

ВЛИЯНИЕ *DREISSENA POLYMORPHA* И *DREISSENA BUGENSIS* НА СТРУКТУРУ ЗООБЕНТОСА ВЕРХНИХ ПЛЕСОВ КУЙБЫШЕВСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

© 2011 Яковлева А.В., Яковлев В.А.

Казанский (Приволжский) федеральный университет,
ул. Кремлевская, 18, 420008, Казань, Россия; d.bugensis@mail.ru

Поступила в редакцию 02.09.2010

Дрейссениды (*Dreissena polymorpha* и *Dreissena bugensis*) – наиболее массовые виды в сообществах донных макробеспозвоночных в Куйбышевском водохранилище. Основываясь на результатах исследования (1998–2008 гг.) зообентоса верхних плесов водохранилища, дается сравнительный анализ состава и количественных показателей бентосных сообществ в зависимости от вклада двух видов дрейссенид в общую биомассу зообентоса. Показано, что суммарное число таксонов беспозвоночных уменьшается по мере роста вклада дрейссенид в количественные показатели сообществ, особенно в консорциях *D. bugensis*. Однако максимальные величины среднего числа видов на одну пробу, индекса разнообразия Шеннона выявлены в совместных поселениях обоих видов дрейссенид. Указаны беспозвоночные, приуроченные к их консорциям. По сравнению с *D. bugensis* консорции *D. polymorpha* более благоприятны для других беспозвоночных.

Ключевые слова: дрейссениды, зообентос, консорции, структура, Куйбышевское водохранилище.

Из пяти чужеродных видов моллюсков, встречающихся в верхних плесах Куйбышевского водохранилища, лишь три стали массовыми ((*Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771) и *Dreissena bugensis* (Andrussov, 1847) и брюхоногий моллюск *Lithoglyphus naticoides* (C. Pfeiffer, 1828)) [Яковлева, 2010; Яковлева, Яковлев, 2010]. Моллюск *D. polymorpha* встречался ранее в большом количестве в Волге и Каме [Державин, 1910; Бенинг, 1924; Курбангалиева, 1938; и др.]. Вторым видом впервые был обнаружен в низовье Куйбышевского водохранилища в 1992 г. [Антонов, 1993]. Он тогда существенно уступал по распространению и количеству *D. polymorpha*, составляя лишь 5–15% его численности. В 2001 г. в Волжском плесе были обнаружены массовые совместные поселения *D. bugensis* и *D.*

polymorpha [Калайда, 2003]. Численности двух видов тогда были почти сопоставимы *D. polymorpha* [Степанова и др., 2004]. Однако, начиная с середины прошлого десятилетия, численность и биомасса *D. polymorpha* стали устойчиво убывать. Напротив, показатели *D. bugensis* возросли [Яковлева, 2010].

После вселения в водоемы дрейссениды в благоприятных условиях обычно становятся доминирующими компонентами донных сообществ [Львова, 1977; Каратаев, 1983; Ляшенко, Харченко, 1988; Дрейссена ..., 1994; Протасов, 1994; и др.]. Они образуют друзы толщиной до 15 см [Харченко, Протасов, 1981; Дрейссена ..., 1994; и др.]. Будучи мощными собирателями-фильтраторами [Львова и др., 1980; Дрейссена ..., 1994; Burlakova et al., 2005; и др.], дрейссениды осаждают

огромное количество органического вещества из толщи воды, и выделяемые ими аглотинаты и фекалии становятся источниками пищи для бентосных и других организмов [Greenwood et al., 2001; Щербина, 2008а, 2008б, 2009; и др.], избирательно заселяющих друзы, которые также представляют собой убежище от хищников [Протасов, 1994; Щербина, 2009; и др.].

Цель работы – выявить зависимости состава и количественных показателей донных беспозвоночных от вида и количественных показателей популяций дрейссенид в зообентосе верховий Куйбышевского водохранилища.

Материал и методы

Материалом для настоящего сообщения послужили пробы зообентоса, собранные в 1998–2008 гг. в верхней части Куйбышевского водохранилища в пределах Республики Татарстан (Волжский, Камский, Волго-Камский и Тетюшенский плесы). Всего было отобрано 205 количественных проб зообентоса с использованием дночерпателей, а также 124 качественные пробы, собранные на прибрежных мелководьях с помощью ручного сачка или ручного сбора. Приводится сырая масса беспозвоночных. В большинстве случаев таксономический анализ выполняли до видового уровня или группы видов (хирономиды), до рода или семейства (ряд семейств двукрылых и круглые черви).

Применительно к сообществам водных беспозвоночных, А.А. Протасов [2006, 2008] сообщества, в которых доминирование моллюска *D. polymorpha* составляет 50% и более, рассматривает как «сообщества дрейссены», а Г.Х. Щербина [2008б, 2009], не уточняя количественные показатели дрейссенид, – «биоценозы дрейссенид». Специфические сообщества макрозообентоса, где доля одного или другого вида моллюска или совместно превышает 50% суммарной биомассы, мы сочли целесообразным

выделить как «консорции». Следует отметить, что консорции рассматриваются как совокупность видов, связанных пищевыми и прочими связями с видом-доминантом или эдификатором [Беклемишев, 1951; Раменский, 1952; Мазинг и др., 1966; по Федоров, Гильманов, 1980]. При меньшем количестве дрейссенид или в их отсутствие в пробах в работе используются термины «сообщество» или «зообентос».

Средние значения выбранных биологических показателей приведены с их стандартными ошибками. Для оценки достоверности различий между ними использовали пакет дисперсионного анализа ANOVA (Tukey's HSD тест). Перед этим данные преобразовывали, применяя функцию $\text{Log}_{10}(x+1)$. Использовали корреляционный анализ Спирмена.

