

КАЗАНСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
ИМЕНИ В.И. УЛЬЯНОВА-ЛЕНИНА

На правах рукописи

Яковлева Анна Валерьевна

**ФАУНА И ЭКОЛОГИЯ ИНВАЗИОННЫХ ВИДОВ
В ДОННЫХ СООБЩЕСТВАХ
ВЕРХНИХ ПЛЕСОВ КУЙБЫШЕВСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА**

03.02.08 – Экология

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Казань – 2010

Работа выполнена на кафедре зоологии беспозвоночных ФГУ ВПО «Казанский государственный университет им. В.И. Ульянова-Ленина»

Научный руководитель: кандидат биологических наук, доцент
Сабиров Рушан Мирзович

Официальные оппоненты: доктор биологических наук, профессор
Зинченко Татьяна Дмитриевна
Учреждение Российской Академии наук
Институт экологии Волжского бассейна,
г. Тольятти

доктор биологических наук
Щербина Георгий Харлампиевич
Учреждение Российской Академии наук
Институт биологии внутренних вод,
пос. Борок, Ярославской обл.

Ведущая организация: ГОУ ВПО Марийский государственный
университет, г. Йошкар-Ола

Защита диссертации состоится «22» апреля 2010 г. в 14³⁰ на заседании диссертационного совета ДМ 212.081.19 при Казанском государственном университете им. В.И. Ульянова-Ленина по адресу: 420008, г. Казань, ул. Кремлевская, 18.
Факс: (843)238-71-21, электронная почта: *d.bugensis@mail.ru*

С диссертацией можно ознакомиться в Научной библиотеке им. Н.И. Лобачевского Казанского государственного университета по адресу: г. Казань, ул. Кремлевская, 35.

Автореферат разослан « » марта 2010 г.

Ученый секретарь диссертационного совета,
кандидат биологических наук, доцент

Р.М. Зелеев

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность исследования. Проблема биологических инвазий в последние десятилетия привлекает повышенное внимание, что вызвано проникновением чужеродных видов из одного региона в другой и усилением их влияния на структурно-функциональную организацию экосистем (Biological ..., 2002; Биологические ..., 2004 и др.). Инвазионные виды считаются одной из основных угроз для биоразнообразия экосистем. Ущерб от вселения чужеродных видов и контроль этого процесса огромен и составляет примерно 5% мировой экономики (Anonymous 2008; по: Chandra, Gerhardt, 2008 и др.).

Куйбышевское водохранилище – крупнейшее в Европе и одно из важнейших звеньев в «Волго-Балтийском биоинвазионном коридоре» (Mordukhai-Voltovskoi, 1979; Biological ..., 2002; Galil et al., 2007). Несколько видов высших ракообразных и моллюск *Dreissena polymorpha* встречались в Волге еще до создания каскада водохранилищ (Державин и др., 1921; Бенинг, 1924; Курбангалиева, 1938, 1963; Жадин, 1948; Мордухай-Болтовской, 1953, 1960 и др.). Число инвазионных видов в зообентосе Куйбышевского водохранилища резко возросло в 1960–1970-х гг. в результате целенаправленного выпуска беспозвоночных для улучшения кормовой базы рыб (Иоффе, 1968, 1974; Лукин и др., 1968; Егерева, 1975; Мордухай-Болтовской, 1978 и др.). В последние десятилетия интенсифицировался процесс уже стихийного распространения вселенцев по водохранилищам Волги. Инвазионные виды зообентоса исследовались на Средней Волге ранее (Лукин и др., 1968; Миловидов, 1968; Куйбышевское ..., 1983; Антонов, 1993; Калайда, 1996, 2003; Зинченко, Антонов, 2001, 2005; Orlova et al., 2004; Куйбышевское ..., 2008 и др.). Однако остается актуальным изучение современного состава, особенностей распространения и экологии чужеродных видов в Куйбышевском водохранилище, особенно в его верхних плесах.

Цель и задачи исследования. Цель работы – изучить современный состав, количественные показатели и экологические особенности бентосных инвазионных видов в верхних плесах Куйбышевского водохранилища. Для достижения указанной цели были поставлены следующие задачи:

- выявить видовой состав, особенности пространственного распределения бентосных инвазионных видов на мелководных и глубоководных участках водоема в зависимости от различных факторов;
- исследовать сезонную и многолетнюю динамику основных систематических групп и массовых видов бентосных вселенцев;
- провести сравнительный анализ состава, количественных показателей и трофической структуры консорциев двух видов *Dreissena*.

