

УДК 574.587 (282.247.416.8)

СРАВНИТЕЛЬНАЯ ОЦЕНКА РАЗМЕРНЫХ ХАРАКТЕРИСТИК ЧУЖЕРОДНЫХ ВИДОВ МАКРОЗООБЕНТОСА КУЙБЫШЕВСКОГО И САРАТОВСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩ

© 2018 Е.М. Курина

Институт экологии Волжского бассейна РАН, г. Тольятти

Статья поступила в редакцию 04.04.2018

Получены новые данные динамики размерно-возрастной структуры массовых чужеродных видов макрозообентоса – представителей понто-каспийского и понто-азовского комплексов в водохранилищах Средней и Нижней Волги. В результате круглогодичных полевых исследований на глубоководных и прибрежных станциях Куйбышевского и Саратовского водохранилищ установлено увеличение размеров тела особей полихет *Hypania invalida* (Grube, 1860), двустворчатых моллюсков *Dreissena bugensis* (Andrussov, 1847), некоторых видов амфипод (*Obesogammarus obesus* (Sars, 1896), *Pontogammarus robustoides* (Sars, 1894)) и мизид (*Katamysis warpachowskyi* Sars, 1893) примерно в 1,2-1,5 раза, в сравнении с таковыми из водоемов-доноров (Каспийское море, Днепро-Бугский лиман, реки Азово-Черноморского бассейна). Наряду с этим отмечено значительное уменьшение размеров тела крупных видов мизид *Paramysis ullskyi* Czerniavsky, 1882 и *Paramysis lacustris* (Czerniavsky, 1882), а также корофиид *Chelicirophium curvispinum* Sars, 1895 и пиявок *Archaeobdella esmonti* Grimm, 1876. Популяционные различия в размерах особей из водоемов-доноров и водоемов-реципиентов, являются проявлением межпопуляционных адаптивных отношений к факторам среды, из которых температурный фактор для отдельных таксонов, вероятно, является определяющим. Выявлено, что размерная структура двустворчатых моллюсков *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771) в водохранилищах характеризуется преобладанием мелких особей размером менее 10,0 мм, что свидетельствует о высокой интенсивности их размножения. Установлено также, что после достижения *D. polymorpha* длины 22,0-25,0 мм (возраст 3-4 года) особи элиминируют, не достигая максимальных размеров моллюсков – 45,0 мм. Получены зависимости массы от длины тела некоторых массовых чужеродных видов донных сообществ: полихет *Hypania invalida*, амфипод *Dikerogammarus haemobaphes* (Eichwald, 1841), *Pontogammarus robustoides*, *Stenogammarus dzjubani* Mordukhay-Boltovskoy et Ljakhov, 1972, которые описываются уравнениями степенных функций. **Ключевые слова:** чужеродные виды, макрозообентос, размерные характеристики, Куйбышевское водохранилище, Саратовское водохранилище.

Работа выполнена в рамках государственного задания ФАНО России (тема № АААА-А17-117112040040-3) и частичной финансовой поддержке гранта РФФИ №17-44-630197.

ВВЕДЕНИЕ

До зарегулирования р. Волги состав донных организмов был типичным для равнинной реки, однако в отличие от рек других бассейнов, представители понто-каспийской фауны, проникая в речную систему, образовывали местами специфические биоценозы. По данным А.Л. Бенинга, В.И. Жадина и Ф.Д. Мордухай-Болтовского [1; 2; 3] в связи с преобладанием песчаного дна, занимавшего 85-90% дна, в р. Волга преобладал псаммофильный биоценоз, который состоял из нескольких форм личинок хирономид и олигохет, а также каспийских ракообразных. Создание водохранилищ и связанные с этим изменения (заиление грунтов, эвтрофирование, накопление токсических веществ) привело к исчезновению некоторых (в основном псаммофильных) видов амфипод, но с другой стороны

Курина Екатерина Михайловна, кандидат биологических наук, младший научный сотрудник лаборатории экологии малых рек. E-mail: ekaterina_kurina@mail.ru

уменьшение течения облегчило продвижение гидробионтов вверх по Волге и привело к увеличению числа чужеродных видов макрозообентоса [3], разнообразие и роль которых в водохранилищах Волжского бассейна продолжает возрастать [4; 5; 6; 7; 8; 9].

Известно, что важной экоморфной характеристикой бентических организмов является их размерно-массовый спектр [10]. Впервые для водохранилищ Средней и Нижней Волги подробно исследован размерный состав чужеродных видов, дана сравнительная оценка максимальных размеров тела чужеродных видов в составе донных сообществ водоемов-доноров и водоемов-реципиентов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Материалом исследований являются пробы макрозообентоса глубоководных и прибрежных (h<3,0 м) участков Саратовского и Куйбышевского водохранилищ. Отбор проб в Саратовском

водохранилище произведен в 2009-2011, 2014, 2016 гг. на 45 станциях (количество проб n=108), в Куйбышевском – в 2009-2011, 2014-2016 гг. на 40 станциях (n=113). Также включены данные ежемесячных круглогодичных сборов макрозообентоса 2009-2011 гг. и ежедекадных сборов 2012 г. на стационарной станции в районе с. Мордово Саратовского водохранилища и исследований на мелководьях левобережной части наиболее эвтрофного Приплотинного плеса Куйбышевского водохранилища, где пробы отбирались ежемесячно с мая по октябрь в 2009-2012 гг.

Количественные пробы отбирали дночерпателем Экмана-Берджи с площадью захвата 250 см² и 400 см² по 2 подъема 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 ячеи 0,23 мм). Сбор и обработка материала проведена с использованием стандартных гидробиологических методов [11; 12].

За весь период исследований в Куйбышевском и Саратовском водохранилищах было измерено более 33 тыс. особей беспозвоночных. Длина тела полихет и пиявок и высота раковин моллюсков измерялась под биноклем с по-

мощью окуляр-микрометра с точностью до 0,5 мм и взвешивание произведено с точностью до 0,5 мг. Ракообразные измерялись с точностью до 0,1 мм (за длину тела принято расстояние от рострума до основания тельсона).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В Куйбышевском и Саратовском водохранилищах зарегистрировано 35 чужеродных видов с преобладанием Crustacea: 15 видов Amphipoda, 5 – Mysidacea, 4 – Cumacea, 1 – Isopoda. Mollusca представлены 5 видами, Hirudinea и Polychaeta – по 2 вида и Oligochaeta – 1 вид. Общее число видов-вселенцев составляет примерно 20% видового состава макрозообентоса водохранилищ. Частота встречаемости >50% установлена для двух массовых видов – полихет *Hypania invalida* (Grube, 1860) и двустворчатых моллюсков *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771).

Размерные показатели чужеродных видов макрозообентоса в Куйбышевском, Саратовском водохранилищах и водоемах-донорах – Каспийском море; реках Азово-Черноморского бассейна и Днепро-Бугском лимане [13; 14; 15] представлены в табл. 1.

Таблица 1. Минимальная, максимальная и средняя длина тела (L) массовых чужеродных видов макрозообентоса в Куйбышевском (КВ), Саратовском (СВ) водохранилищах и водоемах-донорах (ВД)