Результаты исследования

Особенности распределения и количественных показателей популяций двух видов дрейссенид. Максимальная численность *D. polymorpha* обычно наблюдается на заиленных песках, пустых раковинах крупных моллюсков и плотных илах. Моллюск *D. bugensis* многочислен на заиленных песках, каменистых грунтах и илах. Численность и биомасса обоих видов, особенно *D. bugensis*, резко возрастают в глубинной зоне > 15 м [Яковлева, 2010]. Оба вида дрейссенид встречаются в пробах как вместе, так и раздельно. Их совместное обитание отмечено для 26.3% дночерпательных проб. Моллюск *D. polymorpha* встречается в пробах чаще, чем второй вид (54.1 и 31.7% соответственно). Общий вклад обоих видов в суммарную численность зообентоса рассматриваемой части водохранилища составляет в среднем 51.1%, в биомассу – 67.0%. Максимальный вклад *D. polymorpha* в пробах достигает 85.0% суммарной численности и 99.9% суммарной биомассы донных сообществ, второго вида – 84.9 и 99.3%.

Однако *D. polymorpha* существенно уступает второму виду по обилию (средняя численность и биомасса *D. polymorpha* равны 341 ± 68 экз/м² и 160.3 ± 56.2 г/м², *D. bugensis* – 980 ± 277 экз/м² и 320.7 ± 97.2 г/м² соответственно). Максимальная численность *D. polymorpha* (11920 экз/м²) отмечена в Свяжском заливе (сентябрь 2006 г.), а биомасса (8242.0 г/м²) – в Камском плесе (сентябрь 2000 г.). Эти же величины для *D. bugensis* составляли 37800 экз/м² (июль 2007 г., около 40 км выше Казани) и 9790.5 г/м² (октябрь 2000 г., район н.п. Камское Устье) соответственно.

Выявлен положительный коэффициент корреляции ($p < 0.008$) между численностью и биомассой двух видов дрейссенид. Однако обнаружилось некоторые различия в соотношениях между величинами их показателей. Так, численность и биомасса *D. polymorpha* закономерно увеличиваются по мере возрастания этих показателей у *D. bugensis*. Максимальная биомасса *D. bugensis* наблюдается в сообществах, в которых она у *D. polymorpha* находится в пределах 0–10%; минимальные величины выявлены при значениях >50% или в отсутствие другого вида (рис. 1).

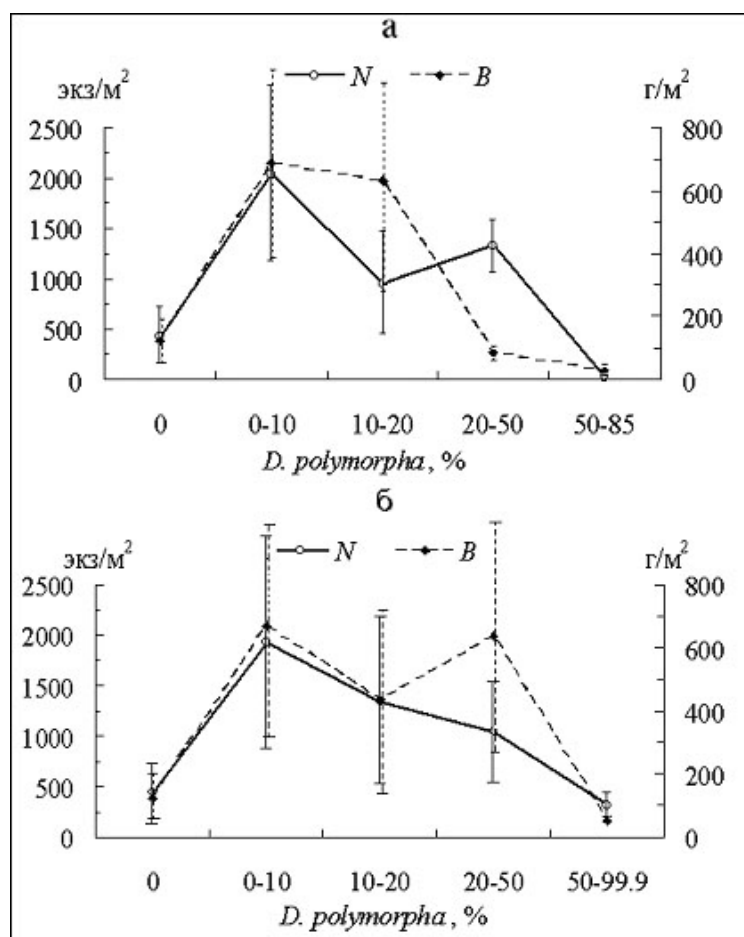


Рис. 1. Зависимость численности и биомассы *D. bugensis* при различном вкладе *D. polymorpha* в общую численность (а) и биомассу (б) зообентоса верхних плесов Куйбышевского водохранилища (вертикальные линии – стандартные ошибки средней арифметической; сплошные линии – численности, пунктирная – биомассы).

Состав и количественные показатели консорциев дрейссенид. В консорциях дрейссенид обнаружены как аборигенные, так и инвазионные виды (*Hypnia invalida*, *Caspiobdella fadejewi*,

Monodacna colorata, *Lithoglyphus naticoides*, *Pseudocuma cercarioides*, *Cheliocorophium curvispinum*, *Ch. sowinskyi*, *Dikerogammarus haemobaphes*, *Pontogammarus abbreviatus*, *P. crassus*,

P. obessus, *P. sarsi*, *Stenogammarus dzjubani*). Причем, в консорциях обоих видов дрейссенид выявлено 13 инвазионных видов, в таковых *D. bugensis* и *D. polymorpha* 10 и 9 видов соответственно. Однако с учетом и аборигенных видов максимальное число таксонов отмечены для сообществ, где дрейссениды отсутствуют (табл. 1). Минимальное суммарное количество

таксонов наблюдается в консорциях дрейссенид, особенно *D. bugensis*. Если в них совместно встречаются оба вида, разнообразие повышается. В то же время средние значения числа таксонов в пробе, индекса разнообразия Шеннона, биомассы и средней массы тела беспозвоночных выше в сообществах, где присутствуют дрейссениды (табл. 2).

