







DOI: <https://doi.org/10.23859/estr-250307>

EDN: <https://elibrary.ru/kkewmw>

УДК 574.5 (282.247.416.8)

Научная статья

Макрозообентос Саратовского водохранилища в период массового развития цианобактерий

Е.М. Курина^{1*} , Л.В. Головатюк^{2, 3} , М.Ю. Горбунов³ ,
Н.Г. Тарасова² 

¹ Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, 119071, Россия, г. Москва, Ленинский пр-кт, д. 33

² Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, 152742, Россия, Ярославская обл., Некоузский р-н, пос. Борок, д. 109

³ Самарский федеральный исследовательский центр РАН, Институт экологии Волжского бассейна РАН, 445003, Россия, г. Тольятти, ул. Комзина, д. 10

*ekaterina_kurina@mail.ru

Аннотация. В результате исследований макрозообентоса Саратовского водохранилища в июле и сентябре 2023 г. зарегистрировано 49 видов и таксонов более высокого систематического ранга. Основную долю в общей численности (более 80%) и биомассе (98%) макрозообентоса составляли моллюски рода *Dreissena*. Максимальные значения концентрации хлорофилла *a* в июле – 29.4 мкг/л, в сентябре – 6.4 мкг/л. Выявлено, что увеличение численности и биомассы макрозообентоса в осенний период происходит в основном за счет массового развития трофической группы фильтраторов. Численность остальных трофических групп, а также моллюсков сестонофагов + детритофагов-фильтраторов *D. bugensis* практически не зависела от развития цианобактерий. Фильтраторы имели минимальную численность и биомассу в нижнем участке водохранилища, характеризующемся аномально высокой биомассой цианобактерий (до 9.37 мг/л). Отмечено, что при увеличении биомассы цианобактерий выше 4 мг/л и концентрации хлорофилла *a* выше 10.5 мг/л фильтраторы не встречаются. Видовое разнообразие бентоценозов, рассчитанное на основе индекса Шеннона, было в целом низким в период исследований (от 0 до 2.08 бит/экз.), при этом максимальные его значения были характерны для сентября, когда наблюдалось снижение биомассы цианобактерий. Вместе с тем видовое богатство донных сообществ оказалось выше в летний период. Величины индекса Бергера–Паркера были наиболее высокими в июле и отражали значительную степень доминирования отдельных видов, преимущественно моллюсков рода *Dreissena*.

Ключевые слова: река Волга, донные сообщества, хлорофилл *a*, биоразнообразие, фильтраторы, *Dreissena polymorpha*, *Dreissena bugensis*

Финансирование. Работа выполнена в рамках разделов государственных заданий ИПЭЭ РАН № 118042490059-5 (Е.М. Курина), ИБВВ РАН № 124032500016-4, ИЭВБ РАН-СамНЦ РАН № 1024032600218-3-1.6.20 (Л.В. Головатюк, М.Ю. Горбунов), ИБВВ РАН № 124032100076-2 (Н.Г. Тарасова).

ORCID:

Е.М. Курина, <https://orcid.org/0000-0001-5484-2949>

Л.В. Головатюк, <https://orcid.org/0000-0003-4773-5277>

М.Ю. Горбунов, <https://orcid.org/0000-0003-2718-4877>

Н.Г. Тарасова, <https://orcid.org/0000-0001-8237-0694>

Для цитирования: Курина, Е.М. и др., 2026. Макрозообентос Саратовского водохранилища в период массового развития цианобактерий. *Трансформация экосистем* 9 (2), 155–171. <https://doi.org/10.23859/estr-250307>

Поступила в редакцию: 07.03.2025

Принята к печати: 05.05.2025

Опубликована онлайн: 15.05.2026



DOI: <https://doi.org/10.23859/estr-250307>

EDN: <https://elibrary.ru/kkewmw>

UDC 574.5 (282.247.416.8)

Article

Macrozoobenthos of the Saratov Reservoir during cyanobacteria blooms

E.M. Kurina^{1*} , L.V. Golovatyuk^{2, 3} , M.Yu. Gorbunov³ ,
N.G. Tarasova² 

¹ A.N. Severtsov Institute of Problems of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Leninsky Prospekt St. 33, Moscow, 119071 Russia

² I.D. Papanin Institute of Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences, Borok 109, Nekouz District, Yaroslavl Oblast, 152742 Russia

³ Institute of Ecology of the Volga River Basin, Samara Federal Research Center, Russian Academy of Sciences, Komzina St. 10, Tolyatti, 445003 Russia

*ekaterina_kurina@mail.ru

Abstract. In the Saratov Reservoir, 49 macrozoobenthos species and taxa of higher systematic rank were recorded in July and September 2023. Mollusks of the genus *Dreissena* dominated both by abundance (more than 80% of total macrozoobenthos abundance) and biomass (98%). Maximum chlorophyll concentration in July reached 29.4 µg/L, in September, 6.4 µg/L. In autumn, both abundance and biomass of macrozoobenthos increased mainly due to the development of the filter feeders. The number of other trophic groups, as well as sestonophagous mollusks and detritivorous filter feeders *Dreissena bugensis* did not depend on cyanobacteria bloom. In the lower section of the reservoir, characterized by abnormally high cyanobacterial biomass (up to 9.37 mg/L), minimal abundance and biomass of the filter feeders was registered. As cyanobacteria biomass exceeded 4 mg/L, and chlorophyll a concentration, 10.5 mg/L,

no filter feeders were found. Species diversity of benthic communities, calculated using the Shannon index, was generally low during the study period (0–2.08 bits/ind.), with its maximum values occurring in September, when a decrease in cyanobacterial biomass was observed. However, species richness of benthic communities was higher in the summer. Berger-Parker index values were the highest in July and reflected a significant degree of dominance of individual species, primarily mollusks of the genus *Dreissena*.

Keywords: Volga River, benthic communities, chlorophyll *a*, biodiversity, filter feeders, *Dreissena polymorpha*, *Dreissena bugensis*

Funding. The work was carried out within the framework of the State Assignments no. 118042490059-5 (A.N. Severtsov Institute of Problems of Ecology and Evolution; E.M. Kurina), no. 124032500016-4 (I.D. Papanin Institute of Biology of Inland Waters; L.V. Golovatyuk, M.Yu. Gorbunov), no. 124032100076-2 (I.D. Papanin Institute of Biology of Inland Waters; N.G. Tarasova) and no. 1024032600218-3-1.6.20 (Institute of Ecology of the Volga River Basin; L.V. Golovatyuk, M.Yu. Gorbunov).

ORCID:

E.M. Kurina, <https://orcid.org/0000-0001-5484-2949>

L.V. Golovatyuk, <https://orcid.org/0000-0003-4773-5277>

M.Yu. Gorbunov, <https://orcid.org/0000-0003-2718-4877>

N.G. Tarasova, <https://orcid.org/0000-0001-8237-0694>

To cite this article: Kurina, E.M. et al., 2026. Macrozoobenthos of the Saratov Reservoir during cyanobacteria blooms. *Ecosystem Transformation* 9 (2), 155–171. <https://doi.org/10.23859/estr-250307>

Received: 07.03.2025

Accepted: 05.05.2025

Published online: 15.05.2026

Введение

Водохранилища Волжского каскада различаются морфометрическими, гидрологическими и гидрохимическими характеристиками (Волга..., 1978; Rivers..., 2009). Так, Саратовское водохранилище характеризуется значительной проточностью и биотопическим разнообразием, меньшим уровнем загрязнения, трофности и степени заиления грунтов по сравнению с другими Волжскими водохранилищами (Попченко, 2001; Селезнева, 2007), в результате чего в нем формируются специфические условия для развития и функционирования донных сообществ. Однако для всех водоемов каскада в большей или меньшей степени характерно массовое развитие цианобактерий в летний период (Минеева и др., 2020). Это явление приводит к быстрому ухудшению газового и гидрохимического режимов, сопровождающемуся уменьшением концентрации кислорода, накоплением большого количества углекислоты и органического вещества на разных стадиях деструкции; изменению содержания аммиака и сероводорода (Лукьяненко, 1987). Вышеперечисленные факторы оказывают сильное неблагоприятное воздействие на условия обитания гидробионтов и макрозообентоса в частности. Известно также, что цианобактерии способны продуцировать токсичные метаболиты (цианотоксины). С другой стороны, цианобактерии являются важным источником питания для многих групп донных сообществ: поденок, олигохет, двукрылых и др. (Монаков, 1998; Makhutova et al., 2016).

Макрозообентос Саратовского водохранилища изучается с момента образования водоема до настоящего времени (Бородич, 1978; Волга..., 1978; Зинченко и Курина, 2011; Малинина и др., 2007; Нечваленко, 1973; Филинова, 2021 и др.). Однако исследование донных сообществ с акцентом влияния на них цианобактерий ранее не выполнялось.

Цель настоящей работы – установление современного видового состава, численности, биомассы основных таксономических групп макрозообентоса, выявление динамики количественных характеристик и биоразнообразия донных сообществ в зависимости от развития цианобактерий в летне-осенний период 2023 г.

Материалы и методы

Саратовское водохранилище ($S = 1830 \text{ км}^2$) образовано зарегулированием стока р. Волги в районе г. Балаково и расположено между плотинами Куйбышевской и Саратовской ГЭС. Его заполнение осуществлялось в два этапа в 1967–1968 гг. Водоохранилище относится к долинно-руслловому типу (Волга..., 1978). По геоморфологическим и гидрологическим особенностям в водохранилище выделяется три участка (Попченко, 2001):

- верхний (от плотины ГЭС у г. Тольятти до г. Самары) – близкий к речному типу;
- средний, с режимом лотических вод от г. Самары до г. Октябрьска и озерно-речными условиями на участке г. Октябрьск – г. Сызрань;
- нижний участок от г. Сызрани до Балаковской ГЭС, характеризующийся водными массами озерного типа.

Саратовское водохранилище относится к Нижней Волге; на севере граничит с Куйбышевским водохранилищем, на юге – с Волгоградским.

Максимальные глубины водохранилища (30 м) отмечаются в нижней части водоема, в бывшем русле Волги. За пределами этого участка Саратовское водохранилище представляет собой неглубокий, хорошо прогреваемый водоем. Преобладают глубины до 10 м, составляющие 71.9% площади (до 2 м – 21.1%, 2–5 м – 25.5%, 5–10 м – 25.3% площади водохранилища) (Сиденко, 1973). По качеству вода Саратовского водохранилища на всех участках водоема в основном характеризуется как «загрязненная» (3А класса качества) (Обзор..., 2024; Экологический бюллетень..., 2024).

Материалом исследований были пробы макрозообентоса глубоководных и пойменных ($h > 3.0 \text{ м}$) участков Саратовского водохранилища, отобранные в июле и сентябре 2023 г. на 20 станциях (общее число проб $n = 40$). В верхнем участке водохранилища пробы были отобраны на 5 станциях, в среднем – на 6, в нижнем – на 9. Схема станций представлена в работе Т.Д. Зинченко и Е.М. Куриной (2011). Количественные пробы отбирали дночерпателем Экмана-Берджа с площадью захвата дна $1/40 \text{ м}^2$ и $1/25 \text{ м}^2$ в двукратной повторности. Сбор и обработка материала проведена с применением стандартных гидробиологических методов (Баканов, 2000; Методы..., 2024; Руководство..., 1992). Отобранный грунт промывали через сачок-промывалку, затем остатки грунта помещали в кювету, откуда организмы выбирали с помощью пинцетов под бинокулярным микроскопом МБС-9. Фиксировали пробы 70% этанолом. Выбранные из проб организмы определяли по возможности до вида или более крупных таксономических групп по описаниям и ключам в научной литературе (Атлас..., 1968; Определитель..., 1995; 2000; 2001; 2004; Урюпова, 2008; Sorilaş-Ciocianu and Sidorov, 2022 и др.) с использованием микроскопа Bresser Researcher Trino, просчитывали и взвешивали на торсионных весах типа ВТ-200. При количественном учете в состав «мягкого» бентоса включены мелкие моллюски (размером до 1 см) без учета крупных унионид, вивипарид и дрейссенид.

Для определения концентрации хлорофилла *a* пробы воды объемом 0.2–1 л пропускали через стеклянные фильтры ФПСВ (Владисарт) с номинальным порогом удержания 1.2 мкм. Собранный на фильтрах сестон экстрагировали 90% ацетоном в темноте при 4 °С в течение 1 суток. Концентрацию пигментов в ацетоновых экстрактах определяли по формулам (Jeffrey and Humphrey, 1975). Концентрацию хлорофилла *a* оценивали на спектрофотометре Specord M-40 (Karl Zeiss JENA, Германия).

Пробы фитопланктона объемом 0.5 л фильтровали через мембранные фильтры с диаметром пор 0.8 мкм до 10 мл с использованием вакуумного насоса (Методика..., 1975). Материал консервировали 4% раствором формалина. Для оценки численности подсчет клеток водорослей проводили в камере «Учинская-2» объемом 0.01 мл (Гусева, 1959). Биомассу определяли методом геометрического подобия.

На основе классификации, предложенной А.С. Константиновым (1967) и Э.И. Извековой (1975), в Саратовском водохранилище было выделено 7 трофических групп донных беспозвоночных: всеядные собиратели + хвататели, детритофаги-собиратели + фильтраторы, фитодетритофаги-собиратели, хищники-хвататели, детритофаги-собиратели + грунтозаглатыватели, сестонофаги + детритофаги-фильтраторы.

Для оценки полученных данных использовали пакет статистических программ STATISTICA for Windows v. 12.5 (StatSoft Russia).

Результаты

С целью анализа влияния развития цианобактерий на донные сообщества была оценена их биомасса и концентрация хлорофилла *a* в Саратовском водохранилище в летний и осенний периоды (Табл. 1). В июле средняя биомасса цианобактерий составляла 2.29 мг/л при максимальной концентрацией хлорофилла *a* – 29.36 мкг/л. В сентябре средняя биомасса цианобактерий снизилась почти в 6 раз, а максимальная концентрация хлорофилла *a* – в 4.6 раза. В оба месяца значения указанных показателей немонотонно возрастали вниз по течению, достигая максимальных значений в нижнем участке водоема. В июле средняя концентрация хлорофилла *a* в речной части водохранилища соответствовала мезотрофному уровню продуктивности, а в озеровидной – эвтрофному. В сентябре концентрация хлорофилла *a* по всему водохранилищу была в пределах мезотрофного уровня.

Макрозообентос русловой части Саратовского водохранилища по данным экспедиционных исследований в июле и сентябре 2023 г. включал 49 видов и таксонов более высокого систематического ранга. По числу видов преобладали личинки хирономид (16), ракообразные (14) и моллюски (11). Олигохеты до вида не определялись, но были учтены в оценке численности и биомассы донных сообществ. В верхнем участке отмечено 22 вида, в среднем – 30 видов, в нижнем – 23 вида. На отдельных станциях число видов гидробионтов изменялось от 0 до 15 с минимальным разнообразием у г. Самара и в непосредственной близости от плотины Волжской ГЭС. Наиболее часто в пробах встречались понто-каспийские полихеты *Hypania invalida* (Grube, 1860) (частота встречаемости 45–47%), двусторчатые моллюски *Dreissena bugensis* (Andrusov, 1897) (35–60%) и амфиподы *Dikerogammarus haemobaphes* (Eichwald, 1841) (25–53%). Выявлены редкие для Саратовского водохранилища виды понто-каспийских ракообразных: корофииды *Chelicorophium maeoticum* Sowinsky, 1898 и кумовые раки *Shizorhynchus bilamellatus* Sars, 1900. Следует отметить, что не были обнаружены понто-азовские моллюски *Lithoglyphus naticoides* (Preiffer, 1828). Доля чужеродных видов в составе фауны макрозообентоса русла достигала 40%.

Выявлено уменьшение таксономического богатства в сентябре 2023 г. (28 видов макрозообентоса) по сравнению с июлем (35 видов). Так, в сентябре не отмечены пиявки *Helobdella stagnalis* (Linné, 1758), *Piscicola geometra* (Linné, 1761), *Erpobdella octoculata* (Linné, 1758), а также 8 видов личинок семейства Chironomidae. Вместе с тем в сентябре увеличилось число видов высших ракообразных: отмечены *Paramysis lacustris* (Czerniavsky, 1882), *Pterocuma sowinskyi* (G.O. Sars, 1894), *Dikerogammarus villosus* (Sowinsky, 1894) *Pontogammarus robustoides* (G.O. Sars, 1894), *P. maeoticus* (Sowinsky, 1894), *Chaetogammarus warpachowskyi* (G.O. Sars, 1894) и *Chelicorophium maeoticum* (Sowinsky, 1898).

Показатели биомассы общего бентоса в летний и осенний месяцы исследований были сопоставимы (818–688 г/м²), однако биомасса мягкого бентоса, как и численность, возрастала от июля к сентябрю в три раза (Табл. 1). Доля чужеродных видов (включая крупных моллюсков) в общей численности макрозообентоса составляла 90–98%, в общей биомассе – 99.8%, причем только на долю понто-каспийских моллюсков рода *Dreissena* приходилось более 80% численности и 98% биомассы общего бентоса.

На Рис. 1 представлена динамика численности (**A**) и биомассы (**B**) таксономических групп мягкого бентоса в Саратовском водохранилище в летний и осенний период 2023 г. В июле во время массового развития цианобактерий наблюдались низкие количественные показатели биомассы всех групп мягкого бентоса в сообществах с доминированием моллюсков. В сентябре биомасса олигохет, полихет, моллюсков и высших ракообразных увеличилась в 1.5–22 раза, хирономид – практически не изменилась, прочих групп снизилась (Рис. 1**B**), а ракообразные стали доминирующей группой. Численность основных групп в целом повторяет тренды биомассы. Исключение составляют олигохеты, численность которых снизилась в сентябре в 3.6 раза (Рис. 1**A**).

Установлено, что увеличение средней численности и биомассы макрозообентоса в сентябре происходило в основном за счет массового развития трофической группы фильтраторов (Рис. 2, 3). К ним отнесли амфипод детритофагов-собираателей + фильтраторов родов *Dikerogammarus*, *Chelicorophium* и двусторчатых моллюсков сестонофагов + детритофагов-фильтраторов. Среди последних отдельно рассматривали дрейссенид ввиду их высокой численности и биомассы.

Табл. 1. Концентрация хлорофилла *a* и кислорода, биомасса цианобактерий и макрозообентоса в Саратовском водохранилище в июле и сентябре 2023 г. Над чертой указана численность (экз./м²), под чертой – биомасса (г/м²).

Показатель	июль 2023 г.			
	верхний участок	средний участок	нижний участок	в среднем по водоему
Средняя биомасса цианобактерий, мг/л	2.21 ± 0.75	1.26 ± 0.28	3.11 ± 1.05	2.29 ± 0.48
Минимальная и максимальная концентрация хлорофилла <i>a</i> , мкг/л	3.49–10.04	4.40–8.09	3.91–29.36	3.49–29.36
Минимальная и максимальная концентрация O ₂ , мг/л	7.2–8.3	7.3–8.8	8.5–11.5	7.2–11.5
Средние численность и биомасса фильтраторов (без дрейссены)	$\frac{14 \pm 7.5}{2.57 \pm 2.55}$	$\frac{72 \pm 34.0}{0.3 \pm 0.12}$	$\frac{6 \pm 6.3}{0.08 \pm 0.08}$	$\frac{31 \pm 13.6}{0.78 \pm 0.63}$
Средние численность и биомасса мягкого бентоса	$\frac{133 \pm 89.0}{2.93 \pm 2.64}$	$\frac{576 \pm 212.6}{1.03 \pm 0.40}$	$\frac{861 \pm 355.4}{1.69 \pm 0.64}$	$\frac{579 \pm 174.9}{1.77 \pm 0.75}$
Средние численность и биомасса <i>Dreissena bugensis</i>	$\frac{2724 \pm 2063.2}{871.8 \pm 727.04}$	$\frac{1319 \pm 964.8}{611.64 \pm 398.09}$	$\frac{2225 \pm 1217.9}{1062.94 \pm 434.45}$	$\frac{2033 \pm 749.6}{815.0 \pm 272.73}$
Средние численность и биомасса <i>Dreissena polymorpha</i>	$\frac{31 \pm 23.9}{3.16 \pm 2.29}$	0	$\frac{6 \pm 6.7}{2.00 \pm 2.41}$	$\frac{10 \pm 6.6}{1.70 \pm 1.05}$

Табл. 1 (продолжение).

Показатель	сентябрь 2023 г.			в среднем по водоему
	верхний участок	средний участок	нижний участок	
Средняя биомасса цианобактерий, мг/л	0.30 ± 0.19	0.26 ± 0.14	0.54 ± 0.09	0.40 ± 0.08
Минимальная и максимальная концентрация хлорофилла <i>a</i> , мкг/л	0.66–2.49	1.44–3.10	1.91–6.40	0.66–6.40
Минимальная и максимальная концентрация O ₂ , мг/л	7.3–10.7	8.7–13.1	5.8–13.8	5.8–13.8
Средние численность и биомасса фильтраторов (без дрейссены)	$\frac{680 \pm 412.4}{26.97 \pm 22.59}$	$\frac{443 \pm 349.5}{3.78 \pm 2.01}$	$\frac{60 \pm 35.9}{1.19 \pm 0.82}$	$\frac{400 \pm 187.3}{9.84 \pm 6.78}$
Средние численность и биомасса мягкого бентоса	$\frac{1660 \pm 1042.9}{29.66 \pm 22.68}$	$\frac{904 \pm 361.6}{6.64 \pm 2.85}$	$\frac{365 \pm 154.84}{1.66 \pm 1.11}$	$\frac{968 \pm 34.8}{12.24 \pm 6.87}$
Средние численность и биомасса <i>Dreissena bugensis</i>	$\frac{4165 \pm 4084.2}{438.82 \pm 435.05}$	$\frac{989 \pm 640.3}{428.11 \pm 424.32}$	$\frac{770 \pm 479.5}{354.29 \pm 375.75}$	$\frac{1859 \pm 1202.4}{472.1 \pm 228.77}$
Средние численность и биомасса <i>Dreissena polymorpha</i>	$\frac{13380 \pm 12788.4}{528.90 \pm 469.02}$	$\frac{329 \pm 312.2}{117.10 \pm 117.0}$	0	$\frac{4071 \pm 3781.3}{203.8 \pm 145.56}$

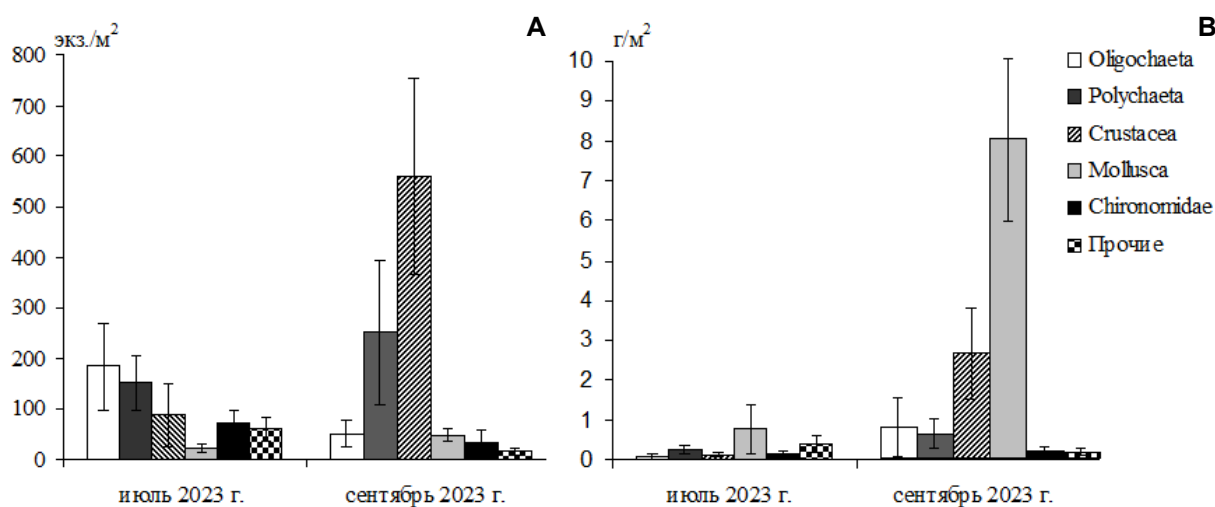


Рис. 1. Динамика численности (А) и биомассы (В) таксономических групп мягкого бентоса в Саратовском водохранилище в июле и сентябре 2023 г. Планки погрешностей отражают ошибку среднего.

Отметим, что численность и биомасса *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771) в сентябре увеличивалась, а *D. bugensis* – снижалась. Среди остальных таксономических групп преобладали детритофаги-собиратели + грунтозаглатыватели (олигохеты и полихеты), фитодетритофаги-собиратели (брюхоногие моллюски), всеядные собиратели + хвататели (большинство ракообразных), хищники-хвататели (пиявки, некоторые виды двукрылых, ручейников, стрекоз и др.).

Как в июле, так и в сентябре фильтраторы имели минимальную численность и биомассу в нижнем участке водоема, характеризующемся аномально высокой биомассой цианобактерий (до 9.37 мг/л) и концентрацией хлорофилла *a* (Табл. 1). Отмечено, что при увеличении биомассы цианобактерий выше 4 мг/л и концентрации хлорофилла *a* выше 10.5 мг/л фильтраторы не встречались. Исключение составляли моллюски *D. bugensis*, зарегистрированные при концентрации хлорофилла *a* выше 13 мг/л. Вместе с тем прямой зависимости биомассы остальных групп макрозообентоса от количественного развития цианобактерий по продольному профилю водохранилища выявлено не было (Табл. 1). Видовое разнообразие бентоценозов, рассчитанное на основе индекса Шеннона, было в целом низким в период исследований (от 0 до 2.08 бит/экз.) (уровень значимости $p = 0.005$), максимальные его значения отмечены в сентябре (Рис. 4).

Показатели видового разнообразия макрозообентоса на основе индекса Бергера-Паркера, напротив, были наиболее высокими в период цветения, достигая на отдельных станциях максимально возможных значений (Рис. 5).

Обсуждение

Саратовское водохранилище существенно отличается от других волжских водохранилищ и по облику и конфигурации зеркала больше напоминает вяло текущую реку, чем водоем с замедленным водообменом. Это обуславливает высокое таксономическое разнообразие макрозообентоса. Так, за 2009–2023 гг. в Саратовском водохранилище отмечено на 40 видов больше, чем в соседнем Куйбышевском водохранилище, и на 25 видов больше, чем в более южном Волгоградском (Курина, 2014; Курина и Селезнев, 2019; Мельникова и Гвоздарева, 2024). В Куйбышевском – типичном равнинном водохранилище – в биомассе мягкого бентоса преобладают личинки хирономид, олигохеты и полихеты (Курина, 2014; Мельникова и Гвоздарева, 2024), в то время как в Саратовском высока доля и разнообразие высших ракообразных и мелких моллюсков. Ввиду близости водоема-донора – Каспийского моря в Саратовское водохранилище проникли чужеродные виды амфипод, мизид и кумовых раков. В 2023 г. здесь было отмечено 14 видов высших ракообразных, за весь период исследований водоема с 2009 г. – 25 видов (Курина и Селезнев, 2019). Большинство из них обитает в прибрежных участках водоема и в зарослях высших водных растений.

Снижение таксономического богатства в сентябре 2023 г. по сравнению с июлем связано в основном с вылетом личинок хирономид во второй половине лета.

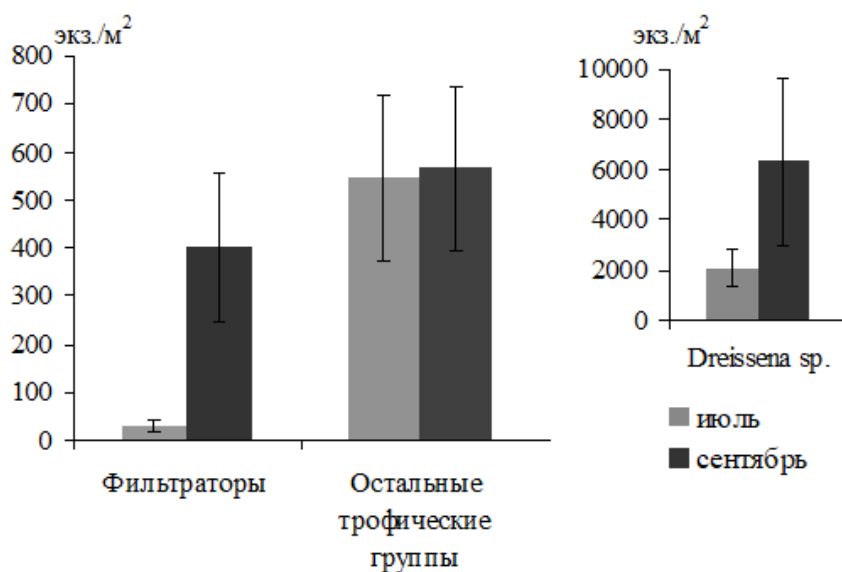


Рис. 2. Динамика численности моллюсков р. *Dreissena*, трофической группы фильтраторы и прочих трофических групп в Саратовском водохранилище в июле и сентябре 2023 г. Планки погрешностей отражают ошибку среднего.

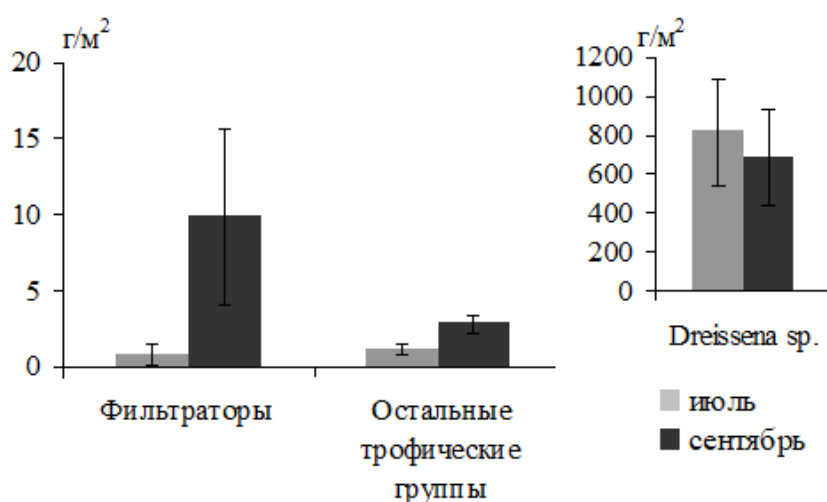


Рис. 3. Динамика биомассы моллюсков р. *Dreissena*, трофической группы фильтраторы и прочих трофических групп в Саратовском водохранилище в июле и сентябре 2023 г. Планки погрешностей отражают ошибку среднего.

Отметим, что в 2023 г. не зарегистрирован понто-азовский моллюск *Lithoglyphus naticoides*, в 2009–2011 гг. составлявший примерно 1/3 биомассы мягкого бентоса на глубоководных участках водоема (Курина, 2014). В 2016 г. при обследовании русловых и пойменных станций водоема моллюск также не был отмечен. Так как *L. naticoides* предпочитает прибрежные участки водохранилища ($h < 3.0$ м), где может становиться доминирующим видом по численности и биомассе (Курина, 2014; Яковлев и др., 2009), дальнейшее обследование мелководной зоны позволит выявить тенденции динамики количественных показателей этого вида в условиях массового развития цианобактерий.

Средняя численность макрозообентоса в Саратовском водохранилище по сравнению с июлем в три раза возросла к сентябрю, когда наблюдалось снижение биомассы цианобактерий и увеличение концентрации растворенного кислорода в придонном слое воды (Табл. 1).

Из литературных источников известно, что увеличение биомассы фитопланктона и микрофитобентоса не воздействует на донные сообщества либо оказывает незначительное положи-

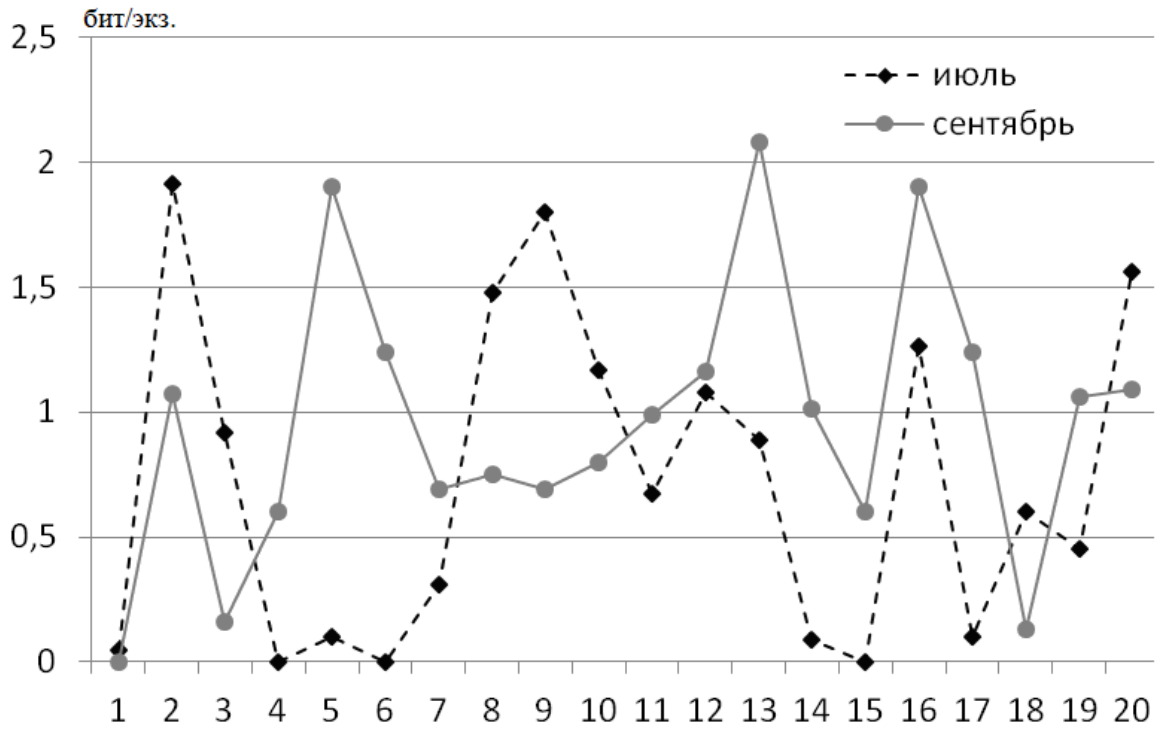


Рис. 4. Показатели видового разнообразия бентоценозов на основе индекса Шеннона (бит/экз.) на русле и пойме Саратовского водохранилища в июле и сентябре 2023 г.

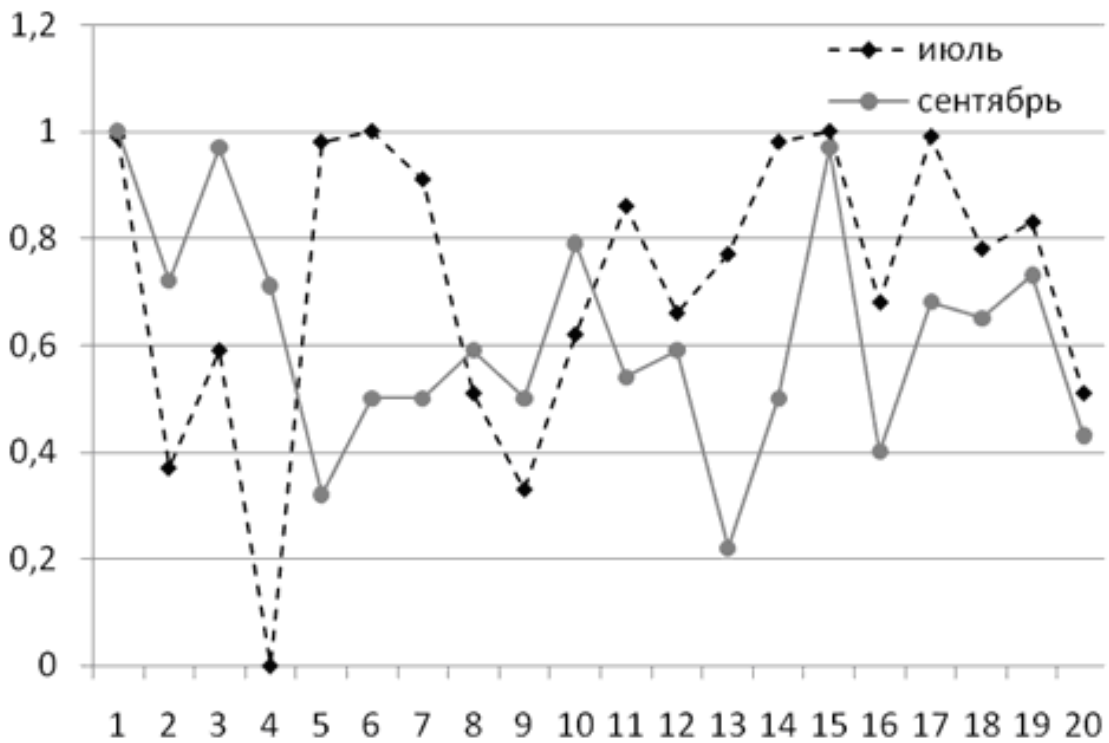


Рис. 5. Показатели индекса видового разнообразия макрозообентоса на основе индекса Бергера-Паркера на русле и пойме Саратовского водохранилища в июле и сентябре 2023 г.

тельное влияние на численность и биомассу макрозообентоса и незначительное отрицательное влияние – на его видовое богатство и разнообразие (Dewenter et al., 2023; Drent, 2010). В наших исследованиях показано, что снижение биомассы цианобактерий в сентябре имеет значительный положительный эффект на численность и биомассу трофической группы фильтраторов (за исключением моллюсков *D. bugensis*), так как, вероятно, крупные колонии цианобактерий при высокой концентрации механически забивают фильтрационный аппарат моллюсков, что может приводить к снижению их роста и выживаемости. При этом влияние снижения биомассы цианобактерий на количественные показатели остальных трофических групп незначительно (Рис. 2), что также согласуется с литературными данными, а их биомасса возрастает в сентябре за счет развития крупных видов олигохет.

Среди фильтраторов особое значение имеют широко распространенные амфиподы родов *Dikerogammarus* и *Chelicorophium*, локально образующие значительные скопления до 14.5 г/м², а также двусторчатые моллюски *Monodacna colorata* (Eichwald, 1829), обитающие на песчаных биотопах малопроточных участков прибрежной зоны и заливов водоема, где их биомасса достигала 115 г/м². Виды этой группы относят к чужеродным видам понто-каспийского и понто-азовского фаунистических комплексов.

Изменение количественных показателей моллюсков рода *Dreissena* в зависимости от развития цианобактерий остается дискуссионным: с одной стороны, крупные колонии цианобактерий могут мешать процессу фильтрации; с другой – интенсивная фильтрационная активность *D. polymorpha* и выделение в толщу воды продуктов жизнедеятельности, в том числе биогенных элементов, способствует изменению состава и биомассы фитопланктона (McEachran et al., 2019; Pillsbury et al., 2002; Vanderploeg et al., 2017 и др.). Так, было показано, что при вселении *D. polymorpha* в водоем наблюдалось снижение обилия цианопрокариот при низких значениях соотношения азота и фосфора и повышение – при более высоких (Сахарова и др., 2021).

Видовое разнообразие бентоценозов, оцененное с использованием индекса Шеннона, незначительно зависит от развития цианобактерий, однако максимальные его значения были характерны для сентября, когда наблюдалось снижение их биомассы. Показатели видового разнообразия макрозообентоса, оцененные по индексу Бергера-Паркера, наоборот, были наиболее высокими в июле, что отражает значительную степень доминирования отдельных видов, преимущественно моллюсков-вселенцев рода *Dreissena*.

Заключение

В период массового развития цианобактерий в июле 2023 г. происходило угнетение макрозообентоса, связанное в значительной степени со снижением численности и биомассы трофической группы фильтраторов, особенно сильно проявившееся в нижнем участке водохранилища, где биомасса цианобактерий и концентрация хлорофилла *a* были экстремально высокими. Среди представителей этой группы особое значение имеют чужеродные амфиподы родов *Dikerogammarus* и *Chelicorophium*, а также двусторчатые моллюски *M. colorata*. Количественные показатели остальных трофических групп, а также моллюсков сестонофагов + детритофагов-фильтраторов *D. bugensis* практически не зависят от развития цианобактерий.

Снижение концентрации хлорофилла *a* отрицательно сказывается на видовом богатстве макрозообентоса в осенний период при значительном снижении биомассы цианобактерий, однако максимальные значения индекса видового разнообразия Шеннона зарегистрированы в сентябре. Это указывает на нелинейность влияния концентрации хлорофилла *a* и биомассы цианобактерий на разнообразии донных сообществ Саратовского водохранилища.

Список литературы

- Атлас беспозвоночных Каспийского моря, 1968. Бирштейн, Я.А. и др. (ред.). Пищевая промышленность, Москва, СССР, 416 с.
- Баканов, А.И., 2000. Использование зообентоса для мониторинга пресноводных водоемов. *Биология внутренних вод* 1, 68–83.
- Бородич, Н.Д., 1978. Каспийские Peracarida (Crustacea) в Саратовском водохранилище. *Зоологический журнал* 57 (5), 783–785.

- Волга и ее жизнь, 1978. Буторин, Н.В., Мордухай-Болтовской, Ф.Д. (ред.). Наука, Ленинград, СССР, 348 с.
- Гусева, К.А., 1959. К методике учета фитопланктона. *Труды Института биологии водохранилищ АН СССР* 2, 44–51.
- Зинченко, Т.Д., Курина, Е.М., 2011. Распределение инвазивных видов открытых мелководий Саратовского водохранилища. *Российский журнал биологических инвазий* 2, 74–85.
- Извекова, Э.И., 1975. Питание и пищевые связи личинок массовых видов хирономид Учинского водохранилища. *Автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата биологических наук*. Москва, СССР, 24 с.
- Константинов, А.С., 1967. Общая гидробиология. Высшая школа, Москва, СССР, 431 с.
- Курина, Е.М., 2014. Чужеродные виды донных сообществ Куйбышевского и Саратовского водохранилищ: состав, распространение и биология массовых видов. *Автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата биологических наук*. Тольятти, Россия, 24 с.
- Курина, Е.М., Селезнев, Д.Г., 2019. Анализ закономерностей организации комплексов видов макрозообентоса понто-каспийского и понто-азовского происхождения в водохранилищах Средней и Нижней Волги. *Экология* 1, 62–71. <http://www.doi.org/10.1134/S0367059719010050>
- Лукьяненко, В.И., 1987. Экологические аспекты ихтиотоксикологии. Агропромиздат, Москва, СССР, 237 с.
- Малинина, Ю.А., Далечина, И.Н., Джаяни, Е.А., Донецкая, В.В., Зотова, Е.А., и др., 2007. Характеристика гидробиоценозов пойменных мелководий Саратовского водохранилища (на примере Безенчукской поймы). *Материалы международной научно-практической конференции «Состояние, охрана, воспроизводство и устойчивое использование биологических ресурсов внутренних водоемов»*. Волгоград, Россия, 187–189.
- Мельникова, А.В., Гвоздарева, М.А., 2024. Качество вод Куйбышевского водохранилища по гидробиологическим показателям. *Материалы XIII международной научно-практической конференции «Экологические проблемы природных и урбанизированных территорий»*. Астрахань, Россия, 218–222.
- Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов, 1975. Мордухай-Болтовской, Ф.Д. (ред.). Наука, Москва, СССР, 239 с.
- Методы гидробиологических исследований внутренних вод, 2024. Крылов, А.В. (ред.). Филигрань, Ярославль, Россия, 592 с.
- Минеева, Н.М., Семадени, И.В., Макарова, О.С., 2020. Содержание хлорофилла и современное трофическое состояние водохранилищ р. Волги (2017–2018 гг.). *Биология внутренних вод* 2, 205–208. <http://www.doi.org/10.31857/S0320965220020102>
- Монаков, А.В., 1998. Питание пресноводных беспозвоночных. Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва, Россия, 320 с.
- Нечваленко, С.П., 1973. Донная фауна в первые четыре года после заполнения водохранилища. В: Яковлев, А.Н. и др. (ред.), *Саратовское водохранилище*. Приволжское книжное издательство, Саратов, СССР, 94–103.

- Обзор состояния и загрязнения окружающей среды на территории деятельности Саратовского ЦГМС – филиала ФГБУ «Приволжское УГМС» за 2023 г., 2024. Саратовский центр по гидрометеорологии и мониторингу окружающей среды, Саратов, Россия, 82 с.
- Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т. 2. Ракообразные, 1995. Цалолихин, С.Я. (ред.). Наука, Санкт-Петербург, Россия, 628 с.
- Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т. 4. Двукрылые насекомые, 2000. Цалолихин, С.Я. (ред.). Наука, Санкт-Петербург, Россия, 998 с.
- Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т. 5. Высшие насекомые, 2001. Цалолихин, С.Я. (ред.). Наука, Санкт-Петербург, Россия, 836 с.
- Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т. 6. Моллюски, Полихеты, Немертины, 2004. Цалолихин, С.Я. (ред.). Наука, Санкт-Петербург, Россия, 526 с.
- Попченко, И.И., 2001. Видовой состав и динамика фитопланктона Саратовского водохранилища. Издательство Самарского научного центра РАН, Тольятти, Россия, 148 с.
- Руководство по гидробиологическому мониторингу пресноводных экосистем, 1992. Гидрометеиздат, Санкт-Петербург, Россия, 318 с.
- Сахарова, Е.Г., Фенева, И.Ю., Горелышева, З.И., Карпович, М., Горняк, А., 2021. Влияние моллюска *Dreissena polymorpha* на структуру и обилие фитопланктона в эвтрофных условиях. *Вопросы современной альгологии* 2 (26), 63–68. [http://www.doi.org/10.33624/2311-0147-2021-2\(26\)-63-68](http://www.doi.org/10.33624/2311-0147-2021-2(26)-63-68)
- Селезнева, А.В., 2007. От мониторинга к нормированию антропогенной нагрузки на водные объекты. Издательство СамНЦ РАН, Самара, Россия, 105 с.
- Сиденко, В.И., 1973. Некоторые сведения о гидрологических и гидрохимических условиях Саратовского водохранилища в годы его становления. *Труды Саратовского отделения ГосНИОРХ* 12, 23–39.
- Урюпова, Е.Ф., 2008. Морфологический, филогенетический и экологический обзор Понто-Каспийских корофиид (Corophiinae, Corophiidae, Amphipoda). *Диссертация на соискание ученой степени кандидата биологических наук*. Москва, Россия, 191 с.
- Филинова, Е.И., 2021. Вселенцы в макрозообентосе Саратовского водохранилища. *Тезисы докладов международной научной конференции «Изучение водных и наземных экосистем: история и современность»*. Севастополь, Россия, 193–194.
- Экологический бюллетень. Самарская область, 2023 г., 2024. Приволжское управление по гидрометеорологии и мониторингу окружающей среды, Самара, Россия, 52 с.
- Яковлев, В.А., Ахметзянова, Н.Ш., Яковлева, А.В., 2009. Встречаемость, распределение и размерно-весовые характеристики *Lithoglyphus naticoides* (Gastropoda: Hydrobiidae) в верхней части Куйбышевского водохранилища. *Российский журнал биологических инвазий* 2 (1), 50–65.
- Copilaș-Ciocianu, D., Sidorov, D. 2022. Taxonomic, ecological and morphological diversity of Ponto-Caspian gammaroidean amphipods: a review. *Organisms Diversity and Evolution* 22 (2), 285–315. <https://doi.org/10.1007/s13127-021-00536-6>
- Dewenter, J., Yong, J., Schupp, P. J., Löhmus, K., Kröncke, I., et al., 2023. Abundance, biomass and species richness of macrozoobenthos along an intertidal elevation gradient. *Ecology and Evolution* 13 (2), 1222–1234. <http://www.doi.org/10.1002/ece3.10815>

