

## БИОИНВАЗИИ

УДК 574:594

### БЕНТОСНЫЕ ВСЕЛЕНЦЫ И ИХ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ В ВЕРХНЕЙ ЧАСТИ КУЙБЫШЕВСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

А.В. Яковлева, В.А. Яковлев, Р.М. Сабиров

#### Аннотация

В пробах зообентоса, отобранных в 1999–2006 гг. в верхней части Куйбышевского водохранилища (в пределах Республики Татарстан), выявлено 29 видов бентосных и нектобентосных вселенцев. Дана характеристика особенностей их распределения по акватории водохранилища. Показано, что вселенцы стали конкурентами для аборигенных видов, а двустворчатые моллюски *Dreissena polymorpha* и *D. bugensis* – доминирующими видами в сообществах и мощными факторами, определяющими во многом особенности структуры и функционирования экосистемы водохранилища.

**Ключевые слова:** биоинвазия, зообентос, состав вселенцев, распределение, Куйбышевское водохранилище.

#### Введение

Проблема биологических инвазий, то есть вселение чужеродных видов как стихийно, так и целенаправленно акклиматизированных человеком, привлекает в последние десятилетия повышенное внимание [1–3]. Вселенцы существенно изменяют структурно-функциональную организацию водных экосистем, и особенно заметно их воздействие на примере Куйбышевского водохранилища, имеющего большое значение в качестве одного из звеньев так называемого «Волго-Балтийского биоинвазионного коридора», а также реципиента чужеродных видов, представляющих преимущественно понто-каспийский фаунистический комплекс фауны. Бентосные чужеродные виды стали компонентами донных биоценозов водохранилища, вытесняя местные виды с их мест обитания, конкурируя за пищевые ресурсы и т. п. Показано, что два вида двустворчатых моллюсков *Dreissena polymorpha* и *D. bugensis*, профильтровывая огромное количество воды, обусловили так называемую «бентификацию» потока энергии и вещества, то есть интенсификацию поступления их в донные сообщества [4–8].

Некоторые вселенцы, например *Lithoglyphus naticoides*, представляют собой облигатного промежуточного хозяина паразитической трематоды *Aporhalls muehlingi* (Jagerskiold, 1989) Luhe, 1909, поражающей молодь карповых рыб [9].

Таким образом, проблема вселенцев имеет не только экологическое, но и экономическое значение, что связано с исчезновением наиболее ценных в кормовом

отношении представителей местной фауны. В этой связи представляется важным выявление их видового состава, особенностей количественного развития и распределения в водохранилище.

### 1. Материал и методы исследования

Материалом для настоящей статьи послужили пробы зообентоса, собранные в 1999–2006 гг. на глубинных и мелководных участках Куйбышевского водохранилища в пределах территории Республики Татарстан (от г. Волжска до г. Тетюши, а также в Камском плесе).

На мелководных участках водохранилища пробы отбирали (1–3 на каждой станции) с лодки или катера с помощью дночерпателей Петерсена или Экмана – Берджа. На глубинах < 1.5 м также отбирали качественные пробы с помощью ручного сачка (сеть с размером ячеи 0.5 мм, размеры прямоугольной рамки 260 × 360 мм, длина мешка 680 мм, длина ручки сачка 1.5 м). Организмы отлавливали на площади примерно 0.3 × 4.0 м. Движениями ноги воду взмучивали, небольшие камни переворачивали, затем взмахами сачка отлавливали донные организмы. Пробы фиксировали 4%-ным формалином.

### 2. Результаты и их обсуждение

Из около 40 видов бентосных чужеродных видов, указанных в различные годы для Куйбышевского водохранилища, в его верхней части (между 54°45' и 55°45' с.ш.) к настоящему времени в наших сборах выявлено 29 видов: 3 вида – полихет, 2 – олигохет, 1 – пиявок, 4 – моллюсков (табл. 1). Однако наиболее разнообразен видовой состав вселившихся ракообразных, представленных 19 видами (бокоплавов – 9, кумовых – 3, корофиумов – 2, мизид – 3, креветка *Macrobranchium nipponense* и узкопалый рак *Astacus leptodactylus*).

Преобладающая часть чужеродных видов в Куйбышевском водохранилище – представители бассейнов Черного, Азовского и Каспийского морей. Основные факторы их вселения связаны с судоходством и целенаправленной акклиматизацией. Целенаправленное вселение гидробионтов в Куйбышевское водохранилище было начато в 1957 г. и продолжалось до 1968 г. Два вида дрейссенид и ряд видов ракообразных встречались на Средней Волге еще до создания Куйбышевского водохранилища. С начала 50-х годов в бассейне Волги вселение происходило двумя путями: самопроизвольное расселение и акклиматизация их с целью повышения кормовой базы рыб. Вселялись мизиды и моллюск *M. colorata*. Гаммариды, кумовые раки, корофиум, дрейссена, полихеты, пиявки и многощетинковые черви – самоакклиматизанты.

Основу суммарной численности и биомассы бентосных вселенцев на **прибрежных мелководьях** (глубины < 1.5 м) рассматриваемого участка Куйбышевского водохранилища формируют моллюски (18.3% по численности и 29.0% по биомассе), в основном за счет *L. naticoides*. Вклад ракообразных также значителен (гаммариды рода *Ponthogammarus* и *N. macrurus*), на долю которых приходится 17.2% общей численности зообентоса и 18.0% биомассы соответственно (табл. 2).