Таблица 1. Количество таксонов беспозвоночных в консорциях дрейссенид и в зообентосе при их отсутствии

Группа	<i>D. polymorpha</i>	<i>D. bugensis</i>	Оба вида	Без дрейссенид
Polychaeta	2	1	2	2
Oligochaeta	7	6	11	17
Hirudinea	3	4	6	5
Gastropoda	4	5	7	10
Bivalvia*	13	5	17	17
Crustacea	7	6	9	11
Chironomidae	10	4	15	30
Прочие	5	6	10	26
Всего	51	37	77	118

* – Здесь и в табл. 2–5 – без учета показателей дрейссенид.

Таблица 2. Среднее число таксонов на одну пробу, индекс Шеннона (H), численность (N), биомасса (B), средняя масса тела организмов (W) в сообществах с дрейссенидами и без них

Показатель	С дрейссенидами	Без дрейссенид
Таксон/проба	9.8±0.4	6.1±0.3
H , бит/экз	2.3±0.1	1.9±0.1
N , экз/м ²	1337±114*	1193±182
B , г/м ²	337.5±72.7*	94.5±30.8
W , мг	884.1±359.4*	103.4±30.3

Наиболее часто встречающиеся таксоны в консорциях и в зообентосе без них показаны в виде рядов по порядку убывания (до 30% частоты встречаемости):

Консорции *D. polymorpha*:
Pisidium spp. (44.0%) > *Limnodrilus hoffmeisteri* (43.8%) = *L. naticoides* (43.8%) > *Obesogammarus obesus* (37.5%) *Erpobdella octoculata* = *Ch. curvispinum* (31.3%);

Консорции *D. bugensis*:
D. haemobaphes = *L. naticoides* (61.5%) > *H. invalida* (38.5%) > *Viviparus viviparus* = *Pisidium* spp. (30.8%);

Консорции обоих видов дрейссенид: *L. naticoides* (47.1%) *Pisidium* spp. (44.0%) > *Ch. curvispinum* = *H. invalida* (35.3%) > *V. viviparus* = *L. hoffmeisteri* (32.4%);

Без дрейссенид (зообентос):
Chironomus spp. (75.8%) > *Pisidium* spp. (50.0%) > *Procladius* spp. (32.1%).

Выявились положительные коэффициенты корреляции между численностью *D. polymorpha* и такими показателями разнообразия сообществ, как число таксонов в пробе ($p < 0.001$) и индекс Шеннона ($p < 0.008$). Близкие по величине положительные коэффициенты установлены и с биомассой *D. polymorpha*. Напротив, для показателей *D. bugensis* характерны отрицательные корреляционные коэффициенты ($p < 0.05$) с численностью и биомассой других таксонов беспозвоночных. Максимальные величины разнообразия,

биомассы и средней массы тела беспозвоночных характерны для сообществ с минимальным вкладом дрейссенид в количественные показатели ($< 50\%$ биомассы). Наиболее низкие величины характерны для консорциев *D. bugensis*, где, за исключением средней биомассы, все показатели были меньше, чем у *D. polymorpha* (табл. 3). За исключением суммарной численности беспозвоночных (без учета дрейссенид) выявлены достоверные различия (*ANOVA*, $p < 0.04$) для всех других показателей.

Таблица 3. Среднее число таксонов на одну пробу, индекс Шеннона, численность (N), биомасса (B), масса тела (W) беспозвоночных в поселениях с различным вкладом (%) дрейссенид в общую биомассу

Показатель	Дрейссениды		
	< 10	10.1–50	> 50
Таксон/проба	10.4±0.8	9.0±0.7	8.1±0.6
H , бит/экз	2.6±0.1	3.0±0.1	1.8±0.1
N , экз/м ² *	1448±236	1258±218	1151±163
B , г/м ² *	489.5±145.4	537.3±172.5	85.8±25.4
W , мг*	2412.3±1043.6	858.0±365.4	100.4±35.3
<i>D. polymorpha</i>			
Таксон/проба	9.2±0.7	12.0±0.7	9.2±0.8
H , бит/экз	2.2±0.2	2.7±0.1	2.3±0.2
N , экз/м ² *	1304±210	1559±205	1163±182
B , г/м ² *	428.0±114.7	469.7±150.6	63.3±16.8
W , мг*	1953.0±364.2	595.9±326.1	148.2±72.3
<i>D. bugensis</i>			
Таксон/проба	12.9±1.1	9.9±1.0	5.9±0.7
H , бит/экз	2.9±0.1	2.4±0.1	1.1±0.2
N , экз/м ² *	1224±128	1185±195	1011±285
B , г/м ² *	484.6±151.8	278.3±84.4	72.7±42.5
W , мг*	388.2±131.7	334.6±100.3	48.0±22.7

Сравнение показателей ряда групп беспозвоночных в зависимости от вклада дрейссенид в суммарную биомассу сообществ показало, что у пиявок, брюхоногих моллюсков в целом наблюдается увеличение их численности и биомассы по мере возрастания доли *D. polymorpha* до 50%, и затем уменьшение с дальнейшим ростом этого показателя моллюска.

