

УДК 574.472

**НАСЕКОМЫЕ В СООБЩЕСТВАХ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ
ВЕРХНИХ ПЛЕСОВ КУЙБЫШЕВСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА***В.А. Яковлев, А.В. Яковлева, А.Р. Ильясова***Аннотация**

По материалам исследования зообентоса верхних плесов Куйбышевского водохранилища (Волжский, Камский, Волжско-Камский и Тетюшенский), проведенного в 1999–2008 гг., выявлено около 150 таксонов насекомых разного рангового уровня, в том числе 119 рангом ниже рода. На долю насекомых приходится от 41.5% (прибрежные мелководья) до 55.0% (глубокие части водоема) состава всех донных беспозвоночных. Из 6 отрядов (Ephemeroptera, Odonata, Hemiptera, Coleoptera, Trichoptera, Diptera) наибольшим разнообразием выделяются двукрылые (67.2% состава всех насекомых), в основном за счет личинок семейства Chironomidae. В целом вклад насекомых в общую численность и биомассу зообентоса не велик, они существенно уступают гомотопным беспозвоночным, особенно моллюскам, значительная часть которых относится к вселенцам, широко расселившимся в последние два десятилетия в водохранилище.

Ключевые слова: насекомые, разнообразие, состав, количественные показатели, зообентос, Куйбышевское водохранилище.

Введение

Водные насекомые – обширная группа гетеротопных беспозвоночных, играющих важную роль в бентосных сообществах водоемов. Они участвуют в круговороте вещества и энергии, в процессах самоочищения водоемов, представляют собой пищевые объекты для рыб и хищных беспозвоночных. Вылетевшие из водоемов имаго становятся потенциальными пищевыми объектами наземных позвоночных и беспозвоночных животных.

В бентосных сообществах Куйбышевского водохранилища, особенно на его ранних этапах существования, насекомые стали одной из массовых групп беспозвоночных. Наиболее качественно разнообразной и массовой группой среди насекомых были личинки семейства Chironomidae. По данным за 1958–2005 гг. в различных частях водохранилища на долю этой группы приходилось от 20% до 50% всего видового состава макрозообентоса [1]. За тот же период они составляли от 5% до 16% численности и от 1% до 30% биомассы соответственно, существенно уступая по массовости моллюскам.

Современная донная фауна, включая насекомых Куйбышевского водохранилища, изучена мало. Например, в упомянутом справочнике [1] информация по фауне и пространственному распределению насекомых ограничивается 2005 г. В связи с наблюдаемыми в последние десятилетия в водохранилище интенсивными процессами вселения чужеродных видов, представленных главным образом

моллюсками и ракообразными [2–4], в фауне насекомых произошли существенные изменения в сторону уменьшения их обилия в сообществах.

Цель настоящей работы – дать анализ современного таксономического состава насекомых и оценить их количественные показатели в сообществах беспозвоночных верхних плесов Куйбышевского водохранилища.

1. Материал и методы исследования

Материалом послужили пробы зообентоса, собранные в 1999–2008 гг. на глубинных и мелководных участках Волжского, Камского, Волжско-Камского и Тетюшинского плесов Куйбышевского водохранилища.

Количественные пробы отбирали (1–3 на каждой станции) с помощью дночерпателей Петерсена или Экмана – Берджа. На прибрежных мелководьях (глубины < 1.5 м) дополнительно брали качественные пробы с помощью ручного сачка (сеть с размером ячеек 0.5 мм, размеры прямоугольной рамки 260×360 мм). Организмы отлавливали на площади примерно 0.3×4.0 м. Движениями ноги воду взмучивали, затем взмахами сачка отлавливали беспозвоночных. Пробы фиксировали 4%-ным формалином. За исключением ряда сложных для таксономического анализа групп насекомых (жуки, клопы и двукрылые), а также личинок ранних стадий развития, определяли систематическое положение преимущественно до вида, или личиночных форм или группы видов (хирономиды). Таксономические названия даны в соответствии с использованными определителями [5–16], или таксономическими сводками [17–18].

Для оценки роли отдельных таксонов в сообществах рассчитывали индекс доминирования по формуле [19]:

$$\text{ИД} = P \cdot \sqrt{B}, \quad (1)$$

где B – средняя биомасса таксона в пробах, P – частота встречаемости:

$$P = m / n \cdot 100. \quad (2)$$

Здесь m – число проб, в которых обнаружен данный таксон, n – общее количество проб.