Табл. 1

Бентосные и нектобентосные виды-вселенцы в верхней части Куйбышевском водохранилище

Вид	Регион-донор**	Год***	Литература*
ANNELIDA			
<i>Hypania invalida</i> (Grube 1860)	ПК	1980-е.	[10–15]
<i>Hypaniola kowalewskii</i> (Grimm, 1877)	ПК	2000-е	[14, 15]
<i>Manayunkia caspica</i> Annenkova, 1929	ПК	2006	[16, 17]
<i>Potamothrix heucheri</i> (Bretscher, 1900)	ПК	2006	[17]
<i>P. veidovskyi</i> Hrabe, 1941	ПК	2006	[17–19]
<i>Caspiobdella fadejevi</i> (Epstein, 1961)	ПК	2001	[15, 17, 19, 20]
MOLLUSCA			
<i>Dreissena bugensis</i> (Andrusov, 1897)	ПК	1990-е	[14, 15, 17, 21]
<i>D. polymorpha</i> (Pallas 1771)	ПК	1900-е	[19, 22, 23]
<i>Monodacna (Hypanis) colorata</i> Eichwald	ПК	1960-е	[11, 12, 14, 15, 24]
<i>Lithoglyphus naticoides</i> C. Pfeiffer, 1828	Ч	1900-е	[12, 15, 17, 25, 26]
CRUSTACEA			
<i>Paramysis intermedia</i> (Czerniavsky, 1882)	ПК	1960-е	[15, 17, 27–29]
<i>P. lacustris</i> Czerniavsky, 1882	ПК	1960-е	[15, 17, 27, 29]
<i>P. ullskyi</i> (Czerniavsky, 1882)	ПК	1960-е	[15, 17, 27, 29]
<i>Pseudocuma cercaroides</i> Sars, 1984	ПК	1960-е.	[15]
<i>Pterocuma pectinata</i> (Swinsky, 1893)	ПК	1960-е	[15, 19, ]
<i>P. sowinskyi</i> (Sars, 1894)	ПК	1960-е	[1, 14, 15]
<i>Cheliocorophium curvispinum</i> (Sars, 1895)	ПК	1900-е	[1, 15, 22, 23, 30–32]
<i>Ch. sowinskyi</i> (Martynov, 1924)	ПК	1960-е	[1, 15, 22, 23, 30, 31]
<i>Dikergammarus haemobaphes</i> (Eichw., 1841)	ПК	1900-е	[22, 23, 30–32]
<i>D. villosus</i> (Sowinsky, 1894)	ПК	1960-е	[17]
<i>Gmelinoides fasciatus</i> (Stebbing, 1899)	Б	1960-е	[1, 15, 17, 27]
<i>Niphargoides macrurus</i> (Sars, 1894)	ПК	1960-е	[15, 17, 33]
<i>Obesogammarus crassus</i> (Sars, 1894)	ПК	1960-е	[14, 15, 17]
<i>O. obesus</i> (Sars, 1896)	ПК	1960-е	[15, 17, 34]
<i>Pontogammarus abbreviatus</i> (Sars, 1894)	ПК	1900-е	[15, 17, 22, 23, 30, 31]
<i>P. robustoides</i> (Sars, 1894)	ПК	1960-е	[17]
<i>P. sarsi</i> (Sowinsky, 1898)	ПК	1900-е	[14, 15, 17, 22, 23, 35]
<i>Eriocheir sinensis</i> H. Milne Edw., 1853****	ДВ	2002	[36, 37]
<i>Macrobrachium nipponense</i> (De Haan, 1849)	ДВ	1986	[19, 12]
<i>Astacus leptodactylus</i> (Eschscholz, 1823)	ПК	Нач. XX в.	[1, 38, 39]

\* Приведены источники о первых находках видов в средней части р. Волги, в Куйбышевском водохранилище или в ее верхней части.

\*\* Происхождение или исходный ареал: ПК – понто-каспийское; Б – байкальское, Ч – черноморское, ДВ – дальневосточное.

\*\*\* Первое обнаружение в верхней части водохранилища.

\*\*\*\* Мохнорукий краб, обнаруженный в 2007 г. фактически на границе Республики Татарстан и Ульяновской обл. на глубине 12 м [37], вполне может встречаться в водохранилище выше по течению, поскольку там также имеются глубоководные участки.

Табл. 2

Относительная численность и биомасса бентосных вселенцев на мелководьях (глубина < 1.5 м) верхней части Куйбышевского водохранилища (среднее ± стандартная ошибка)

Вид, группа	Численность, %	Биомасса, %
<i>D. bugensis</i>	1.5 ± 0.1	3.0 ± 0.9
<i>D. polymorpha</i>	4.4 ± 1.1	5.2 ± 1.0
<i>L. naticoides</i>	12.4 ± 1.8	20.8 ± 2.6
Mysidacea	1.9 ± 0.9	2.3 ± 1.0
Cumacea	0.5 ± 0.3	0.03 ± 0.02
Corophiidae	0.2 ± 0.1	0.1 ± 0.1
Gammaridae	14.6 ± 2.2	15.6 ± 2.4
Всего вселенцев	35.5 ± 2.7	47.0 ± 3.1
Аборигенные виды	64.5 ± 3.3	53.0 ± 2.3

Табл. 3

Численность и биомасса бентосных вселенцев на глубоководных участках верхней части Куйбышевского водохранилища (среднее ± стандартная ошибка)