Вид	КВ			СВ			ВД
	L min, мм	L max, мм	L ср., мм	L min, мм	L max, мм	L ср., мм	L max, мм
Polychaeta							
<i>Hypania invalida</i> (Grube, 1860)	2,0	22,0	6,8±0,1	1,5	20,0	5,0±0,1	14,0
Hirudinea							
<i>Archaeobdella esmonti</i> Grimm, 1876	2,9	27,5	6,9±0,3	1,7	8,0	2,1±0,1	33,0
Crustacea							
<i>Paramysis ullskyi</i> Czerniavsky, 1882	3,0	21,5	–	3,0	18,5	8,5±0,3	26,0
<i>Paramysis lacustris</i> (Czerniavsky, 1882)	–	–	–	3,0	19,0	7,9±0,2	25,0
<i>Katamysis warpachowskyi</i> Sars, 1893	–	–	–	2,0	10,0	5,2±0,02	8,0
<i>Pterocuma rostrata</i> Sars, 1894	1,8	8,0	–	2,0	8,0	4,2±0,1	8,0
<i>Pterocuma sowinskyi</i> (Sars, 1894)	2,0	9,8	5,5±0,1	2,0	8,0	4,7±0,2	10,5
<i>Dikerogammarus haemobaphes</i> (Eichwald, 1841)	1,8	17,4	6,9±0,3	1,5	19,2	7,2±0,2	20,0
<i>Dikerogammarus caspius</i> (Pallas, 1771)	–	–	–	2,7	18,0	7,8±0,2	18,0
<i>Pontogammarus robustoides</i> (Sars, 1894)	2,2	20,2	7,8±0,4	1,5	19,2	6,2±0,3	18,0
<i>Pontogammarus maeoticus</i> (Sowinsky, 1894)	1,8	11,4	5,0±0,1	1,5	11,0	5,3±0,2	12,0
<i>Obesogammarus obesus</i> (Sars, 1896)	–	–	–	1,2	11,8	4,9±0,2	8,0
<i>Stenogammarus dzjubani</i> Mordukhay-Boltovskoy et Ljakhov, 1972	2,0	7,5	4,9±0,1	1,5	8,5	3,9±0,1	–
<i>Chaetogammarus warpachowskyi</i> (Sars, 1894)	–	–	–	1,5	7,0	3,6±0,1	6,5
<i>Shablogammarus chablensis</i> (Cărausu, 1943)	–	–	–	1,5	6,5	3,4±0,1	3,8
<i>Chelicorophium curvispinum</i> Sars, 1895	3,0	6,0	–	1,4	6,0	2,9±0,04	8,0
Mollusca							
<i>Dreissena polymorpha</i> (Pallas, 1771)	1,2	25,0	7,8±0,04	1,2	27,0	10,2±0,03	45,0
<i>Dreissena bugensis</i> (Andrussov, 1847)	1,2	33,0	10,6±0,02	1,1	42,0	13,7±0,02	25,0
<i>Lithoglyphus naticoides</i> (Pfeiffer, 1828)	1,5	8,8	5,4±0,03	1,3	10,0	4,6±0,03	10,2
<i>Theodoxus astrachanicus</i> (Starobogatov in Starobogatov, Filchakov, Antonova et Pirogov, 1994)	–	–	–	1,2	6,5	3,7±0,1	–

* – нет данных

Понто-каспийские полихеты *Hypania invalida* в настоящее время достигли высокой популяционной плотности практически на всех биотопах водохранилищ Волги, предпочитая илистые и илисто-песчаные грунты [5; 16; 17; 18; 19].

Анализ полученных данных свидетельствует об увеличении максимальной длины тела особей полихет *Hypania invalida* в водохранилищах в 1,5 раза ($P=0,008$) по сравнению с Каспийским морем. Г.Х. Щербина на основании результатов исследования донных сообществ Горьковского водохранилища сделал вывод об увеличении размера тела полихеты более чем в 2 раза при продвижении на север [6], что подтверждается нашими исследованиями. Среди всех размерных групп в Куйбышевском водохранилище преобладают особи с длиной тела 2,1-7,0 мм, а наименьшее их количество среди наиболее мелких и наиболее крупных экземпляров (рис. 1). Отметим, что средняя длина тела полихеты в целом по водохранилищу оказалась несколько меньшей в сравнении с результатами, полученными для верхних плесов Куйбышевского водохранилища – $8,2 \pm 0,3$ мм [19]. В Саратовском водохранилище отмечена тенденция уменьшения размеров тела полихет по сравнению с Куйбышевским (табл. 1). В водоеме значительно преобладают мелкие особи размером до 5,0 мм, что говорит о высокой интенсивности размножения полихет (рис. 1).

Уравнение связи между длиной тела полихеты и массой описывается уравнением степенной функции: W (мг) = $0,05 L^{2,05}$ ($R^2 = 0,97$) (мм).

Хищная каспийская пиявка *Archaeobdella esmonti* Grimm, 1876 распространяется в волжских водохранилищах вместе с полихетами *Hypaniola kowalewskii* (Grimm, 1877) и *Hypania invalida*, которыми питается [20], и имеет высокую частоту встречаемости (до 25%). Размеры пиявки из Куйбышевского и Саратовского водохранилищ не превышали размеров особей из солоноватоводных водоемов (табл. 1), где наибольшая длина тела пиявки составляла 33,0 мм [14]. Наиболее крупные экземпляры отмечены в Рыбинском водохранилище, где фиксированные пиявки имели длину тела до 45,0 мм [21].

В Куйбышевском водохранилище среди всех размерных групп преобладают особи с длиной тела 4,1-8,0 мм (рис. 2). Крупные особи более 10,0 мм встречаются относительно редко в летний период на глубине более 6 м. Размерные показатели *A. esmonti* в Саратовском водохранилище существенно отличаются от таковых в Куйбышевском: значительно преобладают мелкие пиявки размером 1,5-2,0 мм, крупные особи размером более 10 мм не отмечены (рис. 2). Таким образом, для пиявок *Archaeobdella esmonti*, как и для массовых полихет *Hypania invalida*, сохраняется тенденция увеличения размеров тела от южных водохранилищ к северным.

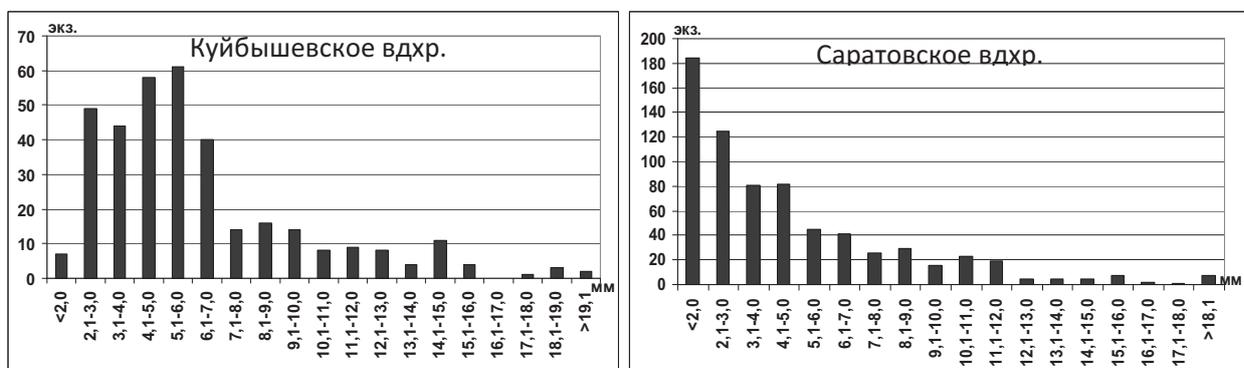


Рис. 1. Размерный состав *Hypania invalida* в Куйбышевском ($n=353$) и Саратовском ($n=703$) водохранилищах в 2009-2012 гг.

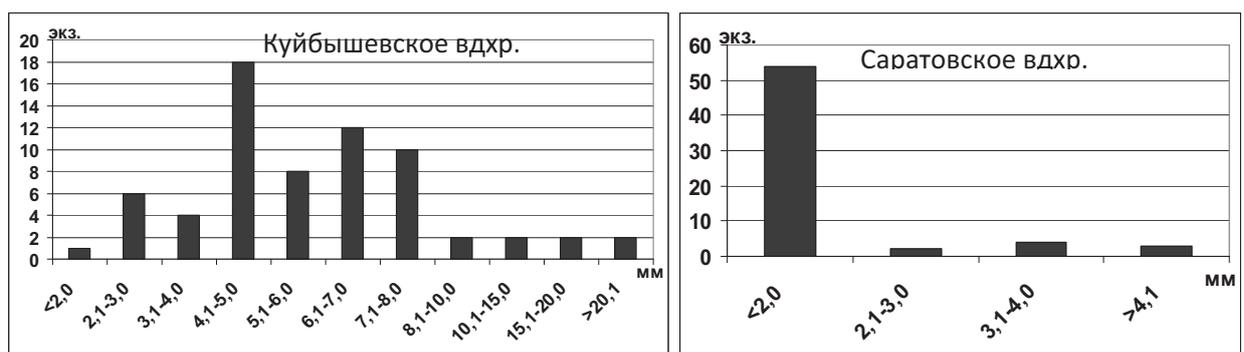


Рис. 2. Размерный состав *A. esmonti* в Куйбышевском ($n=66$) и Саратовском ($n=63$) водохранилищах в 2009-2012 гг.

Обитатель рек и водохранилищ Азово-Черноморского бассейна, солоноватоводная пиявка *Caspiobdella fadejewi* (Epstein, 1961) проникла в Волгу по Волго-Донскому каналу и в настоящее время встречается практически во всех водохранилищах Волжского каскада [22]. В связи с достаточно высокой чувствительностью пиявки к загрязнению, распределение ее в водохранилищах неравномерно и, по-видимому, имеет разорванный ареал. *C. fadejewi* в Куйбышевском и Саратовском водохранилищах отмечается единично, минимальная длина тела найденных пиявок – 3,0 мм, максимальная – 9,5 мм. В реках, впадающих в Черное и Азовское моря, длина самых крупных пиявок достигает 13,0 мм [15].

Широко распространенный понто-каспийский бокоплав *Dikerogammarus haemobaphes* (Eichwald, 1841) в волжских водохранилищах освоил практически все типы биотопов, массово встречается в консорциях моллюсков р *Dreissena*. Относительно крупные представители отряда Amphipoda, максимальная длина тела которых достигает 20,0 мм (табл. 1). Для популяции *D. haemobaphes* характерно относительно равномерное распределение особей по длине тела с преобладанием мелких экземпляров от 2,1 до 4,0 мм (рис. 3). Крупные особи бокоплава размером более 14,0 мм малочисленны и отмечены в прибрежной зоне водохранилищ.

Уравнение зависимости массы тела от его длины для *D. haemobaphes* имеет вид: $W(\text{мг})=0,35 L^{1,81}$ ($R^2=0,95$) (мм).

Понто-каспийские амфиподы *Dikerogammarus caspius* (Pallas, 1771) предпочитают заросшие водной растительностью биотопы и грунты с растительным детритом. В Саратовском водохранилище мелкие особи размером менее 3,0 мм встречаются крайне редко, наибольшее количество экземпляров относится к размерной группе 9,1-10,0 мм (рис. 4), среди которых основную долю составляют половозрелые самки в летний период. В Куйбышевском водохранилище *D. caspius* встречается единично.

Pontogammarus robustoides (Sars, 1894) – широко распространенный вид в водоемах Европы, размерные характеристики которого изучены достаточно подробно. Так, максимальная длина тела *P. robustoides* в Каспийском море не превышала 18,0 мм [14], в реке Висла достигала 21,0 мм [23], в водохранилищах Средней и Нижней Волги – 20,2 мм. В вегетационный сезон в водохранилищах преобладают мелкие особи до 5,0 мм, а также отмечено значительное количество экземпляров половозрелых самок размерной группы 8,1-12,0 мм в Куйбышевском водохранилище (рис. 5).

Зависимость массы тела *P. robustoides* от длины описывается кривой степенной функции: $W(\text{мг})=0,14 L^{2,23}$ ($R^2=0,97$) (мм).

Распространение *Pontogammarus maeticus* (Sowinsky, 1894) в Каспийском море и водоемах-реципиентах связано с открытыми песчаными зонами побережья с чистыми кварцевыми или ракушечными песками [9; 24]. Максимальная длина тела бокоплава в Каспийском море до-

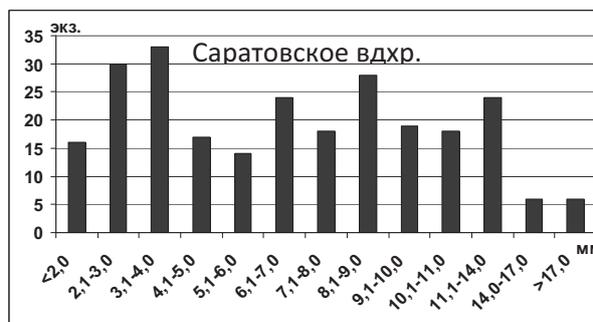
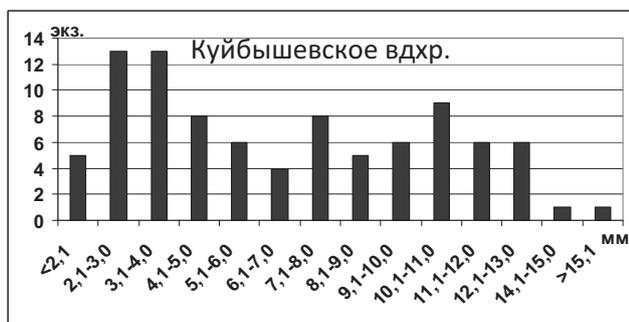


Рис. 3. Размерный состав *D. haemobaphes* в Куйбышевском (n=86) и Саратовском (n=237) водохранилищах в 2009-2012 гг.

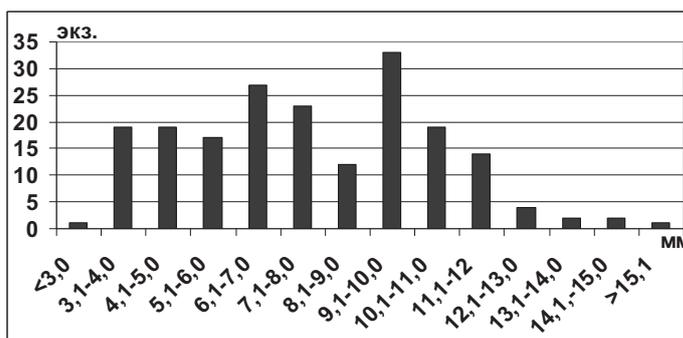


Рис. 4. Размерный состав *D. caspius* в Саратовском водохранилище в 2009-2012 гг. (n=193)

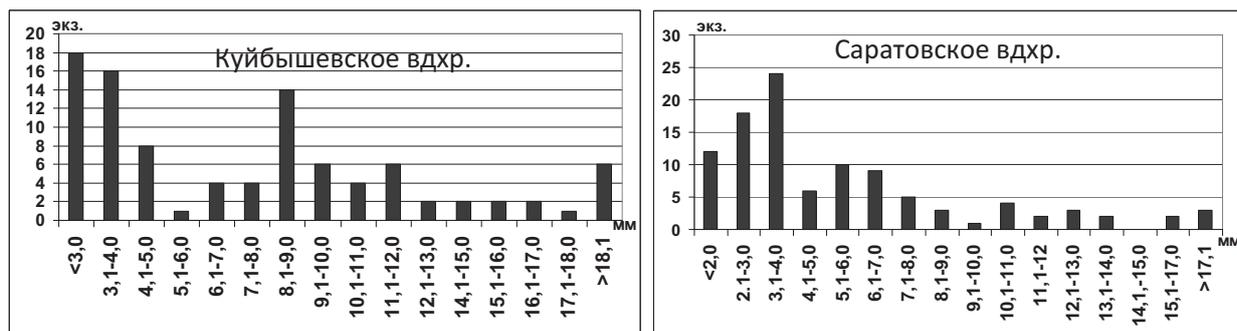


Рис. 5. Размерный состав *P. robustoides* в Куйбышевском (n=96) и Саратовском (n=104) водохранилищах в 2009-2012 гг.

стигает 12,0 мм, в Куйбышевском и Саратовском водохранилищах – 11,4 мм, однако крупные особи размером более 9,0 мм составляют не более 2% всех измеренных экземпляров. Среди всех размерных групп преобладают мелкие особи с длиной тела 3,1-5,0 мм (рис. 6).

Obesogammarus obesus (G.O. Sars, 1896) – относительно мелкие представители отряда Amphipoda, предпочитающих песчаные и каменистые биотопы, длина тела которых в Каспийском море находится в пределах 5-8 мм [14]. В Куйбышевском водохранилище встречаются крайне редко, длина тела обнаруженных экземпляров (самцов и самок) составляла от 9,0 до 12,0 мм, что значительно превышает размеры данного вида в водоеме-доноре.

В Саратовском водохранилище также отмечена тенденция увеличения максимальных размеров тела *O. obesus* по сравнению с водоемом-донором (максимальная длина тела бокоплава

– 11,8 мм). Необходимо отметить, однако, что в водохранилище значительно преобладают мелкие особи (более 78% всех измеренных экземпляров относятся к размерным группам менее 6,0 мм) (рис. 7). В летний период отмечено увеличение количества половозрелых самок размерной группы 9,1-10,0 мм.