Наряду со средней арифметической величиной, вычисляли ее ошибку. Для оценки роли таких факторов, как глубина, тип грунта (количественные пробы), а также степени зарастания мелководий, открытости воздействия ветра и волн и типа грунта (качественные пробы), рассчитывали коэффициенты корреляции Спирмена.

2. Результаты и их обсуждение

В верхней части Куйбышевского водохранилища (Волжский, Камский, Волжско-Камский и Тетюшинский плесы) в 1999–2008 гг. выявлено около 150 таксонов насекомых разного рангового уровня, в том числе 119 рангом ниже рода (см. табл. 1).

Таким образом, в качественных пробах из прибрежных мелководий обнаружено 79 таксонов (55.0% всего состава беспозвоночных), а в количественных пробах – 63 (41.5%). За исключением жуков и клопов насекомые представлены личинками, реже куколками. Большая часть насекомых относится к жизненной

Табл. 1

Таксономический состав насекомых в зообентосе верхних плесов Куйбышевского водохранилища (приведены индексы доминирования)

	Таксон	1*	2*
	EPHEMEROPTERA		
	Baetidae		
1	<i>Cloen dipterum</i> (Linnaeus, 1761)	0.7	–
2	<i>C. simile</i> Eaton, 1870	< 0.1	–
	Caenidae		
3	<i>Caenis horaria</i> (Linnaeus, 1758)	0.3	< 0.1
4	<i>C. macrura</i> Hagen 1863	3.9	–
5	<i>Caenis</i> spp.	2.3	< 0.1
	ODONATA		
	Coenagrionidae		
6	<i>Coenagrion armatum</i> (Charpentier, 1840)	< 0.1	–
7	<i>C. puella</i> (Linnaeus, 1758)	< 0.1	–
8	<i>C. pulchellum</i> (Van der Linden, 1825)	0.4	–
9	<i>Coenagrion</i> sp.	< 0.1	–
10	<i>Ischnura elegans</i> (Van der Linden, 1823)	0.2	–
11	<i>I. pumilio</i> (Charpentier, 1824)	1.2	–
	Aeshnidae		
12	<i>Anax parthenope</i> Selys, 1839	0.3	–
13	<i>Gomphus vulgatissimus</i> (Linnaeus, 1758)	–	0.1
	Libellulidae		
14	<i>Orthretrum</i> sp.	–	< 0.1
	HEMIPTERA		
	Corixidae		
15	<i>Sigara</i> spp.	3.8	–
16	<i>Micronecta</i> sp.	< 0.1	–
	Gerridae		
17	<i>Gerris</i> spp.	< 0.1	–
	Naucoridae		
18	<i>Ilyocoris cimicoides</i> (Linnaeus, 1758)	0.1	0.1
	COLEOPTERA		
	Dytiscidae		
19	<i>Acilius canaliculatus</i> Nicolai, 1822	< 0.1	–
20	<i>Hydaticus seminiger</i> De Geer, 1774	< 0.1	–
21	<i>Laccophilus hyalinus</i> (De Geer, 1774) (имаго)	< 0.1	–
22	<i>Laccophilus minutus</i> (Linnaeus, 1758)	< 0.1	0.1
23	<i>Nebrioporus</i> sp.	< 0.1	–
26	<i>Noterus clavicornis</i> (De Geer, 1774) (имаго)	< 0.1	–
	Haliplidae		
27	<i>Haliplus fluviatilis</i> Aube, 1836	1.0	–
	Hydrophilidae		
28	<i>Enochrus melanocephalus</i> (Olivier, 1792)	< 0.1	–
	TRICHOPTERA		
	Polycentropodidae		
29	<i>Holocentropus picicornis</i> (Stephens, 1836)	< 0.1	–
	Hydroptilidae		
30	<i>Agraylea multipunctata</i> Curtis, 1834	1.5	–
31	<i>Oecetes lacustris</i> (Pictet, 1834)	–	< 0.1
32	<i>Oecetes</i> sp. (куколка)	< 0.1	–
	Hydropsychidae		
33	<i>Hydropsyche</i> sp.	–	< 0.1
	Phryganeidae		
34	<i>Phryganea grandis</i> Linne, 1758	6.5	–

35	<i>Phryganea bipunctata</i> Retetus, 1783	–	< 0.1
	Limnephilidae		
36	<i>Limnephilus flavicornis</i> (Fabricius, 1787)	0.1	–
37	<i>Limnephilus</i> sp.	< 0.1	–
38	<i>Nemotaulius punctatolineatus</i> (Retzius, 1783)	–	1.0
39	<i>Potamophylax stellatus</i> (Curtis, 1834)	–	< 0.1
	Molannidae		
40	<i>Molanna angustata</i> Curtis, 1834	0.9	–
	Leptoceridae		
41	<i>Mystacides azurea</i> (Linnaeus, 1761)	< 0.1	–
42	<i>Mystacides nigra</i> (Linnaeus, 1761)	< 0.1	–
	DIPTERA		
	Tipulidae		
43	<i>Tipula</i> sp.	0.3	–
	Limoniidae		
44	<i>Dicranomyia</i> sp.	0.3	–
	Chaoboridae		
45	<i>Chaoborus flavicons</i> (Meigen, 1830)	< 0.1	
46	<i>Chaoborus</i> sp.	–	0.9
	Ceratopogonidae		
47	<i>Bezzia</i> spp.	< 0.1	3.4
	Chironomidae		
	Prodiamesinae		
48	<i>Prodiamesa olivacea</i> Meigen, 1818	< 0.1	–
49	<i>Monodiamesa bathyphila</i> (Kieffer, 1918)	–	< 0.1
	Tanypodinae		
50	<i>Ablabesmyia</i> sp.	< 0.1	–
51	<i>Procladius (Holotanypus) choreus</i> (Meigen, 1804)	–	< 0.1
52	<i>P.(H.) ferrugineus</i> (Kieffer, 1918)	–	2.6
53	<i>Procladius</i> spp.	< 0.1	6.0
	Orthocladiinae		
54	<i>Cricotopus</i> gr. <i>algarum</i>	–	< 0.1
55	<i>C. bicinctus</i> (Meigen, 1818)	< 0.1	–
56	<i>C. brevipalpis</i> Kieffer, 1909	< 0.1	–
57	<i>C. festivellus</i> (Kieffer, 1906)	–	0.1
58	<i>C. gr. silvestris</i>	33.2	0.2
59	<i>C. tremulus</i> (Linnaeus, 1758)	< 0.1	–
60	<i>Cricotopus</i> spp.	1.0	0.1
61	<i>P. (P.)</i> gr. <i>psilopterus</i>	< 0.1	–
62	<i>P. (P.) semicirculatus</i> Saether, 1969	< 0.1	–
63	<i>P. (P.) sordidellus</i> (Zetterstedt, 1840)	6.0	< 0.1
64	<i>Psectrocladius</i> sp.	< 0.1	< 0.1
	Chironominae		
65	<i>Chironomus plumosus</i> Linnaeus 1758	–	8.2
66	<i>Ch. plumosus</i> f.l. <i>reductus</i>	–	2.1
67	<i>Ch. plumosus</i> f.l. <i>semireductus</i>	< 0.1	2.2
68	<i>Ch. thummi</i> Kieffer, 1911	–	5.7
69	<i>Chironomus</i> spp.	1.5	42.5
70	<i>Cladotanytarsus</i> gr. <i>mancus</i>	0.7	0.1
71	<i>Cryptochironomus</i> gr. <i>anomalus</i>	–	0.2
72	<i>C. gr. defectus</i>	2.4	2.4
73	<i>C. ussuriensis</i> (Goetghebuer, 1933)	–	0.9
74	<i>C. gr. ussuriensis</i>	–	0.2
75	<i>C. obreptans</i> (Walker, 1856)	–	< 0.1
76	<i>Cryptochironomus</i> sp.	–	< 0.1
77	<i>Cryptotendipes</i> sp.	–	< 0.1

78	<i>Demicryptochironomus vulneratus</i> (Zetterstedt, 1838)	4.9	2.2
79	<i>Dicrotendipes modestus</i> (Say, 1838)	0.7	0.5
80	<i>D. nervosus</i> (Staeger, 1839)	< 0.1	–
81	<i>D. gr. tritonus</i> (Kieffer, 1916)	–	0.1
82	<i>Dicrotendipes</i> sp.	1.0	< 0.1
83	<i>Endochironomus albipennis</i> (Meigen, 1830)	2.6	0.3
84	<i>E. dispar</i> (Meigen, 1839)	0.2	–
85	<i>E. impar</i> (Walker, 1856)	0.1	< 0.1
86	<i>E. tendens</i> Fabricius, 1794	< 0.1	< 0.1
87	<i>Endochironomus</i> sp.	0.4	< 0.1
88	<i>Einfeldia longipes</i> (Staeger, 1840)	–	0.1
89	<i>E. pagana</i> (Pagana, 1818)	–	< 0.1
90	<i>Glyptotendipes glaucus</i> (Meigen, 1818)	–	0.3
91	<i>G. gripekoveni</i> Kieffer, 1913	–	1.6
92	<i>G. pallens</i> (Meigen, 1804)	< 0.1	–
93	<i>G. paripes</i> (Edwards, 1929)	< 0.1	< 0.1
94	<i>Glyptotendipes</i> spp.	4.0	0.3
95	<i>Harnischia curtilamellata</i> (Malloch, 1915)	–	< 0.1
96	<i>H. fuscimana</i> Kieffer, 1921	–	0.1
97	<i>Lipiniella araneicola</i> Shilova, 1963	0.4	–
98	<i>Microchironomus tener</i> (Kieffer, 1918)	–	0.1
99	<i>Microchironomus</i> sp.	–	< 0.1
100	<i>Micropsectra</i> sp.	0.2	–
101	<i>Microtendipes pedellus</i> (De Geer, 1776),	0.2	–
102	<i>Microtendipes</i> sp.	< 0.1	–
103	<i>Paracladopelma viridula</i> (Fabricius, 1805)	–	< 0.1
104	<i>Paratanytarsus</i> spp.	0.1	< 0.1
105	<i>Paratendipes</i> sp.	–	< 0.1
106	<i>Pentapedilum gr. convictum</i>	–	0.4
107	<i>Polypedilum breviattentatum</i> Tshernovskij, 1949	–	0.2
108	<i>P. gr. exectum</i>	–	2.2
109	<i>P. gr. nubeculosum</i>	1.5	2.1
110	<i>P. gr. scalaenum</i>	–	< 0.1
111	<i>Polypedilum</i> spp.	2.5	–
112	<i>Rheotanytarsus</i> sp.	0.7	–
113	<i>Tanitarsus gr. gregarius</i>	–	< 0.1
114	<i>Tanitarsus</i> sp.	0.6	< 0.1
	Stratiomyidae		
115	<i>Oplodonta viridula</i> (Fabricius, 1775)	0.1	–
116	<i>Oplodonta ornata</i> (Meigen, 1822)	–	0.3
	Tabanidae		
117	<i>Chrysops</i> sp.	< 0.1	–
118	<i>Hybomitra</i> sp.	< 0.1	–
119	<i>Tabanus</i> sp.	0.1	–
	Athericidae		
120	<i>Atherix ibis</i> Fabricius, 1798	< 0.1	–

* Приведены таксоны рангом род и ниже; 1 – качественные пробы (прибрежные мелководья), 2 – количественные пробы (мелководья и глубокие части водохранилища).

форме – зообентосу. Остальные принадлежат к нектобентосу, перифитону, нейстону и минерам. Большая часть видов – обычные обитатели заиленных грунтов (пелофилы). В зависимости от подверженности действию ветра и волн на прибрежных мелководьях к ним присоединяются представители фитофильной и реофильной фауны.

Из основных систематических групп насекомых наиболее качественно богат отряд Diptera. На их долю приходится 67.2% всех выявленных таксонов насекомых. Наибольшим разнообразием в отряде выделяется семейство хирономид (89.0% состава). Наряду с Diptera фауна насекомых включает представителей отрядов Ephemeroptera, Odonata, Hemiptera, Coleoptera и Trichoptera.

Ephemeroptera. Всего в отряде выявлено 5 таксонов рангом род и ниже (7 видов). Они представляют два семейства: Baetidae (*C. luteolum*, *C. dipterum*, *C. simile*, *Baetis* sp.) и Caenidae (*C. horaria*, *C. macrura*), характеризуются голарктическим ареалом, входят в европейский или европейско-сибирский комплексы фауны [5–8]. Личинки указанных видов населяют небольшие и крупные пруды, мелководья озер и других водоемов, слабопроточные водотоки, предпочитая заросшие макрофитами участки [21, 22]. В Куйбышевском водохранилище поденки относительно редки. Они обитают лишь на прибрежных мелководьях до глубин 2–4 м. Они чаще встречаются на слабо защищенных от ветра и волн прибрежьях, сложенных заиленным песком. Частота их встречаемости в пробах, отобранных на мелководьях, равняется 12.0%. Чаще других встречаются *C. rivulorum* и *C. dipterum*. Однако на их долю приходится лишь 2.4% и 1.0% суммарной численности биомассы беспозвоночных.

Odonata. Из 9 таксонов стрекоз, обнаруженных в водохранилище, большинство принадлежит семейству Coenagrionidae и роду *Coenagrion*. Все они характеризуются палеарктическим распространением [7–9]. Личинки стрекоз – обитатели прибрежных мелководий небольших водоемов или рек, дно которых сложено преимущественно заиленным грунтом и заросло водной растительностью. Как и поденки, они относительно редки в Куйбышевском водохранилище (частота встречаемости на мелководьях равна 6.0%). Относительная численность и биомасса стрекоз также ничтожно малы (в пределах 0.1–0.2%). Наиболее массовый вид – *C. pulchellum*. Однако как облигатные хищники они играют важную роль в функционировании сообществ.

Hemiptera. В фауне водных клопов выявлено 4 таксона. Разнообразие и численность клопов выше в малых водоемах Поволжья [20–24]. Представители семейства Corixidae (виды рода *Sigara*) вносят основной вклад в численность и биомассу клопов в водохранилище. Реже встречаются представители других семейств. Клопы чаще заселяют мелководья (14.5%). Как и стрекозы, они обитают на участках, относительно защищенных от воздействия ветра и волн.

Coleoptera. Фауна водных жуков в водохранилище небогата. Из 8 таксонов жуков 6 принадлежат семейству Dytiscidae. Преобладание представителей этого семейства в малых водоемах Поволжья отмечают и другие авторы [21, 22]. Обнаружено также 2 вида из семейств Haliplidae и Hydrophilidae. Все виды распространены в Палеарктике и представлены европейскими и сибирскими элементами [10]. Жуки в водохранилище обитают в основном на прибрежных мелководьях, заросших высшей водной растительностью. Частота их встречаемости там составляет 12.7%. Чаще других (частота встречаемости – 5.0%) и в относительно большем количестве отмечены личинки *H. fluviatilis*. Остальные виды жуков в водохранилище относительно редки. В глубоких частях водоема они не обитают.

Trichoptera. Большая часть из 14 выявленных таксонов ручейников относится к семействам: Limnephilidae и Hydroptilidae. Как и в ранее рассмотренных отрядах насекомых, личинки ручейников обитают на прибрежных мелководьях, сложенных слабо заиленными песками и умеренно заросших высшей водной растительностью [11, 12]. Они обнаружены в 33.3% отобранных проб. Чаще других в пробах встречаются личинки *A. multipunctata* (частота встречаемости 12.1%) и *Ph. grandis* (5.6%). Однако благодаря крупным размерам тела и относительно частой встречаемости среди растительности личинки последнего вида выделяются максимальным значением индекса доминирования. Остальные виды ему значительно уступают. Наибольшая глубина, где была обнаружена личинка ручейника (*N. punctatolineatus*), составляла 4 м.

Diptera. Этот отряд наиболее качественно богат. Среди многочисленных в отряде семейств хирономиды (Chironomidae) выделяются наибольшим видовым составом и встречаемостью фактически во всех типах водоемов [13–16]. Двукрылые насекомые в наших исследованиях обнаруживались в 84.5% качественных проб из прибрежных мелководий. Они заселяют и более глубокие части водоема. По количеству выявленных таксонов отдельные подсемейства хирономид распределяются в следующем порядке: Chironominae – 54 (50 – представители трибы Chironomini, 4 – трибы Tanytarsini), Orthoclaadiinae – 11, Tanypodinae – 4, Diamesinae – 2. Как на мелководьях, так и в глубоких частях количественно по численности и биомассе преобладают личинки подсемейства Chironominae. Наиболее многочисленны в подсемействе представители родов *Chironomus*, *Cryptochironomus*, *Polypedilum* и *Dicrotendipes*. Чаще других в пробах обнаруживались личинки *C. gr. sylvestris* (35.8%), и *D. vulneratus* (21.1%). Указанные таксоны характеризовались максимальными значениями индекса доминирования. Кроме личинок хирономид в зообентосе были обнаружены еще представители других семейств двукрылых (Tabanidae, Ceratopogonidae, Stratiomyidae, Limoniidae, Athericidae, Tipulidae и Chaoboridae). Однако они в водохранилище крайне редки и малочисленны.

Доля насекомых в общей численности и биомассе зообентоса прибрежных мелководий не значительна (34.7% и 17.1% соответственно; табл. 2).

По максимальным величинам индекса доминирования, учитывающим частоту встречаемости и биомассу насекомых, в сообществах мелководий выделяются следующие таксоны хирономид: *C. sylvestris*, *P. gr. sordidellus* и *D. vulneratus*. Из представителей других отрядов можно отметить поденку *C. macrura*, ручейника *Ph. grandis* и клопов рода *Sigara*. Корреляционный анализ показал, что доля всех насекомых, включая личинок двукрылых и хирономид, возрастает от открытых прибрежий, подверженных негативному воздействию ветра и волн, к закрытым, заросшим растительностью участкам ($p < 0.006$).

В количественных пробах, отобранных с помощью дночерпателей, численность и биомасса насекомых составляет в среднем 262 экз./м² и 5.4 г/м², или 22.8% и 15.3% всех беспозвоночных соответственно. Как и в качественных пробах, наибольший вклад в численность и биомассу насекомых вносят двукрылые (табл. 3).

Табл. 2

Относительная (%), $M \pm m$ численность (N) и биомасса (B) таксономических групп насекомых в сообществах мелководий верхних плесов Куйбышевского водохранилища

Группа	N	B
Ephemeroptera	2.4 ± 0.4	1.0 ± 0.2
Odonata	0.4 ± 0.1	0.2 ± 0.1
Hemiptera	1.4 ± 0.4	0.7 ± 0.3
Coleoptera	1.0 ± 0.4	0.7 ± 0.5
Trichoptera	0.5 ± 0.1	0.5 ± 0.2
Diptera	29.0 ± 2.4	14.0 ± 1.9
в том числе Chironomidae	28.2 ± 2.4	13.2 ± 1.9
Tanypodinae	< 0.1	< 0.1
Orthoclaadiinae	11.6 ± 1.6	5.6 ± 1.2
Chironominae	16.6 ± 1.8	7.6 ± 1.4

Табл. 3

Средняя ($M \pm m$) численность (N , экз./м²) и биомасса (B , г/м²) таксономических групп насекомых в зообентосе верхних плесов Куйбышевского водохранилища

Группа	N	B
Trichoptera	2 ± 0.9	0.1 ± 0.1
Diptera	260 ± 30.4	5.2 ± 1.5
в том числе Chironomidae	260 ± 30.4	5.2 ± 1.5
Diamesinae	0.2 ± 0.2	< 0.1
Tanypodinae	62 ± 14.5	0.2 ± 0.1
Orthoclaadiinae	6 ± 2.0	< 0.1
Chironominae	192 ± 25.2	5.0 ± 1.5

Крайне незначительны показатели ручейников и других отрядов насекомых. Соответственно, личинки хирономид характеризуются максимальными значениями индекса доминирования. Чаще других встречаются и обильно развиваются личинки хирономид родов *Chironomus* и *Procladius*. Явных зависимостей распределения насекомых от глубины водоема не выявлены. Лишь личинки хирономид, за исключением представителей подсемейства Orthoclaadiinae, более многочисленны в глубоких частях водохранилища ($p < 0.02$). Для всех остальных отрядов характерно закономерное обеднение с глубиной ($p < 0.008$).

Анализ истории формирования донных биоценозов Куйбышевского водохранилища показывает, что роль насекомых в них закономерно снижалась начиная с его образования (1957 г.) [25–28]. Насекомые замещались гомотопными беспозвоночными. Однако при заполнении водохранилища водой в первые годы его существования происходило разложение наземной и почвенной растительности, грунты обогащались органическими веществами, дно покрывалось тонким илом. В этих условиях в донных биоценозах в массе развивались пелофильные личинки хирономид и олигохеты. Однако уже на третий и четвертый год наблюдалось сокращение роли личинок хирономид в сообществах и, напротив, расселение олигохет семейства Tubificidae, ряда видов моллюсков (шаровок, затворок и живородок). Уменьшение количества личинок хирономид было связано также с целенаправленным вселением беспозвоночных в 1960-х годах для обогащения

кормовой базы для бентосоядных рыб. Однако эти явления стали более яркими в результате появления беспозвоночных, проникших в водохранилище стихийно. Процессы биоинвазии чужеродных видов беспозвоночных (моллюсков и ракообразных) ускорили уменьшения численности насекомых. Первый вид – двустворчатый моллюск *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771) – встречался на твердых субстратах уже в первые годы существования водохранилища. Он впоследствии стал доминирующим в сообществах. Начиная с 1990-х годов в водохранилище появился и стал многочисленным второй вид дрейссенид (*Dreissena bugensis* (Andrusov, 1897)). Брюхоногий моллюск *Litoglyphus naticoides* Pfeiffer, 1828 является третьим по численности видом, уступающим лишь двум вышеуказанным моллюскам [2–4]. Соответственно, массовое их развитие сопровождается уменьшением вклада насекомых в общую численность и биомассу бентосных сообществ. Однако личинки хирономид, намного превосходящие указанных моллюсков по качеству как кормовые объекты бентосоядных рыб [29], все еще многочисленны и продолжают оставаться одним из важнейших компонентов экосистемы водохранилища.

Заключение

В составе зообентоса верхних плесов Куйбышевского водохранилища обнаружено 119 таксонов рангом ниже рода: в качественных пробах, отобранных на прибрежных мелководьях, – 79 таксонов, в количественных пробах – 63. Несмотря на качественное разнообразие, насекомые значительно уступают по численности и особенно по биомассе гомотопным беспозвоночным (моллюскам). Если в глубоких частях водохранилища преобладают личинки пелофильных беспозвоночных, то в сообществах прибрежных мелководий добавляются элементы фитофильной, литофильной и реофильной фауны. В зоогеографическом отношении фауна насекомых содержит преимущественно виды с палеарктическим ареалом, широко распространенные в Европе и в меньшей степени в Сибири. Доминировавшие в сообществах в первые годы после образования водохранилища личинки хирономид в последние десятилетия значительно уступают по количественным показателям моллюскам, особенно по биомассе.

Авторы выражают искреннюю признательность Л.В. Егорову и В.Н. Подшивалиной за определение ряда видов водных жуков.

Summary

V.A. Yakovlev, A.V. Yakovleva, A.R. Ilyasova. Insects in the Invertebrate Communities in the Upper Reaches of the Kuybyshev Reservoir, Russia.

Based on the study of zoobenthos in the upper reaches (Volga, Kama, Volga-Kama, and Tetyushi) of the Kuybyshev Reservoir carried out in 1999–2008, about 150 taxons of insects of different ranks were revealed including 119 taxons with rank below genus. Insects made up from 41.5% (shallow shores) up to 55.0% (deep water areas) of the total taxon composition of benthic invertebrates. From the six orders (Ephemeroptera, Odonata, Hemiptera, Coleoptera, Trichoptera, Diptera), dipterans (67.2% of all insects) were characterized by the greatest diversity, basically due to chironomid larvae. Generally, the contribution of insects to the total abundance and biomass of zoobenthos is not significant; they considerably concede

to homotopic invertebrates, especially mollusks, consisting mostly of invaders that have widely settled the Reservoir in the last two decades.

Key words: insects, diversity, composition, quantitative indicators, zoobenthos, Куйбышев Reservoir.