Явный рост обилия в сообществе с *D. bugensis* наблюдается лишь у ракообразных. Причем в другах последнего вида численность и биомасса большей части систематических групп были меньше, чем в таковых *D. polymorpha*. Особенно это заметно на примере хирономид (табл. 4, 5).

Таблица 4. Средняя численность и биомасса основных таксонов зообентоса при различном вкладе (%) *D. polymorpha* в общую биомассу зообентоса

Таксон/группа	0.1–10	10.1–50	> 50
	Численность, экз/м ²		
Polychaeta	47±23	49±16	44±28
Oligochaeta	312±76	299±59	269±60
Hirudinea	36±9	72±11	37±11
Bivalvia*	181±33	272±82	154±50
Gastropoda	272±54	330±64	182±84
Crustacea	227±108	332±70	280±104
Chironomidae	223±73	183±42	192±50
	Биомасса, г/м ²		
Polychaeta	0.2±0.1	0.4±0.1	0.3±0.2
Oligochaeta	10.2±5.8	0.9±0.2	1.2±0.4
Hirudinea	0.6±0.2	1.1±0.2	0.6±0.2
Bivalvia*	327.8±108.0	251.6±73.1	16.5±11.4
Gastropoda	90.9±29.2	207.2±93.2	34.7±13.4
Crustacea	1.6±0.7	3.1±0.8	2.9±1.5
Chironomidae	1.4±0.5	0.7±0.1	5.3±3.0

Таблица 5. Средняя численность и биомасса основных таксономических групп при различном вкладе (%) *D. bugensis* в биомассу зообентоса

Таксон/группа	0–10	10.1–50	> 50
	Численность, экз/м ²		
Polychaeta	24±13	87±42	49±19
Oligochaeta	233±51	267±95	44±15
Hirudinea	750±14	42±12	29±13
Bivalvia*	206±35	89±21	21±7
Gastropoda	215±102	175±59	340±93
Crustacea	134±39	358±138	601±213
Chironomidae	201±34	165±52	26±8
	Биомасса, г/м ²		
Polychaeta	0.1±0.1	0.6±0.3	0.4±0.2
Oligochaeta	4.3±3.2	0.7±0.4	0.2±0.1
Hirudinea	1.2±0.2	0.8±0.3	0.7±0.3
Bivalvia*	312.7±122.0	177.1±70.3	49.1±30.3
Gastropoda	164.2±46.1	90.6±30.1	17.3±8.2
Crustacea	1.5±0.5	4.3±2.1	4.9±1.7
Chironomidae	0.9±0.2	2.2±1.2	0.2±0.1

Достоверные ($p < 0.01$) положительные корреляционные связи выявлены между численностью *D. polymorpha* и численностью Hirudinea, Viviparus, Sphaeriidae, Unio, Corophiidae, Gammaridae и моллюска *L. naticoides*. Подобные связи ($p < 0.01$) между численностью *D. bugensis* обнаружены лишь для Hirudinea, Viviparus и Gammaridae. Отрицательные

коэффициенты корреляции между численностью Oligochaeta, Chironomidae были наибольшими с численностью *D. bugensis*.

За исключением *H. invalida*, *L. hoffmeisteri*, личинок родов *Chironomus* и *Procladius*, средняя численность и биомасса ряда обычных в консорциях таксонов больше, чем в сообществах без дрейссенид (0%). Например, средняя

численность *Ch. sowinskyi*, *Isochaetides newaensis* и *V. viviparus* в консорциях

дрейссенид выше в 33, 11 и 9 раз соответственно (табл. 6).

Таблица 6. Средняя численность (*N*) и биомасса (*B*) некоторых таксонов беспозвоночных в консорциях дрейссенид и без них

Таксон	Консорции дрейссенид		Без дрейссенид	
	<i>N</i> , экз/м ²	<i>B</i> , г/м ²	<i>N</i> , экз/м ²	<i>B</i> , г/м ²
<i>H. invalida</i>	49±12	0.7±0.4	64±14	0.1±0.07
<i>I. newaensis</i>	45±17	0.09±0.04	4±2	0.04±0.02
<i>L. hoffmeisteri</i>	104±27	0.6±0.2	179±48	3.1±2.2
<i>L. naticoides</i>	242±41	14.4±5.3	73±22	6.8±3.7
<i>V. viviparus</i>	44±10	107.9±44.3	5±3	9.5±6.9
<i>Pisidium</i> spp.	109±57	0.8±0.4	58±30	0.7±0.4
<i>Ch. curvispinum</i>	61±14	0.2±0.04	27±16	0.1±0.1
<i>Ch. sowinskyi</i>	67±35	0.1±0.08	2±1	0.01±0.003
<i>D. haemobaphes</i>	82±29	1.4±0.5	7±4	0.1±0.07
<i>Chironomus</i> spp.	38±17	1.5±1.0	199±96	8.0±4.0
<i>Procladius</i> spp.	48±16	0.08±0.02	85±31	0.3±0.1

Суммарная численность вселенцев возрастает с ростом вклада дрейссенид, в общую биомассу сообществ. Однако

биомасса вселенцев минимальна в консорциях дрейссенид, когда их вклад в суммарную биомассу превышает 50%.

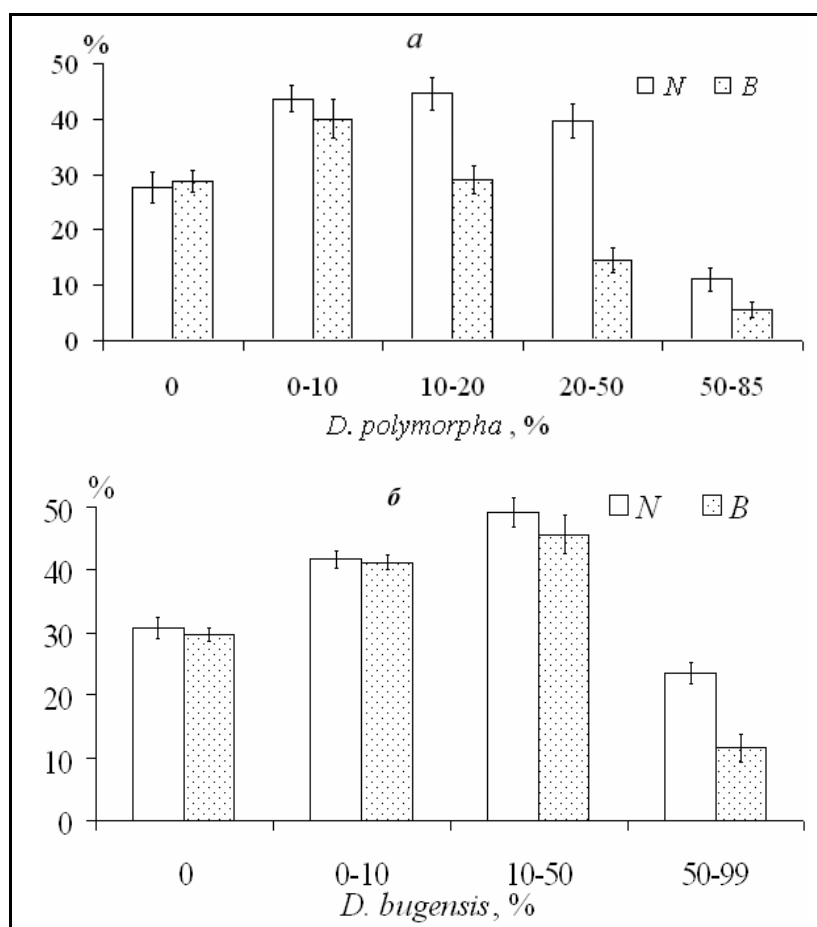


Рис. 2. Средняя относительная (%) численность (*N*) и биомасса (*B*) бентосных вселенцев (без учета дрейссенид) в сообществах с различным вкладом *D. polymorpha* (а) и *D. bugensis* (б) в суммарную численность зообентоса.

Дрейссениды формируют основу трофической группы фитодетритофагов-фильтраторов. В сообществах, где дрейссениды отсутствуют, возрастают

показатели других представителей этой группы, в основном за счет аборигенных видов (табл. 7).

Таблица 7. Трофическая структура зообентоса в верхних плесах Куйбышевского водохранилища (биомасса, %)

Группа	<i>D. polymorpha</i>	<i>D. bugensis</i>	Дрейссениды отсутствуют
Фитодетритофаги-собиратели	0.1	0.08	13.7
Фитодетритофаги-фильтраторы	99.9	99.9	78.2
Детритофаги-глотатели	0.01	< 0.01	6.3
Всеядные собиратели-хвататели	< 0.01	< 0.001	0.3
Хищники активные хвататели	0.01	< 0.01	1.5
Паразиты	0	< 0.01	< 0.01

Обсуждение результатов

Основу зообентоса русловых участков Куйбышевского водохранилища в первые годы его существования образовывали личинки хирономид, на долю которых приходилось тогда до 50% суммарной биомассы, не превышавшей тогда 18 г/м² [Куйбышевское ..., 1983]. Затем наблюдался рост показателей олигохет семейства Tubificidae. Местами обнаруживались колонии *D. polymorpha* [Курбангалиева, 1966]. В середине 1970-х гг. половина биомассы в Волжском плесе приходилась также на тубифицид, около 40% – на моллюсков семейства Sphaeridae [Куйбышевское ..., 1983]. В последующие годы дрейссена продолжала активно заселять подходящие субстраты и образовывать колонии. Например, в Свяжском заливе Волжского плеса ее плотность достигала 4900 экз/м² [Зиганшина, 1989]. С появлением *D. bugensis* намечилось убывание количественных показателей первого вида. Как показано [Яковлева, 2010], с 2000 по 2008 г. численность моллюска в верхних плесах водохранилища сократилась на 10%, а биомасса – на 40%. Напротив, эти показатели у *D. bugensis* возросли в 5.5 и 2.5 раза соответственно. Дрейссениды стали наиболее массовыми видами в донных сообществах водохранилища.

Оба вида дрейссенид могут обитать раздельно, на что указывает их совместная встреча лишь в четверти всех дночерпательных проб. В то же время лишь в совместных колониях достигается их массовое развитие. Из этого можно заключить, что, по-видимому, оба вида требовательны к одинаковым условиям среды обитания и, несмотря на возможную конкуренцию как фильтраторов между собой, они находят благоприятные условия при их сосуществовании. Возможность этого показана и для других водоемов. Например, в водоеме-охладителе Чернобыльской АЭС из 16 отобранных из совместных колоний проб, лишь в одной не была обнаружена *D. polymorpha* [Протасов, 2008]. Численность и биомасса *D. bugensis* в них превышали показатели *D. polymorpha* примерно в 3 раза. По данным за 2000 и 2003 гг. в Волжском плесе Рыбинского водохранилища на долю *D. bugensis* приходилось более 95% общей численности и биомассы дрейссенид, а в Угличском их количество было почти сопоставимо [Щербина, 2009].