- Drent, J., 2010. Winter temperature is more important than summer chlorophyll concentrations for macrozoobenthos dynamics in the southern Wadden Sea. *Wadden Sea Ecosystem* **26**, 97–103.
- Jeffrey, S.W., Humfrey, G.F., 1975. New spectrophotometric equations for determining chlorophylls a, b, c in higher plants algae and natural phytoplankton. *Biochemie und Physiologie der Pflanzen* **167** (2), 161–194. <http://www.doi.org/10.1016/S0015-3796%2817%2930778-3>
- Makhutova, O.N., Shulepina, S.P., Sharapova, T.A., Dubovskaya, O.P., Sushchik, N.N. et al., 2016. Content of polyunsaturated fatty acids essential for fish nutrition in zoobenthos species. *Freshwater Science* **35** (4), 1222–1234. <http://www.doi.org/10.1086/688760>.
- McEachran, M.C., Trapp, R.S., Zimmer, K.D., Herwig, B., Hegedus, C. E., Herzog, C.E., Staples, D.F., 2019. Stable isotopes indicate that zebra mussels (*Dreissena polymorpha*) increase dependence of lake food webs on littoral energy sources. *Freshwater Biology* **64**, 183–196. <http://www.doi.org/10.1111/fwb.13206>
- Pillsbury, R.W., Lowe, R.L., Pan, Y.D., Greenwood, J.L., 2002. Changes in the benthic algal community and nutrient limitation in Saginaw Bay, Lake Huron, during the invasion of the zebra mussel (*Dreissena polymorpha*). *Journal of the North American Benthological Society* **21** (2), 238–252. <http://www.doi.org/10.2307/1468412>
- Rivers of Europe, 2009. Elsevier, Amsterdam, Holland, 942 p.
- Vanderploeg, H.A., Sarnele, O., Liebig, J.R., Morehead, N.R., Robinson, S.D., Johengen, T.H., Horst, G.P., 2017. Seston quality drives feeding, stoichiometry and excretion of zebra mussels. *Freshwater Biology* **62**, 664–680. <http://www.doi.org/10.1111/fwb.12892>

References

- Atlas bespozvonochnykh Kaspiyskogo moray [Atlas of Invertebrates of the Caspian Sea], 1968. Birstein, Ya.A. et al. (eds.). Pishchevaya promyshlennost', Moscow, USSR, 416 p. (In Russian).
- Bakanov, A.I., 2000. Ispolzovaniye zoobentosa dlya monitoringa presnovodnykh vodoyemov [Use of zoobenthos for monitoring of freshwater reservoirs]. *Biologiya vnutrennikh vod [Inland Water Biology]* **1**, 68–83. (In Russian).
- Borodich, N.D., 1978. Kaspiyskiye Peracarida (Crustacea) v Saratovskom vodokhranilishche [Caspian Peracaridae (Crustacea) in the Saratov Reservoir]. *Zoologicheskii zhurnal [Zoological Journal]* **57** (5), 783–785. (In Russian).
- Copilaş-Ciocianu, D., Sidorov, D. 2022. Taxonomic, ecological and morphological diversity of Ponto-Caspian gammaroidean amphipods: a review. *Organisms Diversity and Evolution* **22** (2), 285–315. <https://doi.org/10.1007/s13127-021-00536-6>
- Dewenter, J., Yong, J., Schupp, P. J., Löhmus, K., Kröncke, I., et al., 2023. Abundance, biomass and species richness of macrozoobenthos along an intertidal elevation gradient. *Ecology and Evolution* **13** (2), 1222–1234. <http://www.doi.org/10.1002/ece3.10815>
- Drent, J., 2010. Winter temperature is more important than summer chlorophyll concentrations for macrozoobenthos dynamics in the southern Wadden Sea. *Wadden Sea Ecosystem* **26**, 97–103.
- Ekologicheskiy byulleten'. Samarskaya oblast', 2023 g. [Ecological Bulletin. Samara Region, 2023], 2024. Volga Region Administration for Hydrometeorology and Environmental Monitoring, Samara, Russia, 52 p. (In Russian).

- Filinova, E.I., 2021. Vselentsy v makrozoobentose Saratovskogo vodokhranilishcha [Invasive species in the macrozoobenthos of the Saratov Reservoir]. *Tezisy dokladov mezhdunarodnoy nauchnoy konferentsii «Izucheniye vodnykh i nazemnykh ekosistem: istoriya i sovremennost'»* [Abstracts of reports of the international scientific conference "Study of Aquatic and Terrestrial Ecosystems: History and Modernity"]. Sevastopol, Russia, 193–194. (In Russian).
- Guseva, K.A., 1959. K metodike ucheta fitoplanktona [To the methodology of phytoplankton accounting]. *Trudy Instituta biologii vodokhranilishch AN SSSR* [Proceedings of the Institute of Biology of the USSR Academy of Sciences] **2**, 44–51. (In Russian).
- Izvekova, E.I., 1975. Pitaniye i pishchevyye svyazi lichinok massovykh vidov khironomid Uchinskogo vodokhranilishcha [Nutrition and food relationships of larvae of common chironomid species of the Uchinsky Reservoir]. *PhD in Biology thesis abstract*. Moscow, USSR, 24 p. (In Russian).
- Jeffrey, S.W., Humfrey, G.F., 1975. New spectrophotometric equations for determining chlorophylls a, b, c in higher plants algae and natural phytoplankton. *Biochemie und Physiologie der Pflanzen* **167** (2), 161–194. <http://www.doi.org/10.1016/S0015-3796%2817%2930778-3>
- Konstantinov, A.S., 1967. Obshchaya gidrobiologiya [General hydrobiology]. Vyshaya shkola, Moscow, USSR, 431 p. (In Russian).
- Kurina, E.M., 2014. Chuzherodnyye vidy donnykh soobshchestv Kuybyshevskogo i Saratovskogo vodokhranilishch: sostav, rasprostraneniye i biologiya massovykh vidov [Alien species of bottom communities of the Kuibyshev and Saratov Reservoirs: composition, distribution and biology of common species]. *PhD in Biology thesis abstract*. Tolyatti, Russia, 24 p. (In Russian).
- Kurina, E.M., Seleznev, D.G., 2019. Analysis of the patterns of organization of species complexes of Ponto-Caspian and Ponto-Azovian macrozoobenthos in the Middle and Lower Volga reservoirs. *Russian Journal of Ecology* **50** (1), 65–74. <http://www.doi.org/0.1134/S1067413619010053>
- Lukyanenko, V.I., 1987. Ekologicheskiye aspekty ikhtiotoksikologi [Ecological aspects of ichthyotoxicology]. Agropromizdat, Moscow, USSR, 237 p. (In Russian).
- Makhutova, O.N., Shulepina, S.P., Sharapova, T.A., Dubovskaya, O.P., Sushchik, N.N. et al., 2016. Content of polyunsaturated fatty acids essential for fish nutrition in zoobenthos species. *Freshwater Science* **35** (4). 1222–1234. <http://www.doi.org/10.1086/688760>.
- Malinina, Y.A., Dalechina, I.N., Jayani, E.A., Donetskaya, V.V., Zotova, E.A. et al., 2007. Kharakteristika gidrobiotsenozov poymennykh melkovodiy Saratovskogo vodokhranilishcha (na primere Bezenchukskoy poymy) [Characterization of hydrobiocenoses of floodplain shallows of the Saratov Reservoir (on the example of Bezenchuk floodplain)]. *Materialy mezhdunarodnoy nauchno-prakticheskoy konferentsii «Sostoyaniye, okhrana, vosproizvodstvo i ustoychivoye ispolzovaniye biologicheskikh resursov vnutrennikh vodoyemov»* [Proceedings of the international scientific-practical conference "Condition, Protection, Reproduction and Sustainable Use of Biological Resources of Inland Water Bodies"]. Volgograd, Russia, 187–189. (In Russian).
- McEachran, M.C., Trapp, R.S., Zimmer, K.D., Herwig, B., Hegedus, C. E., Herzog, C.E., Staples, D.F., 2019. Stable isotopes indicate that zebra mussels (*Dreissena polymorpha*) increase dependence of lake food webs on littoral energy sources. *Freshwater Biology* **64**, 183–196. <http://www.doi.org/10.1111/fwb.13206>
- Melnikova, A.V, Gvozdareva, M.A., 2024. Kachestvo vod Kuybyshevskogo vodokhranilishcha po gidrobiologicheskim pokazatelyam [Water quality of the Kuibyshev Reservoir by hydrobiological indicators]. *Materialy XIII mezhdunarodnoy nauchno-prakticheskoy konferentsii «Ekologicheskiye*

problemy prirodnykh i urbanizirovannykh territoriy» [Proceedings of the XIII international scientific and practical conference “Ecological Problems of Natural and Urbanized Territories”]. Astrakhan, Russia, 218–222. (In Russian).