Научная новизна. Выявлены современный видовой состав инвазионных видов зообентоса в верхних плесах Куйбышевского водохранилища (олигохета *Potamothrix heuscheri*, моллюск *Physella acuta*, ракообразные *Dikerogammarus villosus*, *Stenocuma cercaroides* и *Pontogammarus robustoides* указаны для водоема впервые), особенности пространственного распределения вселенцев в зависимости от глубины и других условий среды обитания, сезонной и многолетней динамики встречаемости, численности и биомассы инвазионных видов. Выяв-

лены особенности сообществ *Dreissena polymorpha* и *D. bugensis* в зависимости от величины их вклада в количественные показатели зообентоса. Подсчитано, что при температуре воды около 20°C указанные моллюски профильтровывают весь объем воды рассматриваемой части водохранилища приблизительно в течение 50 суток. Создана электронная база данных по составу и количественным показателям зообентоса.

Практическое значение. Полученные результаты исследования могут быть использованы для: а) прогнозирования динамики экосистемы Куйбышевского водохранилища в результате вселения чужеродных видов; б) прогнозирования возможных инвазий чужеродных видов в водохранилища Волги в будущем из различных регионов-доноров с учетом положения Куйбышевского водохранилища в каскаде водохранилищ Волги и Камы; в) разработки мер по снижению негативных экологических и экономических последствий вселения чужеродных видов; г) расчета рыбопродукции водохранилища в условиях доминирования в донных сообществах двух видов рода *Dreissena*; д) чтения курсов по гидробиологии и экологии.

Данные использованы при составлении летописей Волжско-Камским государственным природным биосферным заповедником. Работа частично выполнена в рамках Российско-Германской программы: «Influence of water level fluctuation on *Typha*-dominated littoral communities of the Kuibyshev Water Reservoir (Tatarstan Republic, Russia)», финансируемой фондом Volkswagen Stiftung.

Защищаемые положения.

1. В зообентосе верхних плесов Куйбышевского водохранилища выявлено 30 инвазионных видов: 2 – олигохет, 3 – полихет, 1 – пиявок, 5 – моллюсков, 19 – ракообразных (гаммариды – 9, корофииды – 2, кумовые и мизиды – по 3, узкопалый рак *Astacus leptodactylus* и креветка *Macrobrachium nipponense*).

2. За исключением небольшого числа видов количественные показатели вселенцев минимальны весной и летом, максимальны – осенью и зимой; выявлена тенденция уменьшения в 2000–2008 гг. численности и биомассы полихеты *Hypnia invalida* и ракообразных и, напротив, увеличение у моллюсков *Dreissena bugensis* и *Lithoglyphus naticoides*.

3. Разнообразие, численность и биомасса чужеродных и аборигенных видов максимальны в сообществах, где *D. bugensis* и *D. polymorpha* сосуществуют, а также где доля одного или другого вида не превышает 50% суммарной биомассы всех беспозвоночных; в консорциях *D. polymorpha* разнообразие и количественные показатели других обитателей выше, чем в таковых *D. bugensis*.

Апробация работы. Основные результаты диссертационной работы были представлены на 29 конференциях, в т.ч. на Конференции молодых ученых «Проблемы экологии и биоразнообразия» (Борок, 2002); II–VII Международной научно-технической конф. студентов, аспирантов и молодых ученых «Экология и научно-технический прогресс» (Пермь, 2003–2008); Международной науч. конф. студентов, аспирантов, молодых ученых «Ломоносов – 2005» (Москва, 2005); Международном симп. по изучению инвазийных видов «Чужеродные виды в Голарктике (Борок, 2005); Современные результаты исследований в об-

ласти таксономии, экологии и филогении «Морские, пресноводные и наземные моллюски» (Санкт Петербург, 2006); I Международной школе-конф. «Актуальные вопросы изучения микро-, мейзообентоса и фауны зарослей пресноводных водоемов» (Борок, 2007); XIII Международной молодежной школе-конф. «Биология внутренних вод» (Борок, 2007); Международной науч. конф. «Естественные и инвазийные процессы формирования биоразнообразия водных и наземных экосистем» (Ростов-на-Дону, 2007); I Международной школе-конф. «Дрейссениды: эволюция, систематика, экология» (Борок, 2008); Международной конф. «Экологические проблемы бассейнов крупных рек–4» (Тольятти, 2008); III International student conference «Biodiversity and Functioning of Aquatic Ecosystems in the Baltic Sea Region» (Klaipėda, 2008); XIII annual Symp. for Biology Students of Europe «SimBioSE 2009» (Kazan, 2009) и др.

