Lithoglyphus naticoides*, связанные общностью занимаемых биотопов с понто-каспийскими ракообразными.

Высокая вероятность совместного обнаружения вселенцев определяется длительностью их присутствия в водоёме, сопряжённостью инвазий, специфичностью занимаемых ими биотопов, а также средообразующей ролью ключевых видов бентоса (моллюски рода *Dreissena*) [Курина, Селезнёв, 2019].

Выводы

Таким образом, в распределении чужеродных видов в заливах водохранилищ Средней и Нижней Волги выявлены следующие характерные особенности:

– расселение в прибрежной зоне заливов двустворчатых моллюсков *Dreissena polymorpha* и *Monodacna colorata*, численность и частота встречаемости которых в водохранилищах снижаются вследствие заиления привычных биотопов;

– натурализация наиболее инвазионно активных видов амфипод и мизид на мелководных участках заливов;

– обособленность местообитаний большинства чужеродных видов и вследствие этого отсутствие устойчивых ценотических комплексов.

– слабые консорционные взаимодействия между вселенцами и моллюсками рода *Dreissena*, которые в большой степени характерны для волжских водохранилищ.

Благодарности

Автор выражает искреннюю благодарность Д.Г. Селезнёву за помощь в статистической обработке данных, д. б. н. Т.Д. Зинченко и к. б. н. Л.В. Головатюк за предоставленную возможность участия в экспедиционных исследованиях Усинского и Ерусланского заливов.

Финансирование работы

Работа выполнена в рамках государственного задания ФАНО России по теме № ААА-А-А18-118012690106-7.

Конфликт интересов

Автор заявляет, что у него нет конфликта интересов.

Соблюдение этических стандартов

Статья не содержит никаких исследований с участием животных в экспериментах, выполненных автором.

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 и Н.Г. Богуцкой. М.; СПб.: Товарищество научных изданий КМК, 2004. 436 с.
- Бородич Н.Д. Каспийские Peracarida (Crustacea) в Саратовском водохранилище // Зоол. журн. 1978. Т. 57, вып. 5. С. 783–785.
- Бородич Н.Д. Распространение и некоторые черты биологии мизид в водохранилищах Средней и Нижней Волги // Биол. внутр. вод. Информ. бюллетень АН СССР. 1979. № 44. С. 42–46.
- Волга и её жизнь. Л.: Наука, 1978. 348 с.
- Горохова О.Г. Состав и структура альгофлоры реки Уса и её притоков (бассейн Куйбышевского водохранилища) // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. 2019. Т. 28. № 1. С. 27–39.
- Горохова О.Г. Состав и структура сообществ фитопланктона Усинского залива Куйбышевского водохранилища в период «цветения» воды // Изв. СНИЦ РАН. 2016. Т. 18. № 5. С. 122–130.
- Дрейссена *Dreissena polymorpha* (Pall.) (Bivalvia, Dreissenidae). Систематика, экология и практическое значение. М.: Наука, 1994. 240 с.
- Зинченко Т.Д., Головатюк Л.В., Загорская Е.П., Антонов П.И. Распределение инвазионных видов в составе донных сообществ Куйбышевского водохранилища:

- анализ многолетних исследований // Изв. СЦ РАН. 2007. Т. 10. № 2. С. 547–558.
- Зинченко Т.Д., Курина Е.М. Распределение видов вселенцев в открытых мелководьях Саратовского водохранилища // Росс. журн. биол. инвазий. 2011. № 2. С. 74–85.
- Зинченко Т.Д., Саксонов С.В., Сенатор С.А., Минеев А.К., Головатюк Л.В., Горохова О.Г., Болотов С.Э., Курина Е.М., Абросимова Э.В., Уманская М.В., Кузнецова Р.С., Михайлов Р.А., Попченко Т.В. Экологический паспорт реки Усы (правобережный приток Волги) // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. 2019. Т. 28. № 2. С. 156–188.
- Зинченко Т.Д., Шитиков В.К., Головатюк Л.В. Особенности пространственного распределения донных сообществ равнинной реки бассейна Средней Волги // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2017. № 40. С. 163–180.
- Курина Е.М. Распространение чужеродных видов макрозообентоса в притоках Куйбышевского и Саратовского водохранилищ // Изв. СЦ РАН. 2014. Т. 16. № 1. С. 236–242.
- Курина Е.М. Чужеродные виды амфипод (Amphipoda, Gammaridea) в составе донных сообществ Куйбышевского и Саратовского водохранилищ: особенности распространения и стратегий жизненных циклов // Росс. журнал биол. инвазий. 2017. № 2. С. 69–80.
- 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.
- Львова А.А., Извекова Э.И., Соколова Н.Ю. Роль донных организмов в трансформации органического вещества и в процессах самоочищения водоёмов // Бентос Учинского водохранилища. М.: Наука, 1980. С. 171–177.
- Мордохай-Болтовской Ф.Д. Каспийская фауна в Азово-Черноморском бассейне. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1960. 288 с.
- Мороз Т.Г. Потребление кислорода моллюсками при разных температурах в лабораторных условиях // Экология. 1980. № 10. С. 100–102.
- Орлова М.И., Щербина Г.Х. О распространении *Dreissena bugensis* (Dreissenidae, Bivalvia) в верхневолжских водохранилищах // Зоол. журн. 2002. Т. 81, вып. 5. С. 515–520.
- Рахуба А.В. Пространственно-временная динамика формирования качества вод водохранилища в период массового развития фитопланктона // В сб.: Экологические проблемы бассейнов крупных рек – 6. Мат. междунац. конф., приуроченной к 35-летию ИЭВБ РАН и 65-летию Куйбышевской биостанции. 2018. С. 242–244.
- Руководство по гидробиологическому мониторингу пресноводных экосистем. СПб.: Гидрометеоздат, 1992. 318 с.
- Торгашкова О.Н., Левина Е.С. Оценка качества водной среды рек Еруслан и Аткара // В сб.: Образование и наука: современное состояние и перспективы развития. Мат. Междунац. науч.-практ. конф. в 6 частях. Тамбов, 2014. С. 134–136.
- Филипенко С.И. Современное состояние донной фауны Кучурганского водохранилища в условиях изменения режима работы Молдавской ГРЭС // Conservarea biodiversitatii bazinului Nistrului. Materialele Conferintei Internationale. Chisinau, 7–9 octombrie 1999. Chisinau: Societatea Ecologica; «БИОТИСА», 1999. С. 240–243.
- Харченко Т.А., Емельянова Л.В., Ляшенко А.В. и др. Використання нетрадиційних біоресурсів внутрішніх водойм на основі підвищення їх біорізноманітності методами культивування та інтродукції. Київ: ІГБ НАН України, 2000. 64 с.
- Харьковский А.А., Михеев В.А. Сезонная динамика уловов рыбы в Черемшанском заливе Куйбышевского водохранилища // Изв. СЦ РАН. 2013. Т. 15. № 3 (1). С. 528–531.
- Яковлев В.А., Ахметзянова Н.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. 50–65.
- Яковлева А.В. Фауна и экология бентосных вселенцев верхней части Куйбышевского водохранилища: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Казань, 2010. 27 с.
- Blondel V.D., Guillaume J.-L., Lambiotte R., Lefebvre E. Fast unfolding of communities in large networks // J. Stat. Mech. 2008. No. 10. P.1–12.
- Kamada T., Kawai S. An algorithm for drawing general undirected graphs // Information Processing Letters, Elsevier. 1989. Vol. 31 (1). P. 7–15.
- Mastitsky S.E., Samoilenko V.M. The gravel snail, *Lithoglyphus naticoides* (Gastropoda: Hydrobiidae), a new ponto-caspian species in lake Lukomskoe (Belarus) // Aquatic invasions. 2006. Vol. 1. No. 3. P. 161–170.
- Mills E.L., Rosenberg G., Spidle A.P., Ludyansky M., Pligin Y. A rewiw of biology and ecology of the quagga mussel (*Dreissena bugensis*), a second species of freshwater Dreissenid introduced to North America // Amer. Zool. 1996. Vol. 36. P. 271–286.
- Orlova M.I., Khlebovich V.V., Komendantov A.Y. Potential euryhalinity of *Dreissena polymorpha* (Pallas) and *Dreissena bugensis* (Andr.) // Russ. Aquat. Ecol. 1998. Vol. 7. P. 17–28.
- 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.

FEATURES OF DISTRIBUTION FOR ALIEN SPECIES OF MACROZOOBENTHOS IN THE FLOODED MOUTHS OF RESERVOIRS (BY WAY OF EXAMPLE OF WATERBODIES OF THE MIDDLE AND LOWER VOLGA)

© 2020 Kurina E.M.

Samara Science Center of the Russian Academy of Sciences, Togliatti 445003, Russia;
A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution of the Russian Academy of Sciences,
Moscow 119071, Russia;
e-mail: ekaterina_kurina@mail.ru

The research presents an analysis of the distribution patterns of alien species of macrozoobenthos in the Cheremshansky, Usinsky and Yeruslansky bays of the reservoirs of the Middle and Lower Volga. It was revealed that only the most invasively active species (representatives of amphipods, mysids, and bivalve mollusks) successfully settle in the bays. Unlike the reservoirs of the Volga cascade, in the bays there are no consortial interactions between alien species and stable cenotic complexes are not formed.

Key words: flooded mouths, reservoirs, macrozoobenthos, alien species, cenotic complexes.