Псаммофильные амфиподы *Stenogammarus dzjubani* Mordukhay-Boltovskoy et Ljakhov, 1972. были найдены только в Куйбышевском и Саратовском водохранилищах. В Каспийском море *S. dzjubani* не отмечается, хотя, по мнению Ф.Д. Мордухай-Болтовского и С.М. Ляхова, сделавших описание данного вида, возможно его нахождение в море, так как вид относится к роду, эндемичному для Понтокаспия [25]. В водохранилищах преобладают мелкие особи с длиной тела до 5,0 мм (рис. 8). Доля половозрелых самцов и самок размерной группы более 6,0 мм не превышает 21%.

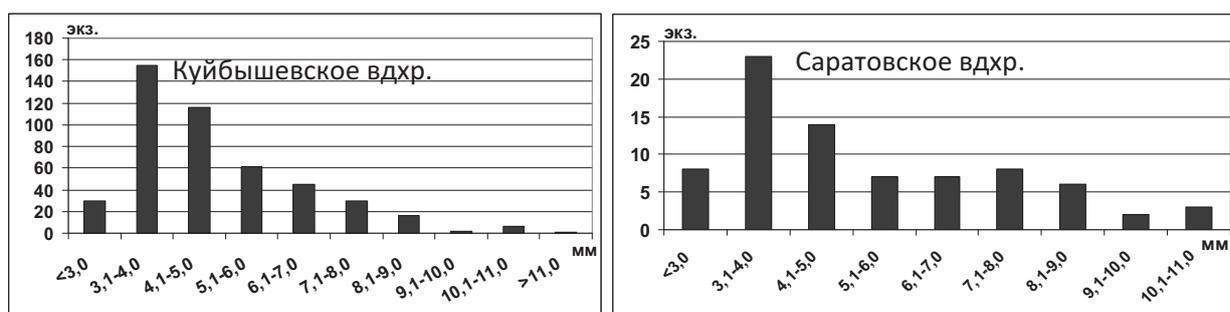


Рис. 6. Размерный состав *P. maeoticus* в Куйбышевском (n=462) и Саратовском (n=78) водохранилищах в 2009-2012 гг.

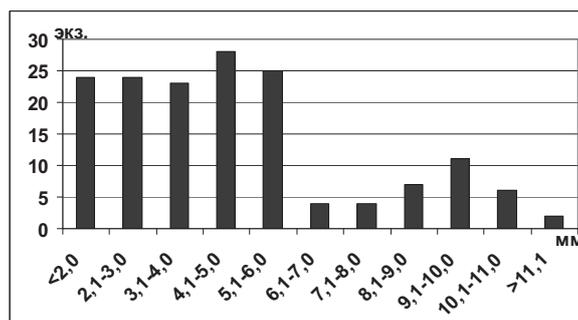


Рис. 7. Размерный состав *O. obesus* в Саратовском водохранилище в 2009-2012 гг. (n=158)

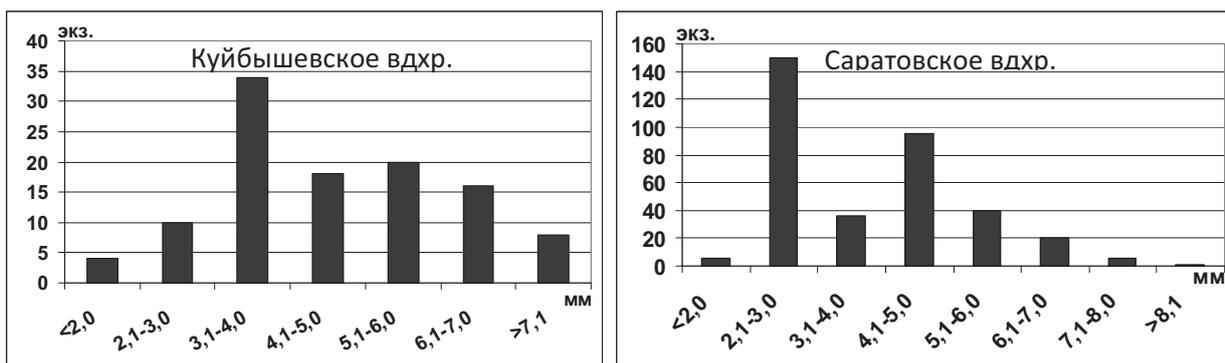


Рис. 8. Размерный состав *S. dzjubani* в Куйбышевском (n=110) и Саратовском водохранилищах (n=354) в 2009-2012 гг.

Зависимость массы тела от его длины для *S. dzjubani* описывается уравнением степенной функции: $W(\text{мг})=0,40 * L^{1,67}$ ($R^2=0,94$) (мм).

Амфиподы понто-каспийского происхождения *Chaetogammarus warpachowskyi* (G.O.Sars, 1894) широко распространены в Саратовском водохранилище, предпочитают малые глубины и илисто-песчаные грунты. Для бокоплава характерно равномерное распределение особей по длине тела (рис. 9), исключение составляли крупные экземпляры более 5,0 мм, единично отмеченные на свале глубин 4-6 м.

В Куйбышевском и Саратовском водохранилищах отмечен также понто-азовский бокоплав *Shablogammarus chablensis* (Sars, 1943) – обитатель эстуариев рек и прибрежных озер северо-западной и западной частей Черного и Каспийского морей. Известно, что длина тела *S. chablensis* в реках Азово-Черноморского бассейна составляет 3,8 мм у самцов и 3,5 мм у самок [13]. В Куйбышевском и Саратовском водохранилищах отмечены более крупные экземпляры этого вида, так, максимальная длина тела бокоплава в водохранилищах – 6,5 мм (табл. 1), а особи размером более 4,0 мм составляют до 45% всех измеренных экземпляров (рис. 10).

Представитель сем. *Corophiidae* – *Chelicorophium curvispinum* Sars, 1895 является одним из самых распространенных в последнее десятилетие видов понто-каспийского комплекса, инвазионная активность которого объясняется особенностями биологии и экологических характеристик вида: фильтрационно-седиментационный тип питания с возможностью переключения на потребление водорослевых обрастаний и детрита, высокая плодовитость, поливольгинность, быстрый рост, высокая конкурентоспособность, устойчивость к загрязнению среды, способность обитать в широком диапазоне экологических факторов и др. [26; 27; 28; 29]. В Куйбышевском и Саратовском водохранилищах значительно преобладают мелкие особи размерной группы 2,1-3,0 мм (рис. 11).

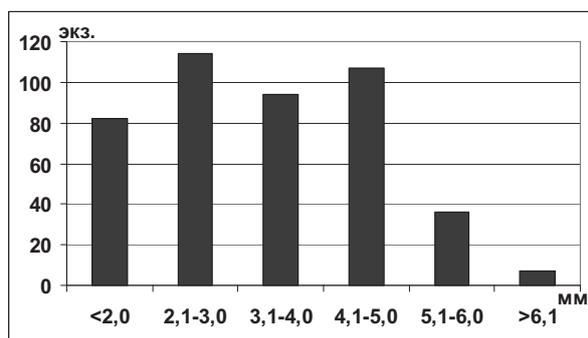


Рис. 9. Размерный состав *C. warpachowskyi* в Саратовском водохранилище в 2009-2012 гг. (n=440)

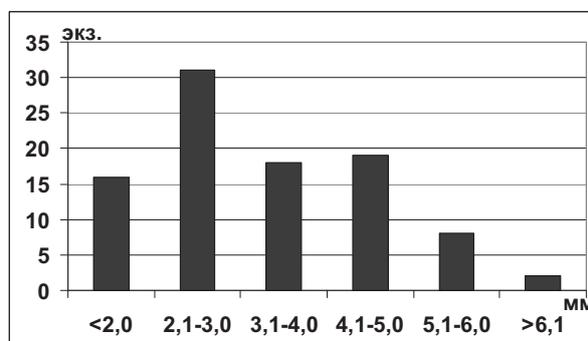


Рис. 10. Размерный состав *S. chablensis* в Саратовском водохранилище в 2009-2012 гг. (n=94)

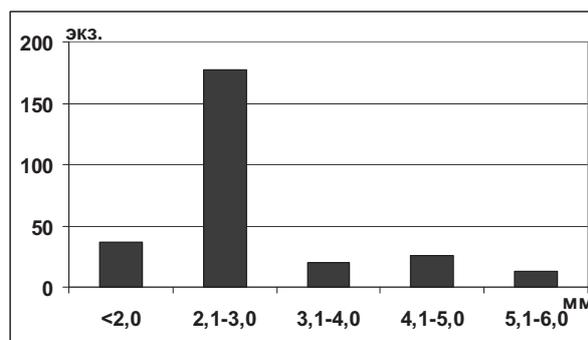


Рис. 11. Размерный состав *C. curvispinum* в Саратовском водохранилище в 2009-2012 гг. (n=273)

Мизиды *Paramysis ullskyi* Czerniavsky, 1882 в водохранилищах обитают на глубинах до 5 м, реже до 18 м, часто встречаются на песчаных и ракушечных грунтах, образуют скопления на открытых мелководьях, а также среди зарослей высшей водной растительности. Длина тела наиболее крупных экземпляров мизид *P. ullskyi* в Каспийском море может достигать 26,0 мм [14]. В водохранилищах Средней и Нижней Волги столь крупные особи не отмечены, максимальная длина тела *P. ullskyi* в Саратовском водохранилище – 18,5 мм, в Куйбышевском – 21,5 мм (табл. 1). В водоемах доминируют особи размером 5,1-9,0 мм, наименьшее количество особей среди мелких (менее 4,0 мм) и крупных (более 15,0 мм) экземпляров (рис. 12).

Paramysis lacustris (Czerniavsky, 1882) – также относительно крупный представитель отряда Mysidacea, максимальная длина тела которого в Каспийском море составляет 25,0 мм [14]. В Саратовском водохранилище максимальные размеры тела самцов не превышают 19,0 мм, крупные особи (более 15,0 мм) немногочисленны и составляют не более 3% всех измеренных экземпляров. Наибольшее количество особей относятся к размерной группе 5,1-7,0 мм (рис. 13).

Мизиды *Katamysis warpachowskyi* G.O.Sars, 1893 отмечены на жестких грунтах затопленной поймы Саратовского водохранилища и на пес-

чаных мелководьях Куйбышевского водохранилища. Длина тела в Каспийском море не превышает 8,0 мм [14]. Длина тела в разных водоемах составляет 4,5-8,5 мм [30], однако, на пойменных участках Саратовского водохранилища обнаружены более крупные экземпляры самцов и самок с длиной тела до 9,0-10,0 мм. Вместе с тем максимального развития получили особи размерной группы 4,1-6,0 мм (рис. 14).

Кумовые ракообразные *Pterocuma sowinskyi* (G.O.Sars, 1894) – наиболее массовый вид Северного Каспия, обитает на глубинах 2-25 м и встречается на различных грунтах (илистых, песчаных, ракушечных). Максимальная длина тела *P. sowinskyi* в Куйбышевском и Саратовском водохранилищах не достигает максимальных значений длины тела раков в Каспийском море (табл. 1). В Куйбышевском водохранилище преобладают особи размерной группы 5,1-7,0 мм (рис. 15), в целом по водоему отмечено значительное развитие мелких особей. В Саратовском водохранилище наибольшее число экземпляров имели длину тела менее 5,0 мм (67% всех измеренных экземпляров) (рис. 15).

Pterocuma rostrata (G.O.Sars, 1894) известен из рек Азовского бассейна (низовьев Дона), дельты рек Буг, Днепр и Дунай, а также Черного моря [14; 31]. В Каспийском море и в волжских водохранилищах приурочен к песчаным грун-

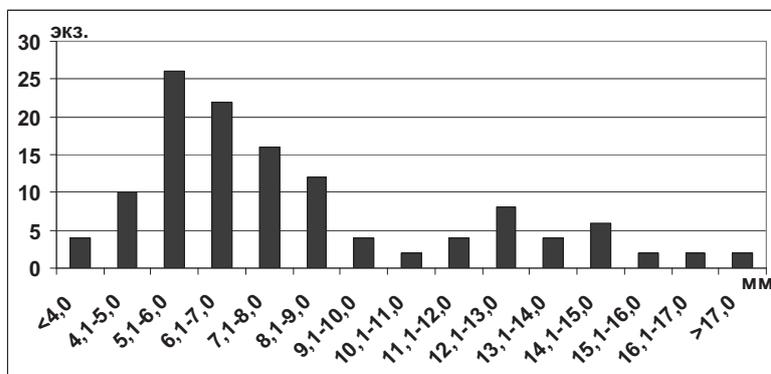


Рис. 12. Размерный состав *P. ullskyi* в Саратовском водохранилище в 2009-2012 гг. (n=126)

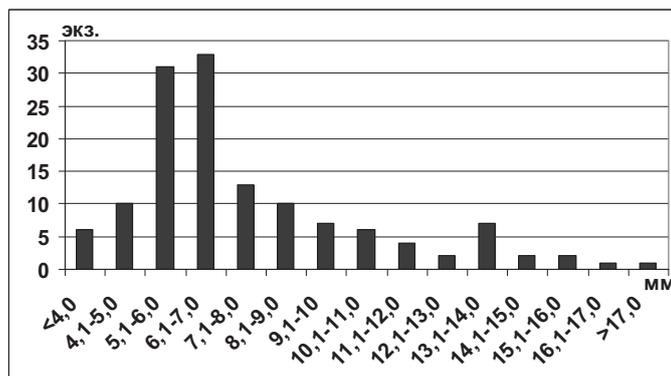


Рис. 13. Размерный состав *P. lacustris* в Саратовском водохранилище в 2009-2012 гг. (n=135)

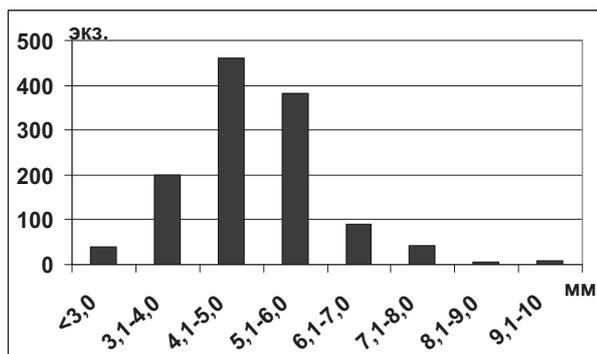


Рис. 14. Размерный состав *K. warpachowskyi* в Саратовском водохранилище в 2009-2012 гг. (n=1227)

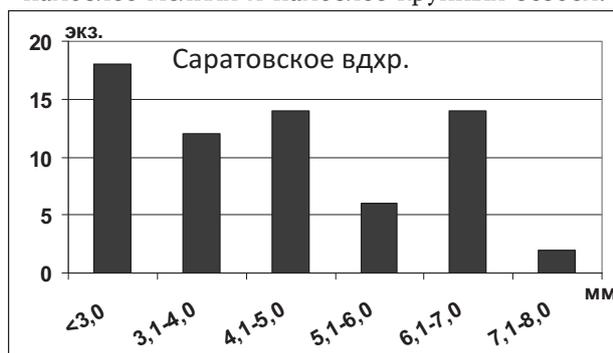
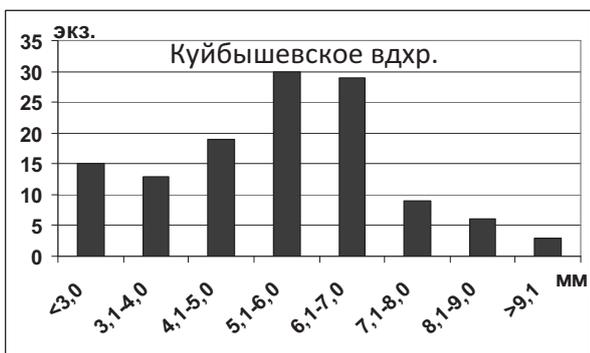


Рис. 15. Размерный состав *P. sowinskyi* в Куйбышевском (n=124) и Саратовском (n=66) водохранилищах в 2009-2012 гг.

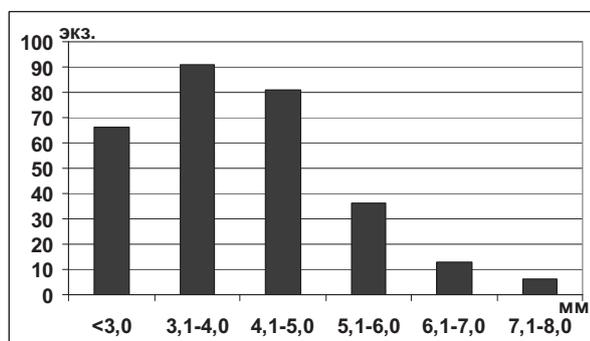


Рис. 16. Размерный состав *P. rostrata* в Саратовском водохранилище в 2009-2012 гг. (n=293)

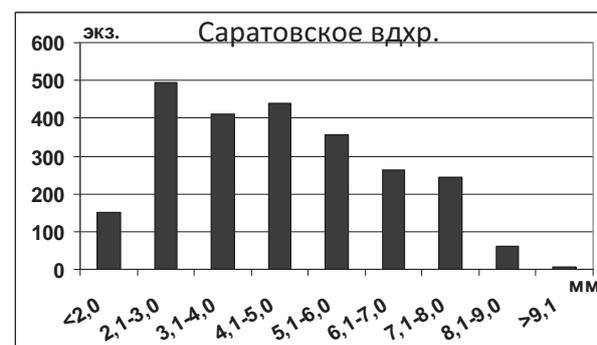
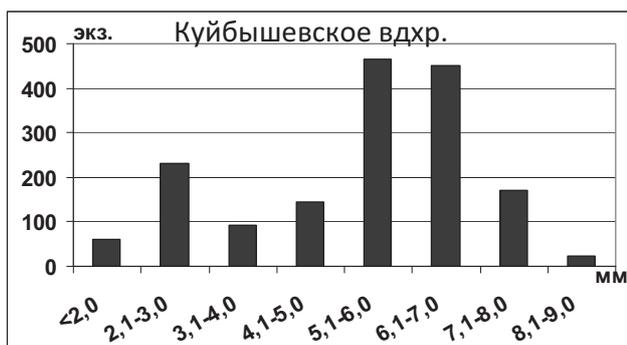


Рис. 17. Высота раковины *L. naticoides* в Куйбышевском водохранилище (n=1637) и Саратовском водохранилищах (n=2429) в 2009-2012 гг.

там. В Саратовском водохранилище наблюдалось значительно преобладание мелких особей размером менее 5,0 мм (81% всех измеренных экземпляров) (рис. 16).

Брюхоногий моллюск *Lithoglyphus naticoides* (С. Pfeiffer, 1828) – представитель понто-азовской фауны, массово расселился в прибрежной зоне волжских водохранилищ. Распределение моллюсков по размерному составу в Куйбышевском водохранилище отличается большей неравномерностью, чем в Саратовском (рис. 17). В Куйбышевском водохранилище значительно преобладали моллюски размерной группы 5,1-7,0 мм, наименьшее количество экземпляров среди наиболее мелких и наиболее крупных особей. В

целом, полученные нами данные по размерным характеристикам *L. naticoides* в нижних плесах Куйбышевского водохранилища согласуются с данными, полученными для верхних плесов водохранилища [32]. Авторы отмечают, что максимальные размерные показатели характерны для глубоководных районов водохранилища (глубина 5-15 м). Однако, в наших исследованиях достоверной зависимости между размерными показателями *L. naticoides* и глубиной не выявлено. В Саратовском водохранилище относительно равномерно представлены все размерные группы от 2,1 до 8,0 мм (рис. 17). Крупные моллюски более 8,1 мм встречаются редко и составляют менее 3% всех измеренных экземпляров.

Начиная с 50-х годов прошлого века, в литературе встречаются упоминания о вселении *Theodoxus pallasii* Lindholm, 1924 из дельты р. Волга в водохранилища Нижней Волги [33; 34]. Отмеченный вид, по-видимому, следует относить к *Theodoxus astrachanicus* (Starobogatov in Starobogatov, Filchakov, Antonova et Pirogov, 1994), обитающему в дельте Волги и выделенному в отдельный вид, в отличие от *T. pallasii*, именно в качестве пресноводной формы [35]. *T. astrachanicus* в Саратовском водохранилище имеет высоту раковины от 1,2 мм до 6,5 мм, ширину – от 1,5 до 10,2 мм. Высота раковины близкого по происхождению вида *Theodoxus pallasii* в Каспийском море может достигать 5,5 мм, ширина раковины – до 7,5 мм. В Саратовском водохранилище преобладают особи размерной группы 4,1-5,0 мм (рис. 18), крупные особи размером более 6 мм немногочисленны, отмечены в прибрежной зоне водохранилища на каменистом грунте.

Представители рода *Dreissena* – *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771) и *D. bugensis* (Andrusov, 1897) – единственная группа пресноводных моллюсков, способных прикрепляться к твердому субстрату (камням, древесине, раковинам других моллюсков) и образовывать массовые скопления в виде друз, как это делают многие морские виды. Дрейссены часто образуют кон-

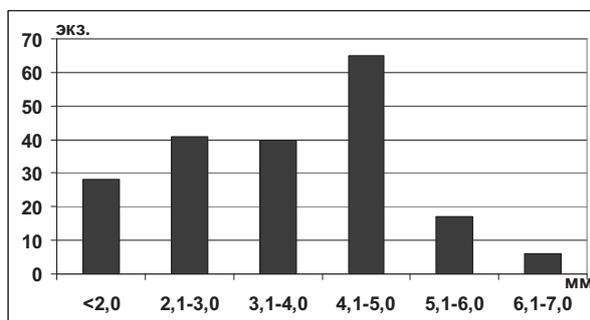


Рис. 18. Высота раковины *T. astrachanicus* в Саратовском водохранилище в 2009-2012 гг. (n=197)

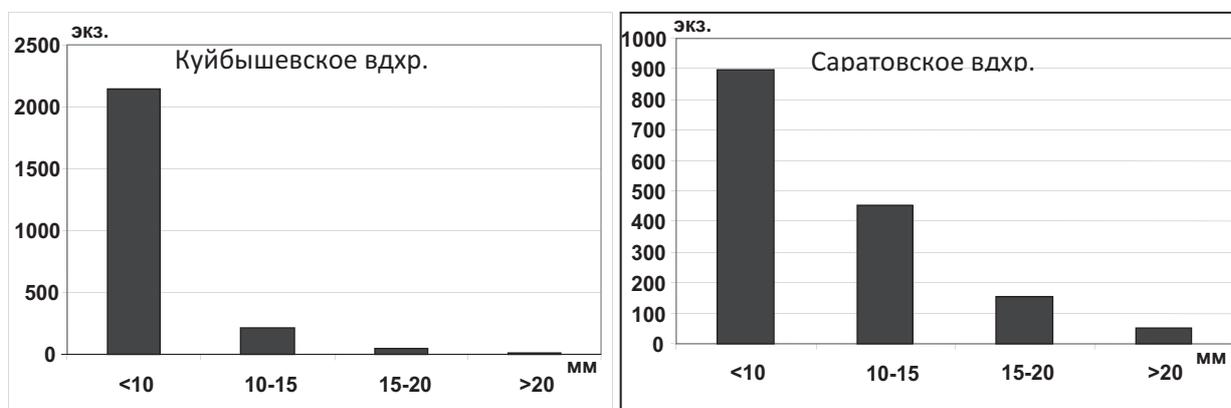


Рис. 19. Размерный состав *D. p. polymorpha* в Куйбышевском (n=2410) и Саратовском (n=1556) водохранилищах в 2009-2012 гг.

сорции с определенными видами, между элементами сообществ возникают топические и трофические взаимодействия [36].

Размерная структура моллюсков *D. polymorpha* в водохранилищах характеризуется преобладанием особей размером <10,0 мм (рис. 19), что свидетельствует о высокой интенсивности их размножения. Установлено, что после достижения моллюсками *D. p. polymorpha* длины 22,0-25,0 мм (возраст 3-4 года) особи элиминируют, не достигая максимальных размеров моллюсков – 45,0 мм (табл. 1). Аналогичные данные были получены для *D. p. polymorpha* из Рыбинского водохранилища [37].