Личный вклад автора. За исключением сбора материала в ходе экспедиционных работ на судах (2000–2004 гг.), отбор проб с 1998 г. выполнен с участием автора. Лично автором обработано не менее 75% всех проб. Определение видового состава групп зообентоса (кроме олигохет и ряда групп хирономид и жуков) и статистическая обработка выполнены лично автором. Доля личного участия автора в совместных публикациях пропорциональна числу авторов.

Публикации. По теме диссертации опубликовано 35 работ в т.ч. 5 статей (2 – в изданиях, рекомендованных ВАК).

Структура и объем диссертации. Работа изложена на 167 страницах и состоит из введения, 7 глав, выводов и списка литературы (374 источника, в т.ч. 166 на иностранных языках); включает 42 таблицы, приложение и 6 рисунков.

Благодарности. Автор благодарен сотрудникам кафедры зоологии беспозвоночных Казанского государственного университета за поддержку в студенческие годы и при обучении в аспирантуре. Считаю своим долгом выразить искреннюю благодарность и признательность научному руководителю, к.б.н. Р.М. Сабирову, а также проф. В.А. Яковлеву – моему отцу, приобщившему меня к гидробиологии еще со школьных лет на Севере и затем на Средней Волге.

Глава 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

Дано краткое описание природных условий Куйбышевского водохранилища, многолетней динамики зообентоса, проблемы биологических инвазий, их причин и механизмов, биологии видов-вселенцев и истории их вселения в верхние плесы водохранилища, взаимоотношений между вселенцами и аборигенными видами зообентоса.

Глава 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Материалом для диссертации послужили пробы зообентоса (с учетом организмов нектобентоса и других экологических групп беспозвоночных) верхних плесов Куйбышевского водохранилища (от н.п. Тетюши до г. Волжска, в Камском плесе – до плотины Нижнекамской ГЭС). Всего отобрано и проанализировано 349 проб, которые включали две повторные выемки грунта. Качественные пробы (144) отобраны в 1998–2008 гг. с помощью ручного сачка по методике (Frost et al., 1972) на мелководьях до глубин 1.5 м – зоны, называемой

Ф.Д. Мордухай-Болтовским (1971) «верхним горизонтом». Вручную собирали организмы с твердых естественных и искусственных субстратов. Количественные пробы (205) отбирали, начиная с 2000 г. с помощью дночерпателей Экмана-Берджа (0.021 м²) и Петерсена (0.025 м²). Рассчитывали абсолютные и относительные величины численности и сырой биомассы отдельных видов и групп. Организмы определяли до уровня вида или рода (за исключением Nematoda, Hydracarina, ряда семейств Oligochaeta, Trichoptera, Diptera, Hemiptera и Coleoptera).

Рассматривали особенности распределения вселенцев в зависимости: от глубины (зоны: < 2, 2–5, 5–10, 10–15 и > 15 м); типа биотопа (мелководье, глубокая часть, бывшие поймы и русла Волги и Камы); типа грунта (твердые субстраты, песок, заиленный песок, илы с включениями глины); по условно выделенным участкам: выше Казани – 1, р-н Казани – 2, ниже Казани – 3, Волжско-Камский плес – 4, Тетюшинский плес – 5, Камский плес – 6 (рис. 1).

Для изучения влияния колебания уровня воды на зообентос мелководий в 2007 гг. отбирали пробы через каждые 10 сут в р-не пос. Новое Аракчино (г. Казань) вдоль условного профиля на глубинах: 0.1–0.5 и 0.5–1.0 м.

Использовали индекс разнообразия Шеннона, суммарное и среднее число таксонов в пробе, соотношение численности и биомассы отдельных таксонов и трофических групп (фитодетритофаги-фильтраторы+собиