

УДК 576.895.12

ВЛИЯНИЕ ЧУЖЕРОДНЫХ ВИДОВ ГИДРОБИОНТОВ НА СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНУЮ ОРГАНИЗАЦИЮ ЭКОСИСТЕМЫ САРАТОВСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

© 2013 И.А. Евланов, Е.В. Кириленко, А.К. Минеев, О.В. Минеева, О.В. Мухортова, А.И. Попов, М.В. Рубанова, Е.В. Шемонаев

Институт экологии Волжского бассейна РАН, г. Тольятти

Поступила 07.11.2013

Рассмотрено влияние чужеродных гидробионтов понто-каспийского фаунистического комплекса на структурно-функциональную организацию экосистемы Саратовского водохранилища. Чужеродные виды гидробионтов успешно натурализовались и обусловили усложнение структуры экосистемы водохранилища, тем самым повысилась её гомеостатичность. Увеличение биоразнообразия гидробионтов за счет чужеродных видов оказало влияние на функционирование экосистемы водохранилища. В результате этого изменились ранее существующие пищевые цепи. Приведенные данные показывают, что начался этап мощных преобразований функциональных изменений в экосистеме водохранилища.

Ключевые слова: Саратовское водохранилище, чужеродные виды гидробионтов, экосистема, структурно-функциональная организация.

Биологические инвазии чужеродных видов являются глобальной экологической проблемой, которая находится под пристальным вниманием различных специалистов, так как в последние десятилетия отмечается значительное возрастание процесса проникновения видов вселенцев в экосистемы [28, 35, 1 др.].

Некоторые итоги изучения чужеродных видов гидробионтов и их влияния на водные экосистемы достаточно аргументировано рассмотрены Ю.Ю. Дгебуадзе [10], который справедливо указывает на то, что: «несмотря на существенный прогресс в исследованиях много еще предстоит сделать, так как поле для исследований инвазионного процесса постоянно расширяется» (с. 5).

В своей работе мы акцентируем внимание только на чужеродных видах гидробионтов, которые обнаружены нами в Саратовском водохрани-

лище, и попытаемся в определенной мере оценить их воздействие на экосистему. Такой подход обусловлен тем, что после образования Куйбышевского водохранилища, были созданы Волгоградское и Саратовское водохранилища, что способствовало процессу проникновения и расселения чужеродных видов гидробионтов по волжским водохранилищам. Основной акцент нами будет сделан на проникновение чужеродных видов понто-каспийского фаунистического комплекса. Это связано с рядом обстоятельств:

1. Их проникновение в каскад будущих волжских водохранилищ началось еще до их образования, и равномерность расселения по ним в настоящее время очевидна. Например, черноморско-каспийская тюлька в 1909 г. отмечалась в затоках и старицах до Симбирска [11], которая в 70-тых годах XX века в массовом количестве встречалась в Саратовском и Куйбышевском водохранилищах, а к началу XXI века заселила Верхневолжские водохранилища [32]. Если в 1951 г. бычок-кругляк встречался в реке Волга в пределах Самарской области [35], то первые сеголетки данного вида в 2000 году были пойманы в Куйбышевском водохранилище [9]. Подобная картина в распределении отмечается и у других гидробионтов.

2. После образования каскада водохранилищ процесс проникновения чужеродных гидробионтов понто-каспийского комплекса значительно возрос. Так, веслоногий рачок *Heterocope caspia* ранее регистрировался в озеровидных заливах до участка Саратов - Самара [8]. В настоящее время в Саратовском водохранилище его максимальная численность достигает до 1,5-2 тыс. экз./м³ и можно сказать, что здесь этот вид стал постоян-

Евланов Игорь Анатольевич, доктор биологических наук, профессор, заведующий лабораторией популяционной экологии; *Кириленко Елена Васильевна*, кандидат биологических наук, младший научный сотрудник той же лаборатории; *Минеев Александр Константинович*, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник той же лаборатории; *Минеева Оксана Викторовна*, кандидат биологических наук, младший научный сотрудник той же лаборатории; *Мухортова Оксана Владимировна*, кандидат биологических наук, научный сотрудник той же лаборатории; *Попов Алексей Игоревич*, кандидат биологических наук, научный сотрудник той же лаборатории; *Рубанова Марина Васильевна*, кандидат биологических наук, младший научный сотрудник той же лаборатории; *Шемонаев Евгений Вячеславович*, кандидат биологических наук, научный сотрудник той же лаборатории, ievbras2005@mail.ru

Результаты данных исследований докладывались на заседании бюро ОБН РАН в феврале 2013 г.

ным компонентом водной экосистемы. Данный вид встречается и в Куйбышевском водохранилище, но не достигает такой численности.

В 2011 г. в пробах, взятых нами на нижнем участке Саратовского водохранилища, были обнаружены два вида рачков, которые ранее не регистрировались: *Cornigerius bicornis* (Zernov, 1901), *Podonevadne trigona ovum* (Zernov, 1901). Оба рачка принадлежат к ветвистоусым ракообразным (*Crustacea*, *Branchiopoda*, *Cladocera*, *Onychopoda*) и являются хищниками. Подобная картина в проникновении вселенцев понто-каспийского комплекса отмечается и у других систематических групп животных. В настоящее время в Саратовском водохранилище отмечается 25 видов донных организмов [21], которые проникли в результате саморасселения и частично интродукции.

3. Отмечается четкая картина увеличения численности чужеродных организмов и возрастание их роли на экосистемы водоемов Нижней Волги. Например, по данным А.В. Бурякиной [7] у бычка-кругляка, ранее встречавшегося в реке Волга

до образования Саратовского водохранилища, было обнаружено 4 вида паразитов, имеющих сложный жизненный цикл. Все они относились к широкоспецифичным аборигенным видам и заражение хозяина ими осуществлялось через пищевые организмы или контакта со дном водоема (личиночные формы трематод). Нами в 2013 г. у бычка-кругляка обнаружено уже 16 видов паразитов, принадлежащих к 5 классам, из которых 2 вида являются специфичными для бычковых рыб. Важно отметить, что помимо этих двух специфичных паразитов у бычка-кругляка обнаружен паразит с прямым жизненным циклом - моногенея *Gyrodactylus* sp., экстенсивность заражения хозяина составляла 40,9%. В преобладающем числе, все моногенеи, относятся к узкоспецифичным паразитам с прямым жизненным циклом, а условием высокого заражения ими является высокая плотность популяции хозяина.

В табл. 1 приведены данные по количеству чужеродных видов гидробионтов, проникших в экосистему Саратовского водохранилища.

Таблица 1. Количество чужеродных видов в основных группах гидробионтов биоценоза Саратовского водохранилища

Группа гидробионтов	Регистрируемые виды	Чужеродные виды	Автор
зоопланктон	270	19/5	собственные данные
макро- и нектозообентос	67	25*/25	[21]
паразиты рыб	236	14/9	собственные данные
рыбы	56	20/7	собственные данные

Примечания. Над чертой – общее число чужеродных видов; под чертой – понто-каспийские вселенцы.

Столь высокое разнообразие данной группы гидробионтов в определенной степени обусловлено тем, что некоторые из них в водоем попали в результате целенаправленных работ по акклиматизации для повышения кормовой базы рыб [6].

Из данных таблицы 1 следует, что в настоящее время понто-каспийские вселенцы составляют не более 7,5% таксономического состава всех групп гидробионтов. С одной стороны можно говорить о том, что их видовое разнообразие не столь значительно. С другой стороны, с полной уверенностью, что водоемы Нижней Волги, в том числе и Саратовское водохранилище, оказались первыми, где развернулись полномасштабные «боевые» действия в экосистемах, в результате проникновения чужеродных видов. В водоемы Верхней Волги их проникновение только начинается и высокой численности и биомассы они еще не достигли.

Известно, что реальный экологический эффект биологических инвазий чужеродных видов возникает только в случае успешной натурализации чужеродного вида, когда новый вид успешно встраивается в экосистему, становится полноправным элементом нативного сообщества [36].

Отрицательное влияние чужеродных видов гидробионтов на экосистемы водоемов общеизвестны. Не обошел этот процесс и Волжские водохранилища. Ярким примером тому является заре-

гулирование Волги и образование Куйбышевского водохранилища и, как следствие этого, проникновение в него зоопланктонных организмов, относящихся к бореально-арктическому комплексу (14 видов), которые уже длительный срок являются полноценными компонентами экосистемы водоема.

Если до зарегулирования Волги плероцеркоиды *Digamma interrupta* у рыб встречались крайне редко [23], то в Приплотинном плесе Куйбышевского водохранилища, Сусканском, Черемшанском, Усинском заливах образовался природный очаг диграммоза [13, 14]. Особи леща, зараженные даже одним плероцеркоидом *Digamma interrupta*, не принимают участия в нересте (у рыб отмечается паразитическая кастрация) и, в конечном итоге, погибают.

Возникновению заболевания способствовало то, что в зарегулированной Волге в составе зоопланктона преобладали кладоцеры, которые являются тонкими фильтраторами и не являлись первым промежуточным хозяином в цикле развития паразита из-за того, что не могут заглатывать яйца паразита. Проникшие в водоем, копеподы

бореально-арктического комплекса, могут заглатывать яйца паразита. Они, постепенно нарастив свою численность и биомассу в Куйбышевском водохранилище, стали выполнять роль первого промежуточного хозяина в цикле развития паразита и обусловили высокую инвазированность леща плероцеркоидами *Digamma interrupta*. Природный очаг заболевания леща плероцеркоидами *Digamma interrupta* в Куйбышевском водохранилище* сохраняется до сих пор (т.е. на протяжении 50 лет), так как между хозяином (лещом) и паразитом (плероцеркоидами) существуют сложные механизмы регуляции паразито-хозяйинных взаимоотношений, которые обеспечивают выработку устойчивости данной паразитарной системы на популяционном уровне, что и определяет длительное и успешное их существование [14].

Прежде чем ответить на вопрос о том, как проникновение понто-каспийских вселенцев отразилось на функционировании экосистемы Саратовского водохранилища, считаем необходимым кратко осветить некоторые черты экологии этих групп гидробионтов.

Зоопланктон. За период с 2002 г. по 2013 г. в Саратовском водохранилище нами зарегистрировано 154 вида коловраток (*Rotifera*), 75 видов ветвистоусых ракообразных (*Cladocera*), 12 видов калянид (*Calanoida*) и 29 видов циклопов (*Cyclopoida*). Таким образом, общее количество видов (без учета морф и подвидов) – 270.

К чужеродным (в широком понимании) видам зоопланктона отнесено 22 вида, из них 14 принадлежат к бореально-арктическому комплексу и 5 – к понто-каспийскому.

Вселенцы понто-каспийского фаунистического комплекса играют исключительно важную роль в летнем зоопланктоне Саратовского водохранилища, составляя в среднем около 50% биомассы (табл. 2). Следует отметить, что основной вклад в биомассу «южных» вселенцев вносит крупная калянида *Heterocope caspia* G.O. Sars, 1863 и ее копеподиты.

* Все 14 чужеродных видов зоопланктона бореально-арктического комплекса встречаются в Саратовском водохранилище, но плероцеркоиды *Digamma interrupta* у леща практически не встречаются, т.е. ни о каком природном очаге диграммоза говорить не приходится. По нашему мнению, необходимо говорить об экологической обусловленности заражения леща плероцеркоидами *Digamma interrupta*. Если в Куйбышевском водохранилище таковые имеются: 1. наличие обширных мелководий, где сложились благоприятные условия для первых промежуточных хозяев в цикле развития паразита; 2. в Куйбышевском водохранилище лещ продолжительное время питается зоопланктоном, и особи с длиной тела 100-190 мм выполняют основную роль в поддержании диграммоза в водоеме. В Саратовском водохранилище, более проточном, чем Куйбышевское – такие условия отсутствуют.

За счет проникновения и массового развития понто-каспийских вселенцев в летнем зоопланктоне Саратовского водохранилища отсутствует летний «провал» в показателях численности и биомассы, который регистрировался ежегодно до 2003 года и в определенной мере, объяснялся процессом «цветений» воды, когда численность протококковых водорослей резко снижалась.

С одной стороны можно говорить о том, что натурализация понто-каспийских вселенцев имеет положительный момент – увеличение показателей биомассы, возрастание их роли в планктонном сообществе водоема. Но, с другой стороны следует обозначить, что 4 из 5 понто-каспийских вселенцев относятся к селективным хищникам, т.е. потребляют мелких зоопланктёров. Все эти виды являются типичными обитателями пелагиали, где зоопланктон рыбами выедается крайне слабо в виду низкой численности рыб пелагического комплекса. Только лишь *Heterocope caspia*, в небольших количествах обнаруживается в зоне литорали среди зарослей макрофитов. Это позволяет говорить о том, что большая часть продукции пелагического зоопланктона потребляется в рамках самого зоопланктонного сообщества.

В данном случае можно констатировать, что процессы проникновения новых видов понто-каспийского фаунистического комплекса привели к увеличению видового богатства, а также ряда биологических показателей (численность и биомасса) зоопланктона Саратовского водохранилища, и процесс его формирования продолжается.

Вероятно, что наличие свободных кормовых ресурсов и отсутствие высокого пресса со стороны рыб планктофагов, населяющих пелагиаль, создают оптимальные условия для существования понто-каспийских вселенцев.

Макро- и нектозообентос. В настоящее время в составе макро- и нектозообентоса Саратовского водохранилища зарегистрировано 67 видов и таксонов более высокого ранга [21]. Из общего количества видов 25 таксонов являются чужеродными, 72% численности которых обитает в прибрежной зоне водохранилища. В настоящее время можно говорить о том, что существуют какие-то сложные механизмы регуляции взаимоотношений между бентосными организмами, которые исследователями еще не выявлены. Это подтверждается рядом фактов. Во-первых, в результате проникновения понто-каспийских вселенцев отмечается исчезновение из водоема аборигенных видов. Так, по данным Т.Д. Зинченко и Е.М. Куриной [21] из Саратовского водохранилища исчезли такие виды, как амфиподы *Pontogammatus sarsi*, *Pontogammarus abbreviatus*, *Anodonta cygnea*, *Lymnaea palustris*, *L. peregra*, *Planorbis planorbis*. Уменьшилось количество видов брюхоногих моллюсков семейств *Lymnaeidae*, *Valvatidae*, *Planorbis*. Во-вторых, по всей видимости, существ-

вуют какие-то «конкурентные» взаимоотношения между отдельными представителями бентоса. Так в 1992 г. П.И. Антоновым впервые в низовьях Куйбышевского водохранилища была обнаружена *Dreissena bugensis*, которая встречалась совместно с *Dreissena polymorpha* [2]. В консорциях, образованных *Dreissena polymorpha* значительной численности достигал такой вид как *Celicorophium curvispinum*. В настоящее время установлен факт постепенного вытеснения (замещения) моллюска *Dreissena polymorpha* недавно проникшей *Dreissena bugensis*. Зарегистрировано снижение биомассы дрейссены полиморфной в 1,5-3 раза [21]. Пока еще не установлена причина вытеснения одного вида моллюска другим, но это по наблюдениям П.И. Антонова (устное сообщение, 2005) обусловило резкое снижение численности и

биомассы *Celicorophium curvispinum*, который в свою очередь, активно потреблялся в пищу лещом. В настоящее время [37] установлен факт влияния моллюсков дрейссенид на количество таксонов в их сообществах. По их данным [37], по сравнению с консорциями *Dreissena bugensis* таковые *Dreissena polymorpha*, возможно более благоприятны для других беспозвоночных.

Пока трудно дать прогноз тех изменений, которые в сообществе организмов бентоса Саратовского водохранилища могут быть обусловлены проникновением чужеродных видов понто-каспийского комплекса. Но можно лишь предположить, что в отличие от зоопланктонных вселенцев, разыгрывается настоящее сражение за место под «солнцем».

Таблица 2. Доля аборигенных и чужеродных видов в зоопланктоне Саратовского водохранилища

Сезон	Годы			
	2002-2010		2012	
	Доля «северных» вселенцев в биомассе (%)	Доля «южных» вселенцев в биомассе (%)	Доля «северных» вселенцев в биомассе (%)	Доля «южных» вселенцев в биомассе (%)
Зима	54	0	58	0
Весна	39	7	40	4
Лето	12	49	8	66
Осень	15	6	-	-

Рыбы. К чужеродным видам понто-каспийского комплекса, обитающим в Саратовском водохранилище, относятся следующие виды: черноморско-каспийская тюлька, бычок-кругляк, бычок-головач, бычок-цуцик, бычок-песочник, звездчатая пуголовка и пухлощечка игла-рыба [15]. Все эти виды создали самовоспроизводящие популяции, численность которых в последнее десятилетие резко увеличилась. Наши исследования показывают, что из них на первом месте по уловам в прибрежной мелководной зоне стоит бычок-кругляк, затем бычок-головач, звездчатая пуголовка.

Экология и биологические характеристики популяций понто-каспийских вселенцев не претерпели каких-либо заметных отличий от тех, которые характерны для них в материнских водоёмах [24].

Рассмотрим некоторые из них на примере самого массового вида: бычке-кругляке. Этот чужеродный вид рыб в Саратовском водохранилище встречается на глубине от 0.5 до 25 м, на илистых, песчаных грунтах и среди растительности. Может обитать в биотопах со скоростью течения до 0.6-0.8 м/с.

Бычок-кругляк Саратовского водохранилища уступает по размерам особям этого вида, обитающим в южных водоемах. Но по мере продвижения на юг, максимальные размеры рыб возрастают, а при продвижении на север - уменьшаются. Так, если в бассейне водохранилищ Средней

Волги наиболее крупные бычки достигают длины 15,6 см, то в Каспийском море и низовьях впадающих в него рек - 25 см. В водоемах Средней Волги самки бычка-кругляка достигают максимального возраста 4-х лет, а самцы - 3-х лет.

В Саратовском водохранилище бычок-кругляк становится половозрелым в конце первого года жизни при общей длине тела 6-7 см. Нерест сильно растянут и длится с начала июня по конец августа, бычок успевает выметать до двух порций икры. Абсолютная плодовитость бычка-кругляка в зависимости от их размеров колеблется в широких пределах - от 185 до 1446 икринок. По показателям средней и максимальной плодовитости бычок-кругляк Саратовского водохранилища не отличается от особей этого вида из южных водоемов. Нашими исследованиями [17] было установлено, что понто-каспийские вселенцы сохранили в питании все основные таксономические группы (моллюски, ракообразные, насекомые, личинки хирономид), которые были характерны для них в материнских водоёмах, но изменился видовой состав, в соответствии с новым местом обитания. Так, например, основными пищевыми объектами бычка-кругляка являются личинки хирономид (84,6%), бокоплавы (23%), молодь рыб (23%), зоопланктон (7,6%). Общий индекс наполнения пищеварительного тракта колеблется от 56% до 241%. Бычок-головач в основном питается бокоплавами (71%), личинками хирономид (15,7%), мизидами (7,8%), зоопланктоном (7,6%).

Лишь только в пищевом рационе бычка-цуцика отмечены отличия от естественного водоема. В условиях Саратовского водохранилища в его пищевом рационе отсутствуют личинки рыб и моллюски.

По мнению отдельных авторов [31] увеличение численности рыб понто-каспийского комплекса связано с их большей устойчивостью к

различным загрязнителям, содержащихся в водных массах.

Нами были подробно изучены неспецифические реакции чужеродных рыб на качество водных масс Саратовского водохранилища. Из данных таблицы 3 видно, что как у аборигенных, так и у рыб - вселенцев наблюдаются нарушения в структуре крове клеток, гистопатологии различных органов.

Таблица 3. Встречаемость особей с патологиями эритроцитов и гистопатологиями внутренних органов у рыб Саратовского водохранилища.

Виды рыб	Встречаемость рыб с патологиями эритроцитов, в %	Встречаемость рыб с патологиями различных органов, в %			
		жабры	печень	гонады	сердце
Ротан-головешка	74,7	77,4	25,8	45,2	16,1
Бычок-кругляк	75,3	61,2	34,7	42,9	14,3
Окунь	66,7	60,0	30,0	5,0	40,0
Плотва	79,9	63,4	31,7	17,1	24,4

В таблице 4 представлены данные по встречаемости патологий эритроцитов в крови аборигенных и чужеродных видов рыб. У всех обследованных видов рыб (вселенцев и местных карповых) существенно преобладали особи, в кровяном русле которых наблюдалось две и более патологии эритроцитов. Встречаемость таких рыб в популяциях разных видов варьировала от 50,00% у уклей до 83,78% среди бычка-головача. Среди карповых рыб наибольший процент таких особей зафиксирован у леща – 68,42%.

Особь, в крови которых был обнаружен лишь один тип патологии эритроцитов, составляли от 8,11% обследованных рыб среди бычка-головача до 33,33% у плотвы.

Количество особей, в крови которых не было обнаружено патологических эритроцитов, не превышало 24,24% среди бычка-кругляка, это максимальный процент здоровых рыб среди всех обследованных видов.

Таблица 4. Встречаемость у аборигенных и чужеродных видов рыб различных патологий эритроцитов в кровяном русле.

Вид рыб	Кол-во особей без патологий эритроцитов, %	Кол-во особей с одним видом патологии эритроцитов, %	Кол-во особей с двумя и более патологиями эритроцитов, %
бычок-головач	8,1±4,5	8,1±4,5	83,8±6,1
бычок-кругляк	24,2±5,3	12,1±4,6	63,6±5,9
лещ	21,1±9,6	10,5±7,2	68,4±10,9
уклея	21,4±11,4	28,6±12,5	50,0±13,9
плотва	11,1±9,1	33,3±16,7	55,6±11,5

Данные таблиц 3 и 4 свидетельствуют, что обнаруженные как у местных видов рыб, так и вселенцев различные патологии являются признаком хронического воздействия комплекса неблагоприятных факторов среды, т.е. постоянного присутствия различных загрязнителей.

Однозначно можно говорить о том, что чужеродные виды рыб понто-каспийского комплекса не обладают большей устойчивостью к антропогенному загрязнению водной среды, чем местные виды рыб. По нашему мнению, увеличение численности рыб вселенцев «понто-каспийского» комплекса в Саратовском водохранилище обусловлено не их большей устойчивостью к антропогенному загрязнению водной среды, а широкому диапазону адаптивных возможностей к условиям обитания (глубине водоема, характеру грунта, пищи, местам нереста), наличия свободных

трофических ниш. Важно отметить, что их нерест не лимитируется уречным режимом водоема (сработкой воды) в весенний период. Учитывая данное обстоятельство, можно говорить, что не только в водоемах Нижней Волги, но и Верхней численность этих короткоциклового видов рыб будет резко возрастать.

В настоящее время мы не имеем возможности говорить о том, в какой степени рыбы вселенцы создают реальную конкуренцию в питании местным видам рыб, но их значение для питания хищных видов рыб подтверждается данными таблицы 5. Объяснение этому явлению простое – в Саратовском водохранилище появились более доступные, по сравнению с молодью окуня, кормовые объекты – бычки и тюлька, на потребление которых переключились хищники.

Таблица 5. Встречаемость бычков в рационе отдельных видов хищных рыб, в %.

Хищные рыбы	Рыбы-вселенцы		
	Бычок-кругляк	Пуголовка звездчатая	Прочие рыбы
Судак	20,4	58,0*	21,6
Берш	19,0	62,6	18,2
Окунь	17,4	72,1	10,5

Примечание: В Ульяновском плесе Куйбышевского водохранилища в преднерестовый период нами отмечалось 100% встречаемость звездчатой пуголовки у судака.

Паразиты. Всего в Саратовском водохранилище нами отмечено 8 видов чужеродных паразитов*, имеющих понто-каспийское происхождение: *Gyrodactylus sp.*, *Triaenophorus crassus*, *Aspidogaster limacoides*, *Nicola skrjabini*, *Apatemon sp.* (*gracilis?*), *met.*, *Holostephanus cobitidis*, *Apophallus muehlingi*, *Rossicotrema donicum*, *Caspiobdella fadejewi*. Все виды обнаруженных паразитов, кроме гиродактилюса *Gyrodactylus sp.*, и пиявки *Caspiobdella fadejewi* имеют сложный жизненный цикл.

Заражение рыб некоторыми из них (*Triaenophorus crassus*, *Aspidogaster limacoides*, *Nicola skrjabini*,) осуществляется в результате питания различными видами гидробионтов, которые являются первыми промежуточными хозяевами в цикле паразита. Для других (*Apatemon sp.* (*gracilis?*), *met.*, *Holostephanus cobitidis*, *Apophallus muehlingi*, *Rossicotrema donicum*) – рыбы являются вторым промежуточным хозяином в цикле развития паразита, а первым – моллюски вселенцы понто-каспийского комплекса.

Рассмотрев некоторые данные по видовому составу и особенностям экологии чужеродных вселенцев понто-каспийского комплекса в Саратовском водохранилище, можно попытаться ответить на главный вопрос: как их проникновение отразилось на функционировании экосистемы водохранилища.

Ответ на поставленный вопрос можно было бы получить просто – изучить питание и пищевые взаимоотношения между рыбами Саратовского водохранилища в современных условиях. Однако следует отметить, что это титаническая работа, выполнить ее крайне сложно, так как в водохранилище обитает 56 видов рыб. Кроме того, как будет показано ниже, даже зная спектр питания того или иного конкретного вида рыб, нельзя сделать адекватный вывод о тех изменениях, которые происходят в пищевых цепях. Например, по нашим данным, зоопланктон в спектре питания понто-каспийских бычков в Саратовском водохранилище составляет 0,3% по весу и 8,7% по частоте. Это не высокий показатель, оно и по-

* Паразитические простейшие нами у рыб не исследовались.

нятно, так как основу их питания составляют моллюски рода *Dreissena*.

Для анализа изменений, происходящих в функциональной организации экосистемы Саратовского водохранилища в результате проникновения понто-каспийских вселенцев, нами будут использованы данные по зараженности рыб отдельными видами паразитов со сложным жизненным циклом. В данном случае паразиты будут использованы как своеобразные биологические метки, отражающие особенности экологии рыб в современных условиях.

В период с 2009 по 2013 гг. методом полного и неполного паразитологического вскрытия нами исследовано 808 экз. рыб 18 видов. В таблице 6 приведены данные по количеству видов - паразитов, обнаруженных как у аборигенных, так и чужеродных видов рыб. Они свидетельствуют, что у местных видов рыб встречаются чужеродные паразиты, а у понто-каспийских вселенцев их видовой состав обогатился за счет местных видов паразитов (табл. 6). Такая картина в распределение той или иной группы паразитов (местные или чужеродные) у рыб может свидетельствовать только лишь об одном – чужеродные гидробионты понто-каспийского комплекса трансформировали существующие пищевые цепи, ранее существовавшие в экосистеме Саратовского водохранилища.

Последствия проникновения чужеродных видов гидробионтов понто-каспийского комплекса на трансформацию пищевых цепей рассмотрим более конкретно на ряде примеров.

Таблица 6. Количество видов - паразитов со сложным жизненным циклом у некоторых видов рыб Саратовского водохранилища.

Хозяин	Период исследования, гг	Количество паразитов	Чужеродные паразиты
Бычок-кругляк*	2009–2013	16	5
Бычок-головач*	2009–2013	18	5
Бычок-цуцик*	2009–2013	9	2
Красноперка	2013	11	2
Лещ	2013	15	2
Плотва	2013	10	2
Жерех	2013	4	1
Голавль	2013	4	1
Язь	2013	9	2
Окунь	2012–2013	13	3
Ерш	2012–2013	7	1
Судак	2012–2013	9	3
Берш	2012–2013	4	1
Щука	2012–2013	12	1
Сом	2012–2013	8	1
Щиповка	2009	6	2
Тюлька*	2012–2013	2	1

Примечание. * - чужеродные виды рыб.

В результате проникновения в Саратовское водохранилище бычка-кругляка, бычка-головача и бычка-цуцика в водоем был занесен новый паразит цестода *Triaenophorus crassus*, плероцеркоиды которого встречаются в их мускулатуре (табл. 7), т.е. бычки выполняют роль второго промежуточного хозяина. Первыми промежуточными хозяевами паразита служат веслоногие рачки *Cyclops strenuus*, *C. vicinus*, *Mesocyclops varicans*, *Eucyclops gracilis* и др. [25].

Ранее нами указывалось (табл. 5), что в питании хищных видов рыб бычки занимают значительную долю. Это полностью относится к щуке и обусловлено тем, что в настоящее время половозрелые цестоды *Triaenophorus crassus* обнаруживаются в ее кишечнике, таким образом щука является окончательным хозяином данного паразита. Показатель экстенсивности достигает 60,0%, индекс обилия – 3,6 экз. Переход щуки на питание бычками обусловил и еще один важный момент: до 2002 г. щука в среднем на 34% была заражена цестодой *T. nodulosus*, для которой являлась окончательным хозяином. Дополнительными хозяевами паразита служили окунь, ерш, налим. С 2012 г. у щуки *T. nodulosus* обнаружен не был. Из 46 исследованных в 2012 г. окуней плероцеркоидами *T. nodulosus* была заражена лишь одна особь. Можно говорить о том, что в данном случае один вид паразита *T. crassus* практически заменил другой вид *T. nodulosus*. Причина этому – изменение ранее существовавших пищевых цепей.