В отличие от *D. p. polymorpha*, максимальная длина тела моллюска *D. bugensis* в Куйбышевском водохранилище достигает 33,0 мм, в мелководной зоне Саратовского водохранилища – 42,0 мм, в 1,6 раза (P=0,004) превышая максимальную длину особей из Днепро-Бугского лимана. Характерно, что размерная структура популяции *D. bugensis* отличается преобладанием мелких особей в глубоководном Куйбышевском водохранилище и их относительно равномерным распределением на пойме Саратовского водохранилища (рис. 20). Констатируется быстрый рост моллюсков всех размерных групп на пойменных биотопах в условиях более высоких температур [38; 39], по сравнению с их развитием в глубоководных участках.

Также в водохранилищах зарегистрированы следующие редкие и единичные виды: амфиподы *Dikerogammarus villosus* (длина тела – 4,0-15,0 мм), *Stenogammarus compressus* (G.O.Sars, 1894) (2,0-7,0 мм), *S. similis* (G.O.Sars, 1894) (2,5-3,0 мм), *Chaetogammarus ischnus* (Stebbing, 1898) (6,2-7,0 мм), *Chelicophilum sowinskyi* (2,0-6,0 мм), кумовые ракообразные *Pseudocuma cercaroides* G.O.Sars, 1894 (2,0-4,5 мм), *Caspicum campylaspoides* (G.O.Sars, 1897) (2,0-4,5 мм), мизиды *Limnomysis benedeni* (3,0-10,5 мм), двустворчатые моллюски *Adacna colorata* (Eichwald, 1829) (2,0-9,0 мм), полихеты *Manayunkia caspica* (Annenkova, 1929) (2,0-4,0 мм).

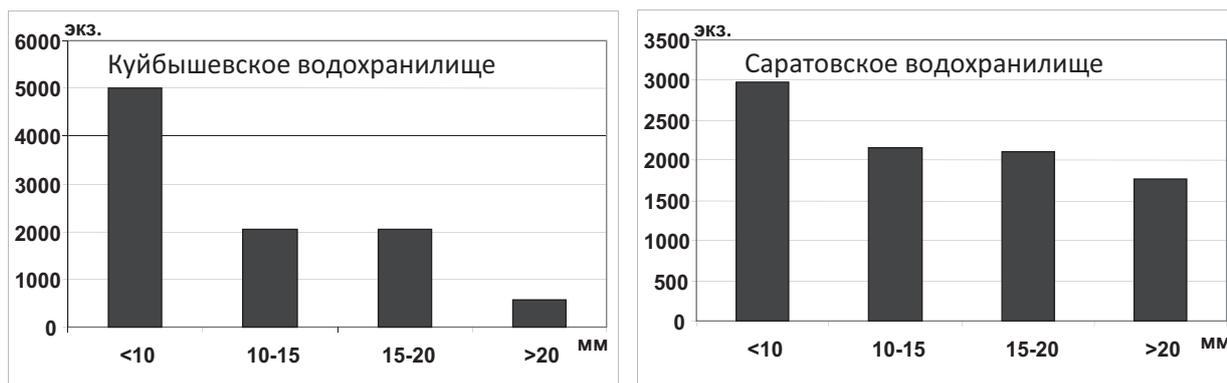


Рис. 20. Размерный состав *D. r. bugensis* в Куйбышевском (n=9656) и Саратовском (n=9004) водохранилищах в 2009-2012 гг.

ВЫВОДЫ

Таким образом, в водохранилищах Средней и Нижней Волги отмечена тенденция увеличения максимальных размеров тела некоторых чужеродных видов по сравнению с естественным ареалом. Так максимальная длина тела полихет *Hypania invalida* оказалась более чем в 1,5 раза больше, чем в Каспийском море. Максимальная длина тела половозрелых особей амфипод *Obesogammarus obesus* в Саратовском водохранилище составляет 11,8 мм, в Каспийском море длина тела этих рачков существенно меньше и находится в пределах 5-8 мм [14]. Также в Саратовском водохранилище наблюдалось увеличение максимальных размеров тела гаммарид *Pontogammarus robustoides* и мизид *Katamysis warpachowsky*.

Наряду с этим отмечено значительное уменьшение размеров тела крупных видов мизид *Paramysis ullskyi* и *P. lacustris*. Максимальная длина тела особей обоих полов этих видов в Куйбышевском и Саратовском водохранилище составила 21,5 мм, тогда как в Каспийском море размеры мизид достигают 25-26 мм. Амфиподы *Chelicorophium curvispinum*, пиявки *Archaeobdella esmonti* и двустворчатый моллюск *Dreissena polymorpha* в водохранилищах также не достигают максимальных размеров, отмеченных для особей из Каспийского моря. Известно, что различия в размерах – одно из распространенных проявлений межпопуляционных различий в водоеме-доноре и водоеме-реципиенте [40]. Их адаптивное значение связано, прежде всего, с изменением условий поддержания энергетического баланса [41]. Эти различия формируются под влиянием среды, что отчетливо проявляется в популяциях чужеродных видов, обитающих в различных условиях Куйбышевского и Саратовского водохранилищ.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Бенинг А.Л. К изучению придонной жизни реки Волги // Саратов: Труды Волжской биол. станции. 1924. 398 с.
2. Жадин В.И. Фауна рек и водохранилищ // Тр. ЗИН АН СССР. 1940. Т.5, вып. 3-4. С. 519-991.
3. Волга и ее жизнь. Л.: Наука, 1978. 348 с.
4. Зинченко Т.Д., Головатюк Л.В., Загорская Е.П., Антонов П.И. Распределение инвазионных видов в составе донных сообществ Куйбышевского водохранилища: анализ многолетних исследований // Известия Самарского научного центра РАН. 2007. Т. 10, № 2. С. 547-558.
5. Филинова Е.И., Малинина Ю.А., Шляхтин Г.В. Биоинвазии в макрозообентосе Волгоградского водохранилища // Экология. 2008. №3. С. 206-210.
6. Шербина 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.
7. Яковлева А.В. Фауна и экология бентосных вселенцев верхней части Куйбышевского водохранилища: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Казань, 2010. 27 с.
8. Курина Е.М. Чужеродные виды донных сообществ Куйбышевского водохранилища и его притоков: структурные показатели и особенности распространения // Известия Самарского научного центра РАН. 2015. Т. 17. № 4-5. С. 925-933.
9. Курина Е.М. Разнообразие, динамика распространения и структурная организация чужеродных видов бентоса Саратовского водохранилища // Росс. журнал биол. инвазий. 2016. Т. 9. № 4. С. 69-84.
10. Курашов Е.А. Мейобентос как компонент озерной экосистемы. СПб: Алга-Фонд, 1994. 224 с.
11. Руководство по гидробиологическому мониторингу пресноводных экосистем. СПб., Гидрометеоиздат, 1992. 318 с.
12. Жадин В.И. Методы гидробиологического исследования. М.: Высшая школа, 1960. 190 с.
13. Carausu S., Dobreanu E., Manolache C. Fauna