В целом в присутствии дрейссенид разнообразие и количественные показатели беспозвоночных в целом растут. В колониях *D. polymorpha* обнаружено примерно в 3 раза больше

видов беспозвоночных, чем на беззубках *Anadonta cygnea* [Dombrovskii, 2009]. Полученные нами результаты также позволяют заключить, что в целом в консорциях дрейссенид рассматриваемого участка Куйбышевского водохранилища создаются более благоприятные условия для других обитателей. Об этом свидетельствуют более высокие значения показателей разнообразия, такие как число таксонов на одну пробу, индекс Шеннона, а также более высокие величины биомассы и средней массы тела беспозвоночных при совместном обитании двух видов дрейссенид. Как показано для 1985 г. [Зиганшина, 1989], в Волжском плесе Куйбышевского водохранилища среди пустых и живых раковин *D. polymorpha* было выявлено 20 видов и форм (личинок хирономид – 9, моллюсков – 4, пиявок и гаммарид – по 2). На долю доминировавшей пиявки *Helobdella stagnalis* приходилось 48% суммарной биомассы сообществ (без учета дрейссены). Этот показатель у гаммарид достигал 18%. Очень высокая численность и биомасса также были отмечены для хирономиды *Dicrotendipes* гр. *nervosus*. Судя по нашим результатам, лишь моллюски рода *Pisidium*, *L. naticoides*, *V. viviparus*, олигохета *I. newaensis*, амфиподы *Ch. sowinskyi*, *D. haetobaphes* и *Ch. curvispinum* характеризуются более высокими значениями численности и биомассы в консорциях дрейссенид. Доказано [Kobak, Zytkowicz, 2007], что бокоплав *D. haetobaphes* предпочитает живые раковины *D. polymorpha*, чем другие типы субстратов.

Однако, когда биомасса дрейссенид превышает 50% суммарной биомассы всех обитателей, то есть в консорциях дрейссенид, показатели всех систематических групп (за исключением ракообразных) сокращаются. Численность вселенцев возрастает с ростом вклада дрейссенид в общую биомассу сообществ. Однако биомасса вселенцев максимальна лишь в сообществах, где доля дрейссенид незначительна (0–10%

суммарной биомассы). Этот факт можно объяснить, как уже отмечалось выше, увеличением в консорциях дрейссенид численности ракообразных, отличающихся более мелкими размерами тела по сравнению с моллюсками-вселенцами.

Известно, что фильтраторы, такие как перловицы и дрейссениды находятся в конкурентных отношениях. В рассматриваемой нами части водохранилища численность и биомасса перловицы *U. pictorum* больше в консорциях дрейссенид, чем без них. Показано [Shloesser et al., 1998], что повышенная гибель перловиц в р. Дейтройт (США) наблюдалась через 4–6 лет после вселения двух видов дрейссенид. С учетом того, что *D. polymorpha* обитала еще в р. Волге, а второй вид проник в верхнюю часть Куйбышевского водохранилища вероятно в конце 1990-х гг., можно предположить, что сформировался определенный баланс между численностью популяций дрейссенид и перловиц.

Таким образом, специфические сообщества, формируемые совместно с дрейссенидами, явно отличаются от сообществ, где дрейссениды отсутствуют. Основные признаки сообществ с дрейссенидами – высокая численность и биомасса их обитателей, доминирование чужеродных видов (ракообразных и ряда моллюсков), резкое уменьшение роли аборигенных видов, за исключением пиявок, ряда видов двустворчатых моллюсков и личинок хирономид и т. д. В то же время в консорциях дрейссенид разнообразие, численность и биомасса других видов уменьшаются. Судя по большому числу выявленных таксонов и по специфике распределения количественных показателей таксономических групп, консорции *D. polymorpha* более благоприятны для остальных их обитателей.

На примере *D. polymorpha* показано [Дрейссена ..., 1994], что этот вид способен формировать

специфические по составу сообщества макробеспозвоночных, в которых присутствуют представители олигохет, полихет, моллюсков и некоторые виды хирономид. Все же особую избирательность друз дрейссены как среды обитания показывают ракообразные вселенцы, среди которых в наибольшей степени выделяются *D. haemobaphes*, *Ch. curvispinum*, и *P. pectinata*.

В то же время, обнаружилось, что в целом друзы *D. bugensis* сравнительно менее благоприятный биотоп по сравнению с таковым *D. polymorpha*. В основе этого, скорее всего, лежит большое число факторов. Возможно, наиболее существенными являются трофические условия, а именно, количество и питательная ценность продуктов выделения моллюсков. Так, по результатам экспериментальных исследований с различной концентрацией хлореллы показано [Щербина, 2009], что при низкой концентрации водоросли скорость фильтрации *D.*

bugensis достоверно превышает таковую *D. polymorpha*. Показано [Соколова, 1973; Спиридонова, 1976; Львова и др., 1980; по: Алексеевнина, Гореликова, 1988; Львова, 1977], что агглютинаты *D. polymorpha* имеют довольно высокую калорийность (0.6 ккал/г) и активно используются личинками хирономид, остракодами и дафниями. Это позволяет предположить, что по сравнению с *D. bugensis* продукты жизнедеятельности *D. polymorpha* могут быть качественно более ценными пищевыми ресурсами для других обитателей колоний.

Во-вторых, в консорциях *D. bugensis* относительно часто (61.5%) встречается бокоплав *D. haemobaphes*. В консорциях *D. polymorpha* он редок (12.5%), а без дрейссенид он единичен. Возможно, причина заключается в том, что этот бокоплав, отличающийся от других бокоплавов более крупными размерами раковины (длина тела – 7.3 ± 0.2 мм; 2–17 мм), предпочитает консорции *D. bugensis* – более крупного по сравнению с другим видом, как это видно в табл. 8.

Таблица 8. Средняя, минимальная и максимальная длина (*L*), высота (*H*), ширина (*B*) раковины и масса тела (*W*) дрейссенид в верхних плесах Куйбышевского водохранилища (в скобках – мин. и макс. значения)

Вид	<i>L</i> , мм	<i>H</i> , мм	<i>B</i> , мм	<i>W</i> , мг
<i>D. polymorpha</i>	8.1 ± 0.2 (1–30)	4.2 ± 0.1 (1–13)	3.6 ± 0.1 (0.5–16)	156.4 ± 11.9 (1–3060)
<i>D. bugensis</i>	12.7 ± 0.2 (1.5–31)	8.2 ± 0.2 (1–19)	5.9 ± 0.2 (0.5–18)	425.4 ± 17.9 (1–5080)

Раковины живых *D. bugensis*, а также пустые раковины моллюска, вероятно, более благоприятны для крупного бокоплава в качестве убежища. Для других видов ракообразных со сравнительно меньшими размерами тела, этот фактор может не иметь такого значения; они встречаются часто и в консорциях *D. polymorpha*. Предпочтение бокоплавом *D. haemobaphes* раковин живых моллюсков по сравнению с другими типами субстратов (пустые раковины дрейссенид, камни и пластинка) также доказано в

лабораторных экспериментах [Kobak, Żytkowicz, 2007].

Показано [Devin et al., 2003; Алексеевнина, Истомина, 2008; и др.], что *Ch. curvispinum* часто встречается в консорциях *D. polymorpha*. Раковины моллюска представляют собой удобный субстрат для строительства трубок корофиума. На примере одной из рек США показано, что в консорциях дрейссенид биомасса бокоплавов возросла в 3 раза [Greenwood et al., 2001].

Воздействие дрейссенид на трофическую структуру сообществ макробеспозвоночных изучено хорошо. Так, на примере Белорусского оз. Богинское показано [Burlakova et al., 2005], что после массового развития *D. polymorpha* доля собирателей в суммарной биомассе зообентоса повысилась до 83.3%, а показатели большинства других трофических групп уменьшились. Наряду с этим наблюдалось значительное сокращение роли аборигенных видов. Возрастание количества собирателей обусловлено обилием их комовых ресурсов за счет осаждаемого дрейссенидами ОВ из толщи воды. Усиление роли собирателей и уменьшение таковой аборигенных фильтраторов показано для ряда озер Белоруссии [Дрейссена..., 1994; Burlakova et al., 2005]. Уменьшение биомассы аборигенных фильтраторов объясняют вытеснением их *D. polymorpha* – одним из наиболее эффективных фильтраторов. После вселения *D. polymorpha* количество личинок хирономид, питающихся фильтрационным способом, обычно сокращается [Дрейссена..., 1994].

Выводы

1. Заселив обширные площади дна верховий Куйбышевского водохранилища, дрейссениды – наиболее массовые виды макрозообентоса, – стали мощным средообразующим фактором, определяющим структуру специфических сообществ – консорциев, в которых представлены как аборигенные, так и инвазионные виды.

2. Количество таксонов беспозвоночных в сообществах последовательно уменьшается в ряду: дрейссениды отсутствуют, доля дрейссенид < 50% суммарной биомассы зообентоса, в консорциях, формируемых *D. bugensis* (> 50% биомассы).

3. Из аборигенных видов чаще других в консорциях дрейссенид встречаются моллюски рода *Pisidium*, реже малощетинковый червь *Limnodrilus hoffmeisteri*, пиявка

Erpobdella octoculata и моллюск *Viviparus viviparus*; из инвазионных видов – моллюск *Lithoglyphus naticoides*, многощетинковый червь *Hypania invalida*, ракообразные *Cheliocorophium curvispinum*, *Dikerogammarus haemobaphes* и *Obesogammarus obesus*.

4. За исключением ракообразных, количественные показатели большинства систематических групп беспозвоночных возрастают до достижения доли дрейссенид 50% общей биомассы; в консорциях они минимальны.

5. По сравнению с консорциями *Dreissena bugensis* таковые *Dreissena polymorpha*, возможно, более благоприятны для других беспозвоночных.

Литература

Алексеевнина М.А., Гореликова Н.М. Зообентос // Биология Воткинского водохранилища. Иркутск: Изд-во Иркутск. Гос. ун-та, 1988. С. 65–97.

Алексеевнина М.С., Истомина А.М. Роль дрейссены в бентофауне Среднекамских водохранилищ // Дрейссениды: эволюция, систематика, экология: Лекции и материалы I-й Междунар. школы-конф. Борок: ООО Ярославский печатный двор, 2008. С. 52–54.

Антонов П.И. О вселении двустворчатого моллюска *Dreissena bugensis* (Andr.) в волжские водохранилища // Экологические проблемы бассейнов крупных рек: Тез. докл. Тольятти: ИЭВБ РАН, 1993. С. 52–53.

Бенинг А.Л. К изучению придонной жизни реки Волги // Саратов, 1924. 398 с.

Державин А. Каспийские элементы в фауне бассейна Волги. 1910. 26 с.

Дрейссена *Dreissena polymorpha* (Pall.) (*Bivalvia*, *Dreissenidae*): Систематика, экология, практическое значение. М.: Наука, 1994. 239 с.

Зиганшина Р.К. Макрозообентос // Изучение основных компонентов водной экосистемы верхней части Куйбышевского водохранилища. Казань: 1989. С. 53–66.