Естественный ареал *Nicolla skrjabini* ограничен реками Азово-Черноморского и Балтийского регионов. До строительства Волго-Донского канала (1952 г.) этот вид в Волге не встречался [19]. Впервые об обнаружении *N. skrjabini* в бассейне Волги сообщает Ю.С. Донцов [12].

Появление трематоды в Волжских водохрани-

лищах стало возможным с проникновением через межбассейновый канал первого промежуточного хозяина гельминта – моллюска *Lithoglyphus naticoides*, который обнаружен в Нижней Волге в конце 1960-х годов [3]. В 1993–1996 гг. моллюск найден в Саратовском водохранилище, где, по данным В.И. Попченко [29], был редким в зоне зарослевых мелководий. В настоящее время *L. naticoides* широко расселился по всей прибрежной зоне Саратовского водохранилища, его биомасса составляет 41% от общей биомассы «мягкого» бентоса [21].

Вторыми промежуточными хозяевами в цикле развития *N. skrjabini* являются различные виды рачков-гаммарид [33]. Трематода обладает широким кругом дефинитивных хозяев (27 видов рыб) [20, 26], мариты локализуются в кишечнике.

В Саратовском водохранилище *N. skrjabini* обнаружена в начале 1990-х гг. у обыкновенного ерша (экстенсивность инвазии 26,4%, индекс обилия 0,5 экз.) [7].

Наши исследования показали, что в реализации жизненного цикла паразита в условиях Саратовского водохранилища принимают участие 6 видов рыб (табл. 8).

По нашему мнению, основная роль в поддержании численности трематоды *Nicolla skrjabini* в Саратовском водохранилище принадлежит бычкам – кругляку и головачу, видам понтокаспийского фаунистического комплекса, а сам паразит не мог развиваться без первого промежуточного хозяина гельминта – моллюска *Lithoglyphus naticoides*, который также является вселенцем. Прочное обоснование паразита в Саратовском водохранилище связано с наличием всех участников его жизненного цикла и в достаточном количестве.

Таблица 7. Зараженность рыб Саратовского водохранилища плероцеркоидами *Triaenophorus crassus*.

Хозяин	Экстенсивность заражения, %	Интенсивность инвазии, экз.	Индекс обилия, экз.
Бычок-кругляк	11,5	1-3	0,2
Бычок-головач	36,0	1-25	1,0
Бычок-цуцик	46,7	1-2	0,5
Щука	60,0	1-15	3,6

Таблица 8. Зараженность рыб Саратовского водохранилища трематодой *Nicolla skrjabini*.

Хозяин	Экстенсивность инвазии, %	Интенсивность инвазии, экз.	Индекс обилия, экз.
Бычок-кругляк	63,9	1-166	6,0
Бычок-головач	92,0	2-130	19,4
Окунь	3,9	1-3	0,05
Судак	3,1	1	0,03
Сом	4(7)	3-30	8,0
Ерш	1(12)	1	0,1

Метацеркарии Apophallus muehlingi Lühe, 1909, met. и *Rossicotrema donicum* Skrjabin et Lind-

trop, 1919 в Саратовском водохранилище впервые отмечены в 2013 г. у карповых (плотва, лещ,

красноперка), окуневых (окунь, судак, берш) и сельдевых (тюлька), экстенсивность инвазии достигает 100,0%, интенсивность инвазии от единичных экз. до сотен. Локализуются метацеркарии в лучах плавников и в мышцах.

Появление трематод стало возможным благодаря вселению из Азово-Черноморского региона брюхоногого моллюска *Lithoglyphus naticoides*, который является первым промежуточным хозяином гельминтов. Вторым промежуточным хозяином в цикле развития трематод служат карповые и окуневые рыбы, мариты паразитируют у рыбоядных птиц и млекопитающих [19].

Метацеркарии *Apophallus muehlingi* и *Rossicotrema donicum* могут стать причиной массовой гибели молоди рыб, для которых они особенно патогенны. В литературе [4,5, 22] показано, что в дельте Волги, где также фиксируется 100%-ная зараженность мальков окуневых и карповых этими паразитами, смертность рыб достигает 80%.

Следует отметить, что в своих естественных ареалах эти трематоды не вызывают столь высокого заражения и гибели рыб [19].

Трансформация пищевых цепей, в результате проникновения чужеродных видов гидробионтов понто-каспийского комплекса, достаточно хорошо иллюстрируется на примере изменения многовидовой ассоциации гельминтов (МАГ) окуня [30], существование которой связано тесными экологическими взаимоотношениями с широким кругом гидробионтов [16].

За длительный период времени структура МАГ претерпела значимые изменения, которые выражаются в неоднократной смене как вида-доминанта, так и порядка доминирования компонентов МАГ (табл. 9).

Таблица 9. Изменчивость характеристик МАГ окуня за длительный промежуток времени.

Год	Схема доминирования видов (в порядке уменьшения частоты встречаемости паразитов в популяции окуня)	Вид-доминант
1990	2-3-4-5-1	<i>Camallanus truncates</i>
1991	3-2-4-5-1	<i>Bunodera luciopercae</i>
1992	3-4-1-2-5	<i>Bunodera luciopercae</i>
1996	1-3-2-4-5	<i>Camallanus lacustris</i>
1997	1-3-2-4-5	<i>Camallanus lacustris</i>
2002	1-3≈4≈2-5	<i>Camallanus lacustris</i>
2009	1≈3-4-2-5	<i>Camallanus lacustris</i>
2012	1-3-2-5-4	<i>Camallanus lacustris</i>

Однако следует отметить, что в данном случае структура МАГ окуня отреагировала на происходящие изменения в экосистеме Саратовского водохранилища с определенным запозданием, так как процесс трансформации пищевых цепей про-

изошел не одновременно, а занял определенный временной интервал.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Чужеродные виды гидробионтов понто-каспийского фаунистического комплекса успешно натурализовались в экосистеме Саратовского водохранилища и обусловили усложнение ее структуры. Увеличение биоразнообразия гидробионтов за счет видов - вселенцев оказало влияние на функционирование экосистемы водохранилища в результате трансформации ранее существующих пищевых цепей. Изменение структуры многовидовой ассоциации гельминтов и смена вида доминанта у окуня (*Camallanus truncates* на *C. lacustris*), замена одних паразитов на другие у щуки (*Triaenophorus nodulosus* на *T. crassus*), расширение видового состава паразитов у местных и чужеродных видов рыб указывает на то, что начался мощный этап функциональных изменений в экосистеме Саратовского водохранилища.