Metody izucheniya biogeotsenozov vnutrennikh vodoyemov [Methods of studying biogeocenoses of inland water bodies], 1975. Mordukhai-Boltovskoi, F.D. (ed.). Nauka, Moscow, USSR, 239 p. (In Russian).

Metody gidrobiologicheskikh issledovaniy vnutrennikh vod [Methods of hydrobiological studies of inland waters], 2024. Krylov, A.V. (ed.). Filigran', Yaroslavl, Russia, 592 p. (In Russian).

Mineeva, N.M., Semadeny, I.V., Makarova, O.S., 2020. Chlorophyll content and the modern trophic state of the Volga River Reservoirs (2017–2018). *Inland Water Biology* **13**, 327–330. <http://www.doi.org/10.1134/S199508292002008X>

Monakov, A.V., 1998. Pitaniye presnovodnykh bespozvonochnykh [Nutrition of freshwater invertebrates]. A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution of the Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia, 320 p. (In Russian).

Nechvalenko, S.P., 1973. Donnaya fauna v pervyye chetyre goda posle zapolneniya vodokhranilishcha [Bottom fauna in the first four years after filling the reservoir]. In: Yakovlev, A.N. et al. (eds.), *Saratovskoye vodokhranilishche [Saratov Reservoir]*. Privolzhskoe book publishing house, Saratov, USSR, 94–103. (In Russian).

Obzor sostoyaniya i zagryazneniya okruzhayushchey sredy na territorii deyatel'nosti Saratovskogo TSGMS – filiala FGBU «Privolzhskoye UGMS» za 2023 g. [Review of the state and pollution of the environment in the territory of the Saratov Center for Hydrometeorology and Environmental Monitoring – branch of the Federal State Budgetary Institution “Privolzhskoe UGMS” for 2023], 2024. Saratov Center for Hydrometeorology and Environmental Monitoring, Saratov, Russia, 82 p. (In Russian).

Opredelitel' presnovodnykh bespozvonochnykh Rossii i sopredel'nykh territoriy. T. 2. Rakoobraznyye [A guide to freshwater invertebrates of Russia and adjacent territories. Vol. 2. Crustaceans], 1995. Tsalolikhin, S.Ya. (ed.). Nauka, St. Petersburg, Russia, 628 p. (In Russian).

Opredelitel' presnovodnykh bespozvonochnykh Rossii i sopredel'nykh territoriy. T. 4. Dvukrylyye nasekomye [A guide to freshwater invertebrates of Russia and adjacent territories. Vol. 4. Diptera], 2000. Tsalolikhin, S.Ya. (ed.). Nauka, St. Petersburg, Russia, 998 p. (In Russian).

Opredelitel' presnovodnykh bespozvonochnykh Rossii i sopredel'nykh territoriy. T. 5. Vysshiye nasekomye [A guide to freshwater invertebrates of Russia and adjacent territories. Vol. 5. Higher Insects], 2001. Tsalolikhin, S.Ya. (ed.). Nauka, St. Petersburg, Russia, 825 p. (In Russian).

Opredelitel' presnovodnykh bespozvonochnykh Rossii i sopredel'nykh territoriy. T. 6. Mollyuski, Polikhety, Nemertiny [A guide to freshwater invertebrates of Russia and adjacent territories. Vol. 6. Mollusks, Polychaetes, Nemerteans], 2004. Tsalolikhin, S.Ya. (ed.). Nauka, St. Petersburg, Russia, 526 p. (In Russian).

Pillsbury, R.W., Lowe, R.L., Pan, Y.D., Greenwood, J.L., 2002. Changes in the benthic algal community and nutrient limitation in Saginaw Bay, Lake Huron, during the invasion of the zebra mussel (*Dreissena polymorpha*). *Journal of the North American Benthological Society* **21** (2), 238–252. <http://www.doi.org/252.10.2307/1468412>

Popchenko, I.I., 2001. Vidovoy sostav i dinamika fitoplanktona Saratovskogo vodokhranilishcha [Species composition and dynamics of the Saratov Reservoir]. Publishing House of the Samara Scientific Center of the Russian Academy of Sciences, Tolyatti, Russia, 148 p. (In Russian).

Rivers of Europe, 2009. Elsevier, Amsterdam, Holland, 942 p.

Rukovodstvo po gidrobiologicheskomu monitoringu presnovodnykh ekosistem [Guidelines for hydrobiological monitoring of freshwater ecosystems], 1992. Abakumov, V.A. (ed.). Gidrometeoizdat, Saint Petersburg, Russia, 318 p. (In Russian).

Sakharova, E.G., Feneva, I.Yu., Gorelysheva, Z.I., Karpovich, M., Gorniak, A., 2021. Vliyaniye mollyuska *Dreissena polymorpha* na strukturu i obilye fitoplanktona v evtrofnykh usloviyakh [Influence of the mollusk *Dreissena polymorpha* on the structure and abundance of phytoplankton in eutrophic conditions]. *Voprosy sovremennoy al'gologii [Questions of Modern Algology]* 2 (26), 63–68. (In Russian). [http://www.doi.org/10.33624/2311-0147-2021-2\(26\)-63-68](http://www.doi.org/10.33624/2311-0147-2021-2(26)-63-68)

Selezneva, A.V., 2007. Ot monitoringa k normirovaniyu antropogennoy nagruzki na vodnyye ob'yekty [From monitoring to standardization of anthropogenic load on water bodies]. Publishing house of the Samara scientific Center RAS, Samara, Russia, 105 p. (In Russian).

Sidenko, V.I., 1973. Nekotoryye svedeniya o gidrologicheskikh i gidrokhimicheskikh usloviyakh Saratovskogo vodokhranilishcha v gody yego stanovleniya [Some information on the hydrological and hydrochemical conditions of the Saratov Reservoir during the years of its formation]. *Trudy Saratovskogo otdeleniya GosNIORKH [Proceedings of the Saratov Department of the State Research Institute of Lake and River Fisheries]* 12, 23–39. (In Russian).

Uryupova, E.F., 2008. Morfologicheskii, filogeneticheskii i ekologicheskii obzor Ponto-Kaspiyskikh korofiid (Corophiinae, Corophiidae, Amphipoda) [Morphological, phylogenetic and ecological review of Ponto-Caspian corophiids (Corophiinae, Corophiidae, Amphipoda)]. *PhD in Biology thesis*. Moscow, Russia, 191 p. (In Russian).

Vanderploeg, H.A., Sarnele, O., Liebig, J.R., Morehead, N.R., Robinson, S.D., Johengen, T.H., Horst, G.P., 2017. Seston quality drives feeding, stoichiometry and excretion of zebra mussels. *Freshwater Biology* 62, 664–680. <http://www.doi.org/10.1111/fwb.12892>

Volga i ee zhizn' [River Volga and Its Life], 1979. Butorin, N.V., Mordukhai-Boltovskoi, F.D. (eds.). Nauka, Leningrad, USSR, 348 p. (In Russian).

Yakovlev, V.A., Akhmetzyanova, N.S., Yakovleva, A.V., 2009. Vstrechayemost', raspredeleniye i razmerno-vesovyye kharakteristiki *Lithoglyphus naticoides* (Gastropoda: Hydrobiidae) v verkhney chasti Kuybyshevskogo vodokhranilishcha [Occurrence, distribution and size-weight characteristics of *Lithoglyphus naticoides* (Gastropoda: Hydrobiidae) in the upper part of the Kuibyshev Reservoir]. *Rossiyskiy zhurnal biologicheskikh invaziy [Russian Journal of Biological Invasions]* 2 (1), 50–65. (In Russian).

Zinchenko, T.D., Kurina, E.M., 2011. Distributional patterns of alien species in the open shallow areas of the Saratov Reservoir. *Russian Journal of Biological Invasions* 2 (2–3), 183–190. <http://www.doi.org/10.1134/S2075111711030209>