Группа	Численность		Биомасса	
	экз./м <sup>2</sup>	%	г/м <sup>2</sup>	%
Annelida	53.1 ± 14.2	2.1 ± 0.4	0.27 ± 0.06	0.03 ± 0.01
<i>D. bugensis</i>	859.2 ± 309.2	34.8 ± 6.3	389.13 ± 148.2	50.0 ± 10.7
<i>D. polymorpha</i>	323.4 ± 55.8	12.6 ± 1.7	127.32 ± 60.7	16.4 ± 2.4
<i>M. colorata</i>	5.5 ± 2.3	0.2 ± 0.1	0.84 ± 0.30	0.1 ± 0.1
<i>L. naticoides</i>	145.1 ± 29.0	5.6 ± 1.0	6.80 ± 1.62	0.9 ± 0.1
Mysidacea	3.8 ± 2.4	0.1 ± 0.1	0.05 ± 0.03	< 0.01
Cumacea	15.3 ± 4.3	0.6 ± 0.2	0.04 ± 0.01	< 0.01
Corophium	128.0 ± 36.4	5.0 ± 1.1	0.33 ± 0.10	0.04 ± 0.01
Gammaridae	145.7 ± 32.7	5.7 ± 1.1	1.98 ± 0.52	0.2 ± 0.1
Всего вселенцев	1679.1 ± 351.9	66.7 ± 2.1	526.76 ± 190.9	67.7 ± 12.2
Аборигенные виды	895.9 ± 105.9	34.8 ± 1.3	250.99 ± 98.33	32.3 ± 7.5

Однако их суммарная доля вселенцев в среднем не превышает 35.5% общей численности и 47.0% биомассы всего зообентоса. Здесь значительный вклад в количественные показатели вносят аборигенные виды – личинки хирономид и брюхоногие моллюски.

Доля вселенцев в количественных показателях всего зообентоса **глубоких частей** водохранилища существенно выше показателей местных видов (табл. 3).

По максимальным количественным показателям среди вселенцев выделяются 2 вида дрейссенид (*D. bugensis* и *D. polymorpha*). Суммарный их вклад составляет 47.4% общей численности и 66.4% биомассы всего зообентоса и 70.4% и 98.0% показателей всех бентосных вселенцев. Брюхоногий моллюск *L. naticoides*, полихеты и ракообразные существенно уступают, особенно по биомассе.

**2.1. Полихеты.** В водохранилище полихеты непосредственно не вселялись. *H. invalida* был интродуцирован из дельты Волги в Волгоградское водохранилище в количестве 15.4 тыс. экз. в июне 1960 г. Из 3-х видов полихет

*H. invalida* с численностью до 1000 экз./м<sup>2</sup> и на глубине 25–30 м был отмечен впервые в 1977 г. в низовье Куйбышевском водохранилище [2]. В 1981 г. она была обнаружена в Тетюшском плесе, в 1982 г. – в районе с. Нововечье, затем в районе г. Ульяновска. *H. invalida*, ведущая сидячий образ жизни и не имеющая подвижной личиночной стадии, расселилась посредством донных тралений вместе с друзьями дрейссены. Летом 1993 г. полихета была обнаружена на илисто-песчаном грунте русловой части Свяжского залива, то есть почти на 400 км выше приплотинной части водохранилища. В 1994 и 1995 гг. *H. invalida* стала одним из массовых представителей зообентоса в Волжских и Камских плесах [14–17].

В целом количественные показатели полихет и особенно их биомасса в водохранилище не высоки. Доля их в среднем составляет лишь 2.1 и 0.03% общей численности и биомассы зообентоса соответственно. Они чаще встречаются на относительно больших глубинах. Так, вид *H. invalida* не обнаружен на глубинах < 1.8 м, *H. kowalewskii* – 5.7 м. Третий вид (*M. caspica*) выявлен на глубине 2–3 м в Тетюшском плесе. *H. invalida* встречается в Куйбышевском водохранилище на глубинах от 2 до 20 м. Наибольшие его количественные показатели характерны для мягких илов и сильно заиленных песков, что вполне соответствует тому, что для него основными факторами являются характер грунта. *H. kowalewskii* и *M. caspica* встречаются существенно реже лишь в мягких грунтах.

Анализ горизонтального распределения *H. invalida* по рассматриваемым участкам водохранилища показал, что максимальные количественные показатели его наблюдаются на акватории ниже Казани. Участки водохранилища напротив Казани, Волжско-Камский и Тетюшский плесы характеризуются более низкими значениями численности и биомассы. *H. kowalewskii* обнаружена пока лишь в сборах на акватории водохранилища напротив и ниже Казани со средней численностью от 3.4 до 4.5 экз./м<sup>2</sup>. Характер пространственного распределения полихет в целом отражает гранулометрический состав и морфологические и гидродинамические условия в конкретных районах акватории водохранилища.

Два вида олигохет относительно редки в водохранилище, и на их долю приходится ничтожная часть количественных показателей вселенцев.

**2.2. Моллюски дрейссениды.** Не только среди бентосных вселенцев, но и представителей всего зообентоса по максимальным количественным показателям и, скорее всего, по их роли в сообществах и в экосистемах Волжских водохранилищ выделяются два вида: *D. polymorpha* и *D. bugensis*. Показано [2], что основным механизмом распространения *D. polymorpha* в Европе можно считать судоходство по водным путям, соединяющим водоемы Понто-Каспийской области с водоемами севера Европы.