- Калайда М.Л. Современная роль видов-вселенцев Понто-Каспийского комплекса в экосистеме Куйбышевского водохранилища // Материалы российско-американского симп. по инвазийным видам. Борок: ИБВВ РАН, 2003. С. 165–173.
- 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.
- Куйбышевское водохранилище. Л.: Наука, 1983. 214 с.
- Курбангалиева Х.М. Бентос Аракчинского затона // Ученые записки Казанского гос. ун-та. Казань: Татполиграф, 1938. Т. 98, кн. 8. С. 1–94.
- Курбангалиева Х.М. Данные по зообентосу Куйбышевского водохранилища // Наблюдения над формированием фауны Куйбышевского водохранилища: Ученые записки Казанского гос. ун-та. Казань: Изд-во Казанск. гос. ун-та, 1966. Т. 123, кн. 7. С. 34–53.
- Львова А.А. Экология *Dreissena polymorpha* (Pall.) Учинского водохранилища: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1977. 22 с.
- Львова А.А., Извекова Э.И., Соколова Н.Ю. Роль донных организмов в трансформации органического вещества и в процессах самоочищения водоемов // Бентос Учинского водохранилища. М.: Наука, 1980. С. 171–177.
- Ляшенко А.В., Харченко Т.А. Структурно-функциональная характеристика поселений дрейссены в связи с участием в формировании качества воды в канале // Гидробиол. журн. 1988. 24. 2. С. 44–51.
- Протасов А.А. Пресноводный перифитон. Киев: Науков. думка, 1994. 308 с.
- Протасов А.А. О топических отношениях и консортивных связях в сообществах // Сибирский экологический журнал. 2006. Т. 13, № 1. С. 97–103.
- Протасов А.А. Из опыта исследований популяций и сообществ дрейссены // Дрейссениды: эволюция, систематика, экология. Ярославль: ООО «Ярославский печатный двор», 2008. С. 9–23.
- 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.
- Федоров В.Д., Гильманов Т.Г. Экология. М.: Изд-во МГУ, 1980. 464 с.
- Харченко Т.А., Протасов А.А. О консорциях в водных экосистемах // Гидробиол. журн. 1981. Т. 17, № 14. С. 15–20.
- 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: Ярославский печатный двор, 2008а. С. 23–43.
- Щербина Г.Х. Структура биоценоза *Dreissena polymorpha* (Pallas) и роль моллюска в питании плотвы *Rutilus rutilus* (Linnaeus) // Биол. внутр. вод. 2008б. 4. С. 72–80.
- Щербина Г.Х. Изменение видового состава и структурно-функциональных характеристик макрозообентоса водных экосистем Северо-Запада России под влиянием природных и антропогенных факторов: Дис. ... доктора биол. наук. СПб., 2009. 468 с.
- Яковлева А.В., Яковлев В.А. Современная фауна и количественные показатели инвазионных беспозвоночных в зообентосе верхних плесов Куйбышевского водохранилища // Российский журнал биол. инвазий. 2010. № 2. С. 97–111.
- Яковлева А.В. Фауна, особенности распространения и размерно-весовые характеристики бентосных вселенцев в верхней части Куйбышевского водохранилища: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Казань, 2010. 22 с.

- Burlakova L.E., Karatayev A.Y., Padilla D.K. Functional changes in benthic freshwater communities after *Dreissena polymorpha* (Pallas) invasion and consequences for filtration // The Comparative Roles of Suspension Feeders in Ecosystems. 2005. Springer. P. 263–275.
- Devin S., Piscart C., Beisel J.N., Moreteau J.C. Ecological traits of the amphipod invader *Dikerogammarus villosus* on a mesohabitat scale // Archiv für Hydrobiologie. 2003. Vol. 158, № 1. P. 43–56.
- Dombrovskii K.O. Role of Bivalve Mollusks in Formation of Aquatic Invertebrate Consortia in the Littoral Zone of an Artificial Eutrophic Lake (Домбровский К.О. Роль двустворчатых моллюсков). 2009. 40.2. P. 116–120.
- Greenwood K.S., Thorp J.H., Summers R.B., Guelda D.L. Effects of an exotic bivalve mollusc on benthic invertebrates and food quality in the Ohio River // Hydrobiologia. 2001. Vol. 462. P. 169–172.
- Kobak J., Żytkowicz J. Preferences of invasive Ponto-Caspian European gammarids for zebra mussel (*Dreissena polymorpha*, Bivalvia) shell habit // Hydrobiologia. 2007. Vol. 589. P. 43–54.
- Shloesser D.W., Kovalak W. P., Longton G. D. et al. Impact of Zebra and Quagga Mussels (*Dreissena* spp.) on Freshwater Unionids (Bivalvia: Unionidae) in the Detroit River of the Great Lakes // Am. Midl. Nat. 1998. Vol. 140. P. 299–313.

IMPACT OF *DREISSENA POLYMORPHA* AND *DREISSENA BUGENSIS* ON ZOOBENTHOS STRUCTURE IN THE UPPER REACHES OF THE KUYBYSHEV WATER RESERVOIR, RUSSIA

© 2011 Yakovleva A.V., Yakovlev V.A.

Kazan State University, Kremlevskaya St., 18, 420008, Kazan, Russia,
d.bugensis@mail.ru

Two dreissenid mussels (*Dreissena polymorpha* and *Dreissena bugensis*) are the most mass benthic species in the Kuybyshev Water Reservoir. Based on results of research (1998–2008) of zoobenthos of the upper reaches of the reservoir, the comparative analysis of the structure and quantity indices of benthic communities depending on their contribution to the total biomass is given. It is shown that the total number of invertebrate taxa decreases following the increase of dreissenid mussel biomass, especially in consortiums of *D. bugensis*. However, the maximal value of the species average number per one grab sample, and Schannon's diversity index were revealed in communities where the both species of dreissenids were present. The species preferring or avoiding these consortiums are specified. Compared to *D. bugensis* consortiums of *D. polymorpha* are more favorable for other invertebrates.

Key words: dreissenids, zoobenthos, consortiums, structure, Kuybishev Water Reservoir.