Отмеченные изменения в экосистеме Саратовского водохранилища произошли с определенным запозданием, так как процесс изменения пищевых цепей проникновения чужеродных видов гидробионтов произошел не одновременно, а занял определенный временной интервал. Процесс функциональной перестройки экосистемы Саратовского водохранилища не завершен, чужеродные виды гидробионтов набрали «критическую массу», которая обусловит дальнейшую перестройку биоценоза водоема, ее устойчивость переходит на качественно другой уровень.

Работа выполнена при финансовой поддержке Программы фундаментальных исследований Президиума РАН «Особенности экологии и динамики чужеродных видов гидробионтов (зоопланктон, зообентос, рыбы, паразиты рыб) в водоемах Средней и Нижней Волги» и «Влияние чужеродных видов на динамику и функционирование биоразнообразия».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Алимов А.Ф., Орлова М.И., Панов В.Е. Последствия интродукции чужеродных видов для водных экосистем и необходимость мероприятий по их предотвращению // Виды вселенцы в европейских морях. Апатиты: Изд-во Кольского НЦ РАН. С.12-23.
2. Антонов П.И. О вселении двусторчатого моллюска *Dreissena bugensis* (Andr.) в волжские водохранилища // Экологические проблемы крупных рек: Тез. докл. Тольятти: ИЭВБ РАН, 1993. С. 52-53.
3. Белявская Л.И., Вьюшкова В.П. Донная фауна Волгоградского водохранилища // Тр. Саратовского отд. ГОСНИОРХ. Саратов, 1971. Т. 10. С. 93-106.
4. Бисерова Л.И. О факторах, обусловивших вспышку численности трематод *Apophallus muehlingi* и *Rossicotrema donicum* в дельте Волги // Факторы регуляции популяционных процессов у гельминтов. Тез. докл. симпозиума, г. Пушино, 3-5 апреля 1990. М., 1990. С.