Моллюск *D. polymorpha* встречался еще до сооружения Куйбышевского водохранилища в большом количестве и был широко распространен в бассейне Волги и Камы [23]. В период заполнения Куйбышевского водохранилища он исчез и затем вторично был обнаружен на второй год его существования [1]. В 1960 г. численность дрейссены достигала 2096 экз./м<sup>2</sup> [23]. Однако в после-

дующие годы была отмечена их гибель, но в 1963 г. вновь наметилась тенденция возрастания количества молоди дрейссены.

Моллюск *D. bugensis* впервые был обнаружен в водохранилище в 1992 г. [21]. В конце прошлого века его количество стало уже почти сопоставимо с *D. polymorpha* [40]. В настоящее время *D. bugensis* существенно обогнал по распространению *D. polymorpha* [41].

По численности и биомассе *D. polymorpha* на глубоководных участках уступает *D. bugensis* примерно в 3 раза (частота встречаемости *D. polymorpha* – 57.1%, *D. bugensis* – 33.0%). На прибрежных мелководьях количественные показатели обоих видов моллюсков не высоки. Однако численность *D. polymorpha* превышает численность *D. bugensis* в 14 раз, а биомасса – в 6 раз. Величины встречаемости их составляют 33.0 и 6.2% соответственно. Избегая неблагоприятные грунты, такие как мягкий ил, *D. polymorpha* оседает и образует колонии на любых твердых субстратах (камни, пластмассы, стекла и т. п.). Однако осенью и зимой все они в прибрежной зоне остаются вне воды и погибают.

Выявлено закономерное возрастание суммарной доли двух видов дрейссенид в общей численности и биомассе глубоководного зообентоса. Если в 2000–2001 гг. их вклад составлял лишь примерно 21%, то в 2003–2005 гг. суммарная доля превышала 60%. В последние годы резко возрастает роль *D. bugensis*, который замещает первый вид. По данным осенних (сентябрь – октябрь) сборов материала из глубоководных участков Куйбышевского водохранилища в период 2000–2005 гг. выявлено закономерное сокращение количественных показателей у *D. polymorpha* и, напротив, возрастание у *D. bugensis*. Таким образом, подтверждаются выводы многих исследователей о большей конкурентной способности *D. bugensis* по сравнению с *D. polymorpha*.

Несмотря на то что достоверной корреляционной связи между количественными показателями дрейссен с глубиной не выявлены, все же можно заключить, что численность обоих видов повышается с глубиной. Максимальная численность и биомасса обоих видов дрейссен характерна для глубин > 15 м. Как уже указывалось выше, по причине высокой амплитуды колебания уровня воды в Куйбышевском водохранилище и осушения огромных площадей мелководий в осенне-зимний период плотность дрейссен там относительно мала. Наименьшие величины плотности и биомассы *D. polymorpha* наблюдаются на глубинах < 5 м; с увеличением глубины численность возрастает. *D. bugensis* характеризуются минимальными показателями на глубине 10–15 м, а на больших глубинах они резко возрастают. В целом на всех глубинах водохранилища наблюдается значительное преобладание *D. bugensis* над *D. polymorpha*. На глубинах 20–26 м соотношение между численностями *D. bugensis* и *D. polymorpha* составляет в среднем 6 : 1, отношение биомасс – 3 : 1.

Показано [42], что в оз. Лукомское наибольшие величины численности *D. polymorpha* наблюдаются на заиленных песках и погруженных макрофитах, а биомассы – на заиленных песках и ракушечнике. В дельте Дона и Днепра наибольшая величина встречаемости моллюска характерна для жестких грунтов. Плотность моллюска обычно минимальна на песках [1]. В глубоких частях Куйбышевского водохранилища наблюдаются различия в предпочтениях дрейссенами отдельных типов субстратов [41].

Максимальные количественные показатели *D. polymorpha* обнаружены на твердых и плотных грунтах (на ракушечнике и крупно-структурных илах). Песок, галька – наименее заселенные грунты. Напротив, максимальные величины плотности и биомассы *D. bugensis* характерны для заиленного песка и каменистых грунтов.

Анализ распределения дрейссенид по акватории водохранилища показал, что минимальные значения численности *D. polymorpha* в глубоководных зонах наблюдаются в Волжско-Камском расширении, а *D. bugensis* – выше Казани. Наибольшая численность моллюска *D. polymorpha* наблюдается на участке ниже Казани, а биомасса – там же и в Волжско-Камском расширении. Для *D. bugensis* характерны максимальные значения численности на акватории от Казани и ниже. В целом наблюдается очень высокий уровень варьирования количественных показателей дрейссенид в пробах, что отражает их значительную зависимость от многих абиотических, биотических и антропогенных факторов на конкретных участках водохранилища.

Однако основную роль в распространении дрейссен по акватории водохранилищ, по-видимому, играет характер субстрата, глубины и течения [6, 41].

Для сравнения, в глубоких частях Нижнекамского водохранилища *D. polymorpha* характеризуется существенно меньшими количественными показателями (в среднем 108.2 экз./м<sup>2</sup> и 53.1 г/м<sup>2</sup> и частотой встречаемости 31.8% [15, 41]). Если в Нижнекамском водохранилище *D. polymorpha* встречался ранее, то *D. bugensis* был обнаружен там впервые в 2002 г. со средней численностью 6.0 экз./м<sup>2</sup>, биомассой 4.0 г/м<sup>2</sup> и частотой встречаемости 4.5%. На прибрежных мелководьях Нижнекамского водохранилища дрейссениды пока не встречены.

**2.3. Моллюск *Lithoglyphus naticoides*.** В Волжском плесе Куйбышевского водохранилища единичные экземпляры моллюска были впервые обнаружены в середине 1990-х годов, а в начале этого столетия он стал обычным видом [26]. В Нижнекамском водохранилище моллюск был обнаружен в мае 2002 г. в приплотинном участке (район г. Набережные Челны) и в 2004 г. в верховье, в устьевой части р. Белой [15, 17, 26].

Прибрежные мелководья верхней части Куйбышевского водохранилища с глубиной < 1.5 м характеризуются относительно низкими количественными показателями *L. naticoides*. Численность его составляет  $18.1 \pm 4.9$  экз./м<sup>2</sup>, а биомасса –  $0.41 \pm 0.13$  г/м<sup>2</sup>. Частота его встречаемости в пробах равна 23.1%. Однако на его долю приходится лишь 1.8% численности и 4.7% общей биомассы зообентоса.

Частота встречаемости *L. naticoides* в глубоких частях обследованной акватории водохранилища составляет в среднем 39.1%, а средняя численность и биомасса – 145.1 экз./м<sup>2</sup> и 6.80 г/м<sup>2</sup> соответственно. Однако вклад *L. naticoides* в количественные показатели всего зообентоса не велик, он не превышает 6% от общей численности, его биомасса меньше 1%. Максимальная плотность моллюска (1739.2 экз./м<sup>2</sup>) выявлена на ракушечнике на глубине 2 м (напротив пос. Старое Аракчино в марте 2002 г.). Соответствующая величина биомассы (109.0 г/м<sup>2</sup>) была отмечена в октябре 2000 г. на станции, примерно 20 км ниже

по течению от г. Казани (глубина 13 м, илистый грунт). Наибольший вклад *L. naticoides* в общую численность зообентоса (95%) выявлен на глубине 3 м (на ракушечнике), а в общую биомассу – 45.9% – на глубине 2.6 м (слабо заиленный песок). В глубоких частях водохранилища *L. naticoides* существенно уступает по численности и особенно по биомассе моллюскам *D. polymorpha* и *D. bugensis*.

Анализ вертикального распределения моллюска показывает, что частота встречаемости *L. naticoides* до горизонтов 15 м находится в пределах 39.6–46.7%. Заметное снижение этого показателя, как и индекса доминирования, численности и биомассы наблюдается на глубинах > 15 м. Наибольшая глубина, где *L. naticoides* был обнаружен, – 22 м (октябрь 2000 г.), где численность его составляла 564.0 экз./м<sup>2</sup>, биомасса – 16.4 г/м<sup>2</sup>. Наибольшие величины частоты встречаемости, численности и биомассы *L. naticoides* характерны для ракушечника (остатков раковин дрейссен), а минимальные – для глинистого грунта. Численность и биомасса моллюска на глинистом грунте достоверно меньше ( $p < 0.03$ ), чем на других типах грунтов. Моллюск также обитает на песках разной степени заиленности и на илистом грунте. По этим показателям заиленные пески и илистые грунты достоверно не отличаются друг от друга. *L. naticoides* более обычен в верхней части Волжского плеса (на акватории напротив Казани, выше и ниже Казани), а минимальные его количественные показатели характерны для Волжско-Камского расширения, Тетюшского и Камского плесов.

Таким образом, *L. naticoides* стал одним из массовых бентосных видов в верховье Куйбышевского водохранилища. *L. naticoides* обитает фактически во всех типах биотопов, возможно, за исключением самых глубоких частей водохранилища (глубины > 25 м). Наиболее высокие количественные показатели моллюска характерны для глубин до 10 м, субстратов, представленных ракушечником (остатки раковин дрейссен), минимальные – для глинистого грунта и глубин > 15 м.

**2.4. Моллюск *Monodacna colorata*.** В 1965–1970 гг. 1.6 млн. экз. *M. colorata* было выпущено в Куйбышевское водохранилище [2, 14].

Количественные показатели этого вида в донных сообществах верхней части Куйбышевского водохранилища невысоки; он обнаруживается с 2000 г. большей частью на глубинах 1.5–10 м в Волжско-Камском расширении, в низовьях Волжского и Камского плесов и в Тетюшском плесе. В среднем численность его составляет 5.5 экз./м<sup>2</sup>, а биомасса – 0.84 г/м<sup>2</sup>. В мае 2002 г. он впервые обнаружен в низовье Нижнекамского водохранилища [15].

**2.5. Ракообразные.** В верхней части Куйбышевского водохранилища они представлены кумовымсами, корфиидами, гаммаридами и раком узкопалым.

Около 16 млн. экз. мизид было вселено в 1958–1966 гг. в Куйбышевское водохранилище. Ряд видов успешно акклиматизировались. Однако А. Державин в работе [22] указывал на обнаружение *P. ullskyi*, *P. intermedia* еще в 1901 г. под Саратовом. Таким образом, два вида также могут быть названы вторичными интродуцентами, так как многие каспийские виды могли исчезнуть до сооружения водохранилищ под влиянием бытового и промышленного загрязнения [1].