- Republicii Populare Romini Vol. 4: Crustacea fasc. 4: Amphipoda forme salmastre si de apa dulce. - Academia Republicii Populare Romine, 1955. 407 pp.
14. Атлас беспозвоночных [под ред. Бириштейна, Л.Г. Виноградова, Н.Н. Кондакова и др.]. М.: Пищ. пром-сть, 1968. 416 с.
 15. Лукин Е.И. Фауна СССР. Пиявки. Л.: Наука, 1976. 484 с.
 16. Калайда М.Л. Современная роль видов-вселенцев Понто-Каспийского комплекса в экосистеме Куйбышевского водохранилища // Материалы российско-американского симп. по инвазийным видам. Борок: ИБВВ РАН, 2003. С. 165-173.
 17. Степанова Н.Ю., Латыпова В.З., Яковлев В.А. Экология Куйбышевского водохранилища: донные отложения, бентос, бентосоядные рыбы. Казань: Изд-во АН РТ, 2004. 228 с.
 18. Курина Е.М. Чужеродные виды полихет в Куйбышевском и Саратовском водохранилищах: распространение, особенности натурализации и размерно-массовые характеристики // Вестник АГТУ. Серия: Рыбное хозяйство. 2016. № 2. С. 23-33.
 19. Яковлев В.А., Яковлева А.В. Полихета *Nuana invalida* (Polychaeta: Ampharetidae) в Куйбышевском водохранилище: распределение, размерно-весовые характеристики // Росс. журнал биол. инвазий. 2010. №1. С. 44-55.
 20. Баканов А.И. О появлении пиявки *Archaeobdella esmonti* (Arhynchobdella, Herpobdellidae) в волжских водохранилищах // Зоол. журн. 1993. Т. 72., вып. 6. С. 135-137.
 21. Перова С.Н. Структурные характеристики каспийского вселенца – пиявки *Archaeobdella esmonti* Grimm в Рыбинском водохранилище // Росс. журн. биол. инвазий (ISSN 1996-1499. www.sevin.ru). 2011. № 2. С. 135-141.
 22. Лапкина Л.Н., Свицкий А.М. Пиявки *Caspiobdella fadejewi* (Epstein, 1961) и *Acipenserobdella volgensis* (Zykoff, 1903) – вселенцы в водохранилищах Верхней и Средней Волги // Американско-Российск. симп. по инвазионным видам: Тезисы докладов. Ярославль, 2003. С. 109-111.
 23. Vqcela K., Koporacka A. The life history of *Pontogammarus robustoides* (G.O. Sars, 1894) – an alien amphipod species in Polish waters // Journal of Crustacean Biology. 2005. №25. P. 190-195.
 24. Гусейнов К.М. Ценоз и экология *Pontogammarus maoticus* в Каспийском море // Актуальные вопросы экологии и охраны природы экосистем южных регионов и сопредельных территорий // Матер. XVI межресп. конф. Краснодар, 2003. С. 145 - 146.
 25. Мордухай-Болтовской Ф.Д., Ляхов С.М. Новый вид амфипод рода *Stenogammarus* (Gammaridae) в бассейне Волги // Зоол. журн. 1972. Т. 51, вып. 1. С. 21-27.
 26. Rajagopal S., Van der Velde G., Pfaffen B.G.P., Bij de Vaate A. Growth and production of *Corophium curvispinum* G.O.Sars, 1895 (Amphipoda), an invader in the Lower Rhine // The biodiversity crisis and Crustacea. Eds. J. C. von Vaupel Klein and F. R. Schram. Rotterdam: the Netherlands, 1998. P.3-33.
 27. Lee C.E., Bell M.A. Causes and consequences of recent freshwater invasions by saltwater animals // Trends in Ecology & Evolution. 1999. V.14, №7. P. 284-288.
 28. Arndt E., Fiedler S., Böhme D. Effects of invasive benthic macroinvertebrates on assessment methods of the EU Water Frame Work Directive // Hydrobiologia. 2009. Vol. 635. P. 309-320.
 29. Литоральная зона Ладожского озера [под ред. Курашова]. Спб.: Нестор-История, 2011. 416 с.
 30. Daneliya M.E. On the distribution of *Katamysis warpachowskyi* Sars 1877 (Crustacea, Mysida) in the Don river Basin // Известия ВУЗов. Северо-Кавказский регион. Естественные науки. 2001. Вып.2. С. 49-50.
 31. Jaume D., Boxshall G.A. Global diversity of cumaceans & tanaidaceans (Crustacea: Cumacea & Tanaidacea) in freshwater // Hydrobiologia. 2008. Vol. 595. P. 225-230.
 32. 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. журнал биол. инвазий. 2009. №1. С. 39-52.
 33. Кирпиченко М.Я., Ляхов С.М. О проникновении *Theodoxus pallasi* Lindh. (Mollusca, Gastropoda) в Нижнюю Волгу // Материалы по биологии и гидрологии Волжских водохранилищ. М.; Л.: Наука, 1963. С. 17-18.
 34. Пирогов В.В., Фильчаков В.А., Зинченко Т.Д., Карпюк М.И., Едский Л.Б. Новые элементы в составе бентофауны Волго-Камского каскада водохранилищ // Зоол. журн. 1990. Т. 69, № 9. С. 138-142.
 35. Старобогатов Я.И., Фильчаков В.А., Антонова Л.А., Пирогов В.В. Новые данные о моллюсках и высших ракообразных дельты Волги // Вестн. зоол. 1994. Т. 28. № 4-5. С. 8-12.
 36. Беклемишев В.Н. О классификации биоценологических (симфизиологических) связей // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1951. Т.56, вып. 5. С. 3-30.
 37. Пряничникова Е.Г. Структурно-функциональные характеристики дрейссенид Рыбинского водохранилища: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Борок. 2012. 21 с.
 38. Stanczykowska A. 1976. Biomass and production of *Dreissena polymorpha* (Pallas) in some Masurian Lakes. Ekol. Pol.24:103-112.
 39. Место вида в биоценозах / А.Ю. Каратаев, В.П. Ляхнович, С.А. Афанасьев, Л.Е. Бурлакова, В.П. Закутский, С.М. Ляхов, М.П. Мирошниченко, Т.Г. Мороз, М.Я. Некрасова, С.П. Нечваленко, И.А. Скальская, Т.Г. Харченко, А.А. Протасов // Дрейссена, *Dreissena polymorpha* (Pall.) (Bivalvia, Dreissenidae). Систематика, экология и практическое значение [под ред. Я. И. Старобогатова]. 1984. М.: Наука. С. 180-205.
 40. Шиганова Т.А. Чужеродные виды в экосистемах южных внутренних морей Евразии: Автореф. дис. ... доктора биол. наук. Москва, 2009. 57 с.
 41. Винберг Г.Г. Интенсивность обмена и размеры ракообразных // Журн. общей биологии. 1950. Т. 12, №5. С. 367-380.

COMPARATIVE EVALUATION OF DIMENSIONAL CHARACTERISTICS OF ALIEN SPECIES OF MACROZOOBENTHOS IN KUIBYSHEV AND SARATOV RESERVOIRS

© 2018 E.M. Kurina

Institute of Ecology of the Volga River Basin RAS, Togliatti

New data on the dynamics of the size-age structure of massive alien species of macrozoobenthos – representatives of the Ponto-Caspian and Ponto-Azov complexes in the Kuibyshev and Saratov reservoirs of the Middle and Lower Volga are obtained. As a result of year-round research in the deep and shallow stations of the Kuibyshev and Saratov Reservoirs, it was established that the body size of *Hypania invalida* (Grube, 1860), *Dreissena rostriformis bugensis* (Andrussov, 1847), some species of amphipods (*Obesogammarus obesus* (Sars, 1896), *Pontogammarus robustoides* (Sars, 1894)) and mysids (*Katamysis warpachowskyi* Sars, 1893) increases in body size of individuals approximately 1.2-1.5 times, in comparison with those of the donor reservoirs (the Caspian Sea, the Dnepro-Bug estuary, rivers of the Azov Sea and the Black Sea basins). In addition, there was a significant reduction in the size of the body of large species of mysids *Paramysis ullskyi* Czerniavsky, 1882 and *Paramysis lacustris* (Czerniavsky, 1882), as well as *Corophiidae Chelicorophium curvispinum* Sars, 1895 and leeches *Archaeobdella esmonti* Grimm, 1876. Population differences in the size of individuals from donor reservoirs and recipient reservoirs are a manifestation of interpopulation adaptive relationships to environmental factors, of which the temperature factor for individual taxa is probably the determining factor. It was revealed that the dimensional structure of *Dreissena polymorpha polymorpha* (Pallas, 1771) in the reservoirs is characterized by the predominance of small specimens <10.0 mm, which indicates a high intensity of their multiplication. It is established that after reaching *D. p. polymorpha* length 22.0-25.0 mm (age 3-4 years), individuals are eliminated, not reaching the maximum size of mollusks - 45.0 mm. Dependences of mass on body length of some mass alien species of benthic communities (polychaetes *Hypania invalida*, amphipods *Dikerogammarus haemobaphes* (Eichwald, 1841), *Pontogammarus robustoides*, *Stenogammarus dzjubani* Mordukhay-Boltovskoy et Ljakhov, 1972) have been obtained, which are described by the equations of power functions.

Keywords: alien species, macrozoobenthos, dimensional characteristics, Kuibyshev Reservoir, Saratov Reservoir.