Литература

1. Куйбышевское водохранилище (науч.-информ. справочник). – Тольятти: ИЭВБ РАН, 2008. – 123 с.
2. Яковлева А.В., Яковлев В.А., Сабиров Р.М. Бентосные вселенцы и их распределение в верхней части Куйбышевского водохранилища // Учен. зап. Казан. ун-та. Сер. Естеств. науки. – 2009. – Т. 151, кн. 2. – С. 231–243.
3. Яковлева А.В. Фауна и экология инвазионных видов в донных сообществах верхних плесов Куйбышевского водохранилища: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Казань, 2010. – 24 с.
4. Яковлева А.В., Яковлев В.А. Современная фауна и количественные показатели инвазионных беспозвоночных зообентоса верхних плесов Куйбышевского водохранилища // Рос. журн. биол. инвазий. – 2010. – № 2. – С. 97–111.
5. Brittain J.E. Biology of mayflies // Ann. Rev. Entomol. – 1982. – V. 27. – P. 119–147.
6. Elliot J.M., Humpesch U.H., Macan T.T. Larvae of the British Ephemeroptera: A key with ecological notes (Freshwater Biol. Assoc. Sci. Publ. No 49). – Ambleside, Cumbria: Freshwater Biol. Assoc., 1988. – 147 p.
7. Aquatic Insects of North Europe. A taxonomic Handbook. V. 1: Ephemeroptera, Plecoptera, Heteroptera, Neuroptera, Megaloptera, Coleoptera, Trichoptera, Lepidoptera. – Stenstrup: Apollo Books, 1996. – 274 p.
8. Aquatic Insects of North Europe. A taxonomic Handbook. V. 2: Odonata and Diptera. – Stenstrup: Apollo Books, 1997. – 440 p.
9. Попова А.Н. Личинки стрекоз фауны СССР (Odonata). – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1953. – 235 с.
10. Зайцев Ф.А. Фауна СССР. Т. IV: Насекомые, жесткокрылые. – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1953. – 377 с.
11. Лепнева С.Г. Личинки и куколки подотряда кольчатощупиковых (Annulipalpia). Т. 2, Вып. 1: Фауна СССР. Ручейники. (Сер. 88). – М.-Л.: Наука, 1964. – 560 с.
12. Лепнева С.Г. Личинки и куколки подотряда цельнощупиковых (Integrilpalpia). Т. 2, Вып. 2: Фауна СССР. Ручейники. (Сер. 95). – М.-Л.: Наука, 1966. – 560 с.
13. Панкратова В.Я. Личинки и куколки комаров подсемейства Orthoclaadiinae фауны СССР. – Л.: Наука, 1970. – 344 с.
14. Панкратова В.Я. Личинки и куколки комаров подсемейства Podonominae и Tanypodinae фауны СССР. – Л.: Наука, 1977. – 152 с.
15. Панкратова В.Я. Личинки и куколки комаров подсемейства Chironominae фауны СССР. – Л.: Наука, 1983. – 296 с.
16. Определитель беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т. 4: Высшие насекомые (Двукрылые). – СПб.: ЗИН РАН, 1999. – 998 с.
17. *Limnofauna* Europea. – Stuttgart: Fischer, 1967. – 474 p.
18. Catalogue of Palearctic Diptera. V. 2: Psychodidae-Chironomidae. – Budapest: Academical Klado, 1990. – 499 p.
19. Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. – М.: Наука, 1975. – 242 с.

20. Экологические проблемы малых рек Республики Татарстан (на примере Меши, Казанки и Свяги). – Казань: Фэн, 2003. – 289 с.
21. *Каменев А.Г.* Биопродуктивность и биоиндикация малых водотоков междуречья Суры и Мокши. Макрозообентос. – Саранск: Изд-во Мордов. ун-та, 2002. – 120 с.
22. *Каменев А.Г.* Биоразнообразие и биопродуктивность сообществ макрозообентоса озер левобережья Суры. – Саранск: Изд-во Мордов. ун-та, 2002. – 120 с.
23. *Ильясова А.Р.* Фауна, распространение и морфо-экологические особенности полужесткокрылых Республики Татарстан: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Казань, 2005. – 22 с.
24. Экосистема малой реки в изменяющихся условиях среды. – М.: Т-во науч. изд. КМК, 2007. – 372 с.
25. *Мордохай-Болтовской Ф.Д.* Бентос крупных водохранилищ на Волге // Проблемы изучения и рационального использования биологических ресурсов водоемов: Материалы Первой конф. по изучению водоемов бассейна Волги. – Куйбышев: Куйбыш. кн. изд-во, 1971. – С. 123–127.
26. *Июффе Ц.И.* Донная фауна водохранилищ Волжского каскада и ее обогащение // Проблемы изучения и рационального использования биологических ресурсов водоемов: Материалы Первой конф. по изучению водоемов бассейна Волги. – Куйбышев: Куйбыш. кн. изд-во, 1971. – С. 128–134.
27. Куйбышевское водохранилище. – Л.: Наука, 1983. – 214 с.
28. *Монаков А.В.* Питание пресноводных беспозвоночных. – М., 1998. – 320 с.

Поступила в редакцию
18.07.12

Яковлев Валерий Анатольевич – доктор биологических наук, профессор, заведующий кафедрой биоресурсов и аквакультуры Казанского (Приволжского) федерального университета.

E-mail: Valery.Yakovlev@ksu.ru

Яковлева Анна Валерьевна – кандидат биологических наук, ассистент кафедры прикладной экологии Казанского (Приволжского) федерального университета.

E-mail: d.bugensis@mail.ru

Ильясова Алиса Раифовна – кандидат биологических наук, доцент кафедры биоэкологии Казанского (Приволжского) федерального университета.