Табл. 4

Частота встречаемости (ЧВ, %), индекс доминирования (ИД) отдельных групп ракообразных в верхней части Куйбышевского водохранилища

Группа	Мелководье		Глубокая часть	
	ЧВ	ИД	ЧВ	ИД
Mysidacea	15.4	15.4	2.7	0.6
<i>Pterocuma</i>	4.9	4.9	15.2	3.0
Corophiidae	26.9	26.9	33.6	19.3
Gammaridae	76.9	76.9	40.2	56.6

В настоящее время ни один из видов мизид, запущенных в водохранилище, не стал доминирующим среди высших ракообразных [2, 15, 17]. Из 3-х видов чаще встречается *P. ullskyi*.

На прибрежных мелководьях мизиды обитают локально на галечниково-песчаных, песчаных грунтах или в зарослях макрофитов. Они – единственные обитатели песчаного прибойного берега у пос. Лаишево. По вкладу в общую численность и биомассу зообентоса они уступают лишь гаммаридам (табл. 4).

В глубоких частях водохранилища мизиды встречаются сравнительно реже на мягких илистых грунтах. Они существенно уступают по количественным показателям бокоплавам (гаммаридам и корофидам).

**Кумовый рачок** *P. sowinskyi* более обычен, чем *P. pectinata*. Рачки обоих видов чаще встречаются в глубоководных участках на мягких илистых грунтах. Максимальное значение ИД (8.4) для кумовых рачков выявлено для глубинной зоны 10–15 м, тогда как на других глубинах не превышает 4.5.

**Бокоплавы** в Куйбышевском водохранилище представлены семействами Corophiidae и Gammaridae. *C. curvispinum* был впервые отмечен под Саратовом в 1901 г. На следующий год там же были собраны два каспийских вида рода *Gammarus* [22, 30]. Затем в 1904 г. были обнаружены еще три вида каспийских бокоплава (*D. haemobaphes*, *P. abbreviatus*). Вблизи г. Казани на песчаном дне с примесью растительного детрита и тонкого ила были встречены *P. abbreviatus*, *P. sarsi*, *C. curvispinum*, *D. haemobaphes*. В начале прошлого столетия они были также обнаружены в нижней Каме недалеко от н. п. Мурзиха. Находки бокоплавов в р. Волге *P. abbreviatus*, *P. sarsi*, *C. curvispinum*, *D. haemobaphes* отмечали и другие авторы [23, 31].

Наибольшее распространение и относительно высокие количественные показатели в верхней части Куйбышевском водохранилище характерны для бокоплавов рода *Pontogammarus* и вида *D. haemobaphes*. Относительно реже встречаются *N. macrurus* и Байкальский вселенец – *G. fasciatus*. Ракообразные – наиболее распространенная группа в зообентосе мелководий, на долю которых приходится в среднем 46.0% общей численности и 45.5% биомассы зообентоса. Из 3-х групп по распространенности на мелководьях водохранилища выделяются гаммариды.

Несмотря на то что достоверные коэффициенты корреляции между глубиной водохранилища и количественными показателями 3-х групп ракообразных не были выявлены, максимальные значения характерны для глубин >15 м. Напротив, биомасса корофиид закономерно возрастает с глубиной. На глубинах > 15 м

значения ИД (12.2) для корофиид примерно в 2 раза ниже, чем в других вертикальных зонах (18.9–22.4). Напротив, гаммариды характеризуются максимальным значением ИД (108.9) на глубинах > 15 м.

В целом наблюдаются отличия среди 3-х групп ракообразных по предпочтению ими различных типов грунтов. Максимальные величины численности и биомассы, индексов встречаемости и доминирования кумовых характерны для мягких илов, гаммарид – для заиленных песков, а корофиид – для твердых грунтов (ракушечник, камни и галька).

Китайский мохнорукий краб *E. sinensis* единично встречается в нижней части Куйбышевского водохранилища [36, 37]. Он указан и для других водохранилищ Волги и Камы. Креветка *M. nipponense*, выпущенная для улучшения кормовой базы для рыб, стала обычным видом в Заинском водохранилище и часто обнаруживается, особенно в летний период, в низовье р. Зай и прилегающей акватории Камского плеса Куйбышевского водохранилища. Она также указана ранее для устьевоего участка р. Вятки [12]. Наряду с рассмотренными видами ракообразных в верхней части водохранилища широко распространен узкопалый рак (*A. leptodactylus*), включенный в Красную книгу Республики Татарстан (2006). В настоящее время он относительно часто встречается в Куйбышевском водохранилище [39]. Среднее количество раков на одну постановку рыболовной ставной сети в р-не Свияжского залива составило в 2006–2007 гг. 7 особей.

Таким образом, вселенцы стали одним из ведущих факторов структурно-функциональной организации бентосных сообществ Куйбышевского водохранилища – одного из звеньев Волго-Балтийского биоинвазионного коридора. Они вносят значительный вклад в количественные показатели всего зообентоса фактически повсеместно, стали мощным фактором биолого-продукционных процессов в экосистеме в целом.

### Summary

*A.V. Yakovleva, V.A. Yakovlev, R.M. Sabirov. Zoobenthos Invaders and Their Distribution in the Kuibyshev Reservoir.*

Based on data obtained from zoobenthos samples taken in 1999–2006 in the upper part the Kuibyshev reservoir (within Tatarstan Republic), 29 benthos and nektobenthos invertebrate species are revealed. Their distribution in water reservoir is characterized. It is shown that alien species became competitors for native (aboriginal) species, and bivalve dreissenids *Dreissena polymorpha* and *D. bugensis* got to be dominant species in communities and a powerful factor defining many features of structure and function of the water reservoir ecosystem.