- 17–18.
5. Бисерова Л.И. Паразиты моллюска-вселенца *Lithoglyphus nativoides* дельты р. Волги // Пробл. гидробиол. континент. вод и их малакофауна. Тез. докл. междуна-род. совещ., С.-Петербург, 18–21 ноября 1996 г. СПб., 1996. С. 12–13.
 6. 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.
 7. Бурякина А.В. Паразитофауна рыб Саратовского водо-хранилища (фауна, экология): Дис. ... канд. биол. на-ук. СПб.: ГОСНИОРХ, 1995. 384 с.
 8. Волга и ее жизнь. Л.: Наука, 1978. 352 с.
 9. Галанин И.Ф. К вопросу о расселении бычков родов *Neogobius* и *Proterorhinus* в прибрежье Куйбышевского водохранилища // Российский журнал Биологических инвазий. 2012. № 1. С. 32–38.
 10. Дгебуадзе Ю.Ю. 10 лет исследований инвазий чуже-родных видов в Голарктике // Российский журнал Биологических инвазий. 2011. С. 1–6.
 11. Диксон Б.И. Рыболовство в бассейне Волги выше Са-ратова. Рыболовство в VIII смотрительском участке. С.-Пб., 1909. Вып. 8. 107 с.
 12. Донцов Ю.С. Влияние зарегулирования стока Волги на гельминтофауну рыб из водохранилищ Волжского каскада // Фауна, систематика, биология и экология гельминтов и их промежуточных хозяев. Горький: изд-во Горьковского гос. пед. ин-та им. М.М. Горького, 1979. С. 13–40.
 13. Евланов И.А. Изучение пространственной структуры и взаимоотношений между плероцеркоидами *Digamma integrata* (Cestoda, Ligulidae) и лещом (*Abramis brama*) Куйбышевского водохранилища // Паразитология, 1989. Т. 13. Вып. 3. С. 261–287.
 14. Евланов И.А. Экологические аспекты устойчивости паразитарных систем (на примере паразитов рыб): Ав-тореф. дисс. ... док. биол. наук. М., 1993. 41 с.
 15. Евланов И.А., Козловский С.В., Антонов П.И. Кадастр рыб Самарской области. Тольятти: ИЭВБ РАН, 1998. 222 с.
 16. Евланов И.А. Экологическое разнообразие, устойчи-вость сообществ и популяций эукариот пресноводных и наземных экосистем // Институту экологии Волж-ского бассейна РАН 20 лет. Основные итоги и пер-спективы научных исследований. Тольятти, ИЭВБ РАН, 2003. С. 51–54.
 17. Евланов И.А. Структурно-функциональная организа-ция биоинвазионных видов гидробионтов в водоемах Средней и Нижней Волги (зоопланктон, моллюски, рыбы). Заключение. // Ресурсы экосистем Волжского бассейна. Т. 1. Водные экосистемы. Тольятти: ИЭВБ РАН; Кассандра, 2008. С. 221–222.
 18. Евланов И.А., Рубанова М.В. Использование структуры многовидовой ассоциации гельминтов (МАГ) окуня в целях экологического мониторинга водных экосистем // Изв. Самар. НЦ РАН. 2011. Т. 13. № 5. С. 209–212.
 19. Жохов А.Е., Пугачева М.Н. Паразиты-вселенцы бас-сейна Волги: история проникновения, перспективы распространения, возможности эпизоотий // Паразитология. 2001. Т. 35. Вып. 3. С. 201–212.
 20. Жохов А.Е., Молодожникова Н. М., Пугачева М.Н. Расселение трематод-вселенцев *Nicolla skrjabini* (Iwanitzky, 1928) и *Plagioporus skrjabini* Kowal, 1951 (Trematoda: Operecolidae) в Волге // Экология. 2006. № 5. С. 398–400.
 21. Зинченко Т.Д., Курина Е.М. Распределение видов все-ленцев в открытых мелководьях Саратовского водо-хранилища // Росс. журн. биол. инвазий. 2011. № 2. С. 74–85.
 22. Иванов В.М., Семенова Н.Н. Причины возникновения и развития очага россикотрематоза рыб в дельте Волги и на Северном Каспии // Гидробиологические иссле-дования в заповедниках. Вып. 8. М., 1996. С. 128–133.
 23. Изюмова Н.А. Паразитофауна рыб водохранилищ СССР и пути ее формирования. Л.: Наука, 1983. 284 с.
 24. Кириленко Е.В., Шемонаев Е.В. Питание бычка-кругляка *NEOGOBIUS MELANOSTOMUS* (PERCI-FORMES, GOBIIDAE) в двух Волжских водохрани-лищах // Вопросы ихтиологии. 2012. Т. 52. № 3. С. 81–86.
 25. Куперман Б.И. Ленточные черви рода *Triaenophorus* – паразиты рыб. Л.: Наука, 1973. 207 с.
 26. Молодожникова Н.М., Жохов А.Е. Таксономическое разнообразие паразитов рыбообразных и рыб бассейна Волги. III. Аспидогастры (*Aspidogastrea*) и трематоды (Trematoda) // Паразитология. 2007. Т. 41. Вып. 1. С. 28–54.
 27. Николаев И.И. Последствия непредвиденного антропо-генного расселения водной фауны и флоры // Эколо-гическое прогнозирование. М., 1979. С. 76–93.
 28. Панов В.Е., Алимов А.Ф., Балушкина Е.В., Голубков С.М., Никулина В.Н., Телеш И.В., Финогенова Н.П. Мониторинг биоразнообразия донных и планктонных сообществ эстуария реки Невы // Мониторинг биораз-нообразия. М., 1997. С. 288–294.
 29. Попченко В.И. Биологическое разнообразие донных беспозвоночных зарослей Саратовского водохрани-лища // Проблемы биологического разнообразия вод-ных организмов Поволжья. Мат. конф., посвящ. 85-летию со дня рождения Н.А. Дзюбана / Под ред. В.И. Попченко, Е.А. Бычека. Тольятти: ИЭВБ РАН, 1997. С. 98–107.
 30. Рубанова М.В. Экологическая характеристика много-видовой ассоциации гельминтов окуня (*Perca fluvi-tilis* Linnaeus, 1758) Саратовского водохранилища // Автореф. ... канд. биол. наук. Тольятти, 2011. 18 с.
 31. Семенов Д.Ю. Антропогенная трансформация иктио-фауны Средней Волги в Куйбышевском водохрани-лище. Ульяновск: УлГУ, 2011. 114 с.
 32. Слынько Ю.В., Дгебуадзе Ю.Ю., Новицкий Р.А., Хри-стов О.А. Инвазии чужеродных рыб в бассейнах круп-нейших рек понто-каспийского бассейна: состав, век-торы, инвазионные пути и темпы // Росс. журн. биол. инвазий. 2010. № 4. С. 74–89.
 33. Стенько Р.П. Жизненный цикл трематоды *Crowcraeum skrjabini* (Iwanitzky, 1928) (Allocreadiata, Operecolidae) // Паразитология. 1976. Т. 10. Вып. 1. С. 9–16.
 34. Шатуновский М.И. Мониторинг биоразнообразия по-пуляций пресноводных рыб // Мониторинг биоразно-образия. М., 1997. С. 154–158.
 35. Шиклев С.М. Рыбы // Природа Куйбышевской облас-ти. Куйбышев: Когиз, 1951. С. 290–309.
 36. Элтон Ч. Экология насекомых животных и растений. М.: Изд-во Иностран. лит-ра. 1960. 230 с.
 37. Яковлева А.В., Яковлев В.А. Влияние *Dreissena poly-omorpha* и *Dreissena bugensis* на структуру зообентоса верхних плесов Куйбышевского водохранилища // Росс. журн. биол. инвазий. 2011. № 3. С. 105–118.

THE INFLUENCE OF ALIEN SPECIES OF HYDROBIONTS ON THE STRUCTURAL-FUNCTIONAL ORGANIZATION OF THE SARATOV RESERVIOR ECOSYSTEM

© 2013 I.A. Evlanov, E.V. Kirilenko, A.K. Mineev, O.V. Mineeva, O.V. Mukhortova, A.I. Popov, M.V. Rubanova, E.V. Shemonaev.

Institute of Ecology of Volga Basin RAS, Togliatti

There was examined the influence of alien hydrobionts in the Ponto-Caspian fauna complex on structural-functional organization of ecosystems in Saratov water basin. Alien species naturalized successfully and caused the complication of ecosystems structure in Saratov water basin thus resulting in its higher homeostatic. The increase of hydrobionts biodiversity (due to alien species) influenced the functioning of the water basins ecosystem thus changing earlier existing food chains. B The given data proves the beginning of significant functional transformations in the water basins ecosystem.

Key words: Saratov water basin, alien hydrobionts, ecosystem, structural-functional organization.

Evlanov Igor Anatolyevich, Sc.D., professor, Head of the Laboratory of Population Ecology; *Kirilenko Elena Vasilievna*, candidate biologically sciences, Junior Researcher; *Mineyev Aleksandr Konstantinovich*, candidate biologically sciences, Senior Researcher; *Mineeva Oksana Viktorovna*, candidate biologically sciences, Junior Researcher; *Mukhortova Oksana Vladimirovna*, candidate biologically sciences, research associate; *Popov Aleksey Igorevich*, candidate biologically sciences, research associate; *Rubanova Marina Vasilyevna*, candidate biologically sciences, Junior Researcher; *Shemonaev Evgeny Vyacheslavovich*, candidate biologically sciences, research associate, ievbras2005@mail.ru