**Key words:** biological invasion, zoobenthos, alien species, distribution, the Kuibyshev reservoir.

### Литература

1. Мордухай-Болтовской Ф.Д. Состав и распространение каспийской фауны по современным данным // Элементы водных экосистем. – М.: Наука, 1978. – С. 100–139.
2. Slynko Yu.V., Korneva L.G., Rivier I.K. et al. The Caspian-Volga-Baltic invasion corridor // Invasive aquatic species of Europe. Distribution, Impacts and Management. – Kluwer Acad. Publ., 2002. – P. 399–411.

3. Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах. – М.: Наука, 2004. – 436 с.
4. Остапеня А.П. Дезэтрофирование или бентификация? // Материалы III Международн. науч. конф. – Минск-Нарочь, 2007. – С. 31–32.
5. Щербина Г.Х. Современное распространение, структура и средообразующая роль дрейссенид в водоемах Северо-запада России и значение моллюсков в питании рыб-бентофагов // Дрейссениды: эволюция, систематика, экология. – Ярославль: Ярослав. печатн. двор, 2008. – С. 23–43.
6. Дрейссена *Dreissena polymorpha* (Pall.) (Bivalvia, Dreissenidae). Систематика, экология, практическое значение. – М.: Наука, 1994. – 239 с.
7. Minchin D., Lucy F., Sullivan M. Zebra mussel: Impacts and spread // Invasive aquatic species of Europe. Distribution, Impacts and Management. – Kluwer Acad. Publ., 2002. – P. 135–146.
8. Ojaveer H., Lapäkoski E., Olenin S., Ricciardi A. Ecological impact of Ponto-Caspian invaders in the Baltic Sea, European Inland waters and the Great Lakes: an interecosystem comparison // Invasive aquatic species of Europe. Distribution, Impacts and Management. – Kluwer Acad. Publ., 2002. – P. 412–425.
9. Тютин А.В., Слынько Ю.В. Первое обнаружение черноморского моллюска *Lithoglyphus naticoides* (Gastropoda) и ассоциированных с ним видоспецифичных трематод в бассейне Верхней Волги // Рос. журн. биол. инвазий. – 2008. – № 1. – С. 23–30.
10. Дзюбан Н.А., Слободчиков Н.Б. *Hypania invalida* (Grube, 1860) в волжских водохранилищах и гидробиологический мониторинг // Гидробиол. журн. – 1980. – Т. 16, № 5. – С. 56–59.
11. Миловидов В.П. Распространение полихеты *Hypania invalida* Grube в Куйбышевском водохранилище // Рыбное хозяйство. – 1986. – № 5. – С. 39–40.
12. 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.
13. Zinchenko T.D. Long-term (30 years) dynamics of Chironomidae (Diptera) fauna in the Kuybyshev water reservoir associated with eutrophication processes // Nether. J. Aquat. Ecol. – 1992. – V. 26, No 2–4. – P. 533–542.
14. Kalayda M.L., Yakovlev V.A. Ponto-caspian invaders in Kuybyshev reservoir (Volga River) // Biological Invasions in Holarctic. Intern. Conf. – Borok: IEVB PAS, 2001. – P. 74–76.
15. Яковлев В.А., Яковлева А.В. Бентосные вселенцы и их роль в формировании биоразнообразия и в функционировании экосистем Куйбышевского и Нижнекамского водохранилищ // Материалы V Республ. науч. конф. «Актуальные экологические проблемы РТ». – Казань: Отечество, 2004. – С. 245–246.
16. Зинченко Т.Д., Антонов П.И. Многолетнее формирование зообентоса Куйбышевского водохранилища и современные тенденции преобразования фаунистических комплексов // Тез. докл. VIII ГБО РАН. – Калининград, 2001. – Т. 1. – С. 283–284.
17. Яковлев В.А., Яковлева А.В. Современные инвазии бентосных вселенцев в Куйбышевском и Нижнекамском водохранилищах // Естественные и инвазийные процессы формирования биоразнообразия водных и наземных экосистем: Тез. докл. Междунар. науч. конф. – Ростов н/Д: Изд-во ЮНЦ РАН, 2007. – С. 342–343.
18. Любин В.А. О нахождении *Euilyodrilus vejtdovskyi* (Oligochaeta, Tubificidae) в волжских водохранилищах // Зоол. журн. – 1971. – Т. 50, № 10. – С. 1579–1580.
19. Куйбышевское водохранилище (науч.-информ. справ.). – Тольятти: ИЭВБ РАН, 2008. – 123 с.

20. Лапкина Л.Н., Свирский А.М., Жарикова Т.И. Пиявки *Caspiobdella fadejewi* (Erstein, 1961) и *Acipenserobdella volgensis* (Zytkoff, 1903) – вселенцы в водохранилищах Верхней и Средней Волги // Амер.-рос. симп. по инвазионным видам: Тез. докл. – Ярославль, 2001. – С. 109–111.
21. Антонов П.И. О вселении двусторчатого моллюска *Dreissena bugensis* (Andr.) в волжские водохранилища // Экологические проблемы бассейнов крупных рек: Тез. докл. – Тольятти: ИЭВБ РАН, 1993. – С. 52–53.
22. Державин А.Н., Дексбах Н.К., Лепнева С.Г. Каспийские элементы в фауне бассейна верхней Волги // Тр. Ярослав. естественноисторического о-ва. – 1921. – Т. III, Вып. 1. – С. 26–38.
23. Курбангалиева Х.М. Бентос Аракчинского затона // Учен. зап. Казан. ун-та. – Казань, 1938. – Т. 98, кн. 8. – С. 1–94.
24. Егерев И.В. Акклиматизация мизид в Куйбышевском водохранилище и их роль в питании окуневых рыб // Акклиматизация рыб и беспозвоночных в водоемах СССР. Изв. ГосНИОРХ. – 1975. – Т. 105. – С. 232–237.
25. Ахметзянова Н.Ш., Махнин В.Г. Трофический статус устья р. Казанка по зообентосу // Актуальные экологические проблемы Республики Татарстан. – Казань: Новое Знание, 2000. – С. 23.
26. Яковлев В.А., Ахметзянова Н.Ш., Яковлева А.В. Встречаемость, распределение и размерно-весовые характеристики *Lithoglyphus naticoides* (Gastropoda, Hydrobiidae) в верхней части Куйбышевского водохранилища // Рос. журн. биол. инвазий. – 2009. – № 1. – С. 38–51.
27. Бородич Н.Д. Байкальский бокоплав *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing) (Amphipoda, Gammaridae) в Куйбышевском водохранилище // Зоол. журн. – 1979. – Т. 58, Вып. 6. – С. 920–921.
28. Бородич Н.Д. Распространение и некоторые черты биологии мизид в водохранилищах Средней и Нижней Волги // Биол. внутр. вод: Информ. бюл. – 1979. – № 44. – С. 42–46.
29. Миловидов В.П., Егерев И.В. Итоги акклиматизации кормовых беспозвоночных в Куйбышевском водохранилище // Итоги и перспективы акклиматизации кормовых беспозвоночных в рыбохозяйственных водоемах: сб. науч. тр. – Л.: ГосНИОРХ, 1985. – Вып. 232. – С. 22–29.
30. Бенинг А.Л. К изучению придонной жизни реки Волги // Тр. Волжской биол. станции. – Саратов, 1924. – С. 1–398.
31. Аристовская Г.В. Бентос Куйбышевского водохранилища // Тр. Тат. отд. ГосНИОРХ. – 1970. – Вып. 11. – С. 32–47.
32. Жадин В.И. Донная фауна Волги от Свяги до Жигулей и ее возможные изменения // Тр. Зоол. ин-та. – 1948. – Т. 8, Вып. 3. – С. 413–466.
33. 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.
34. Миргородченко Н.Н., Чернышева Э.Р., Аристовская Г.В. Кормовые ресурсы водохранилища // Закономерности формирования кормовой базы и ихтиофауны Куйбышевского водохранилища: Тр. Тат. отд. ГосНИОРХ. – 1970. – Вып. 11. – С. 17–47.
35. Мордухай-Болтовской Ф.Д., Дзюбан Н.А. Изменения в составе и распределении фауны Волги в результате антропогенных воздействий // Биологические и продукционные процессы в бассейне Волги. – Л.: Наука, 1976. – С. 67–82.
36. Золотухин В.В., Назаренко М.А. Обнаружение мохнорукого краба *Eriocheir sinensis* (Crustacea: Grapsidae) в районе Ульяновска // Природа бассейна Волги. – Ульяновск, 2002. – Т. 3. – С. 204.

37. *Shakirova F.M., Panov V.E., Clark P.F.* New records of the Chinese mitten crab, *Eriocheir sinensis* H. Milne Edwards, 1853, from the Volga River, Russia // *Aquatic Invasions*. – 2007. – V. 2, No 3. – P. 169–173.
38. *Соснина М.Ф.* 1947. К биологии паразита длиннопалого рака *Astacotrema tuberculatum* Zaw // Тр. О-ва естествоиспытателей при Казан. ун-те. – 1947. – Т. LVII, Вып. 3–4. – С. 165–171.
39. *Кашеваров Г.С., Яковлев В.А.* Размерно-весовые показатели рака узкопалого (*Astacus leptodactylus* Escholz, 1823) в Свияжском заливе Куйбышевского водохранилища // *Экология и научно-технический прогресс: Материалы 6-й междунар. науч.-практ. конф.* – Пермь: Перм. гос. ун-т, 2007. – С. 109–110.
40. *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.
41. *Яковлев В.А., Яковлева А.В.* Распространение и особенности роста моллюсков *Dreissena polymorpha* и *Dreissena bugensis* в Куйбышевском и Нижнекамском водохранилищах // *Дрейссениды: эволюция, систематика, экология: Лекции и материалы докл. I Междунар. школы-конф.* – Борок: Ярослав. печатн. двор, 2008. – С. 157–161.
42. *Каратаев А.Ю.* Экология *Dreissena polymorpha* Pallas и ее значение в макрозообентосе водоема-охладителя тепловой электростанции: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Минск, 1983. – 19 с.

Поступила в редакцию  
28.01.09

---

**Яковлева Анна Валерьевна** – аспирант кафедры зоологии беспозвоночных Казанского государственного университета.

E-mail: [d.bugensis@mail.ru](mailto:d.bugensis@mail.ru)

**Яковлев Валерий Анатольевич** – профессор кафедры зоологии позвоночных Казанского государственного университета.

E-mail: [Valery.Yakovlev@ksu.ru](mailto:Valery.Yakovlev@ksu.ru)

**Сабиров Рушан Мирзович** – кандидат биологических наук, доцент кафедры зоологии беспозвоночных Казанского государственного университета.

E-mail: [rsab@ksu.ru](mailto:rsab@ksu.ru), [Rushan.Sabirov@mail.ru](mailto:Rushan.Sabirov@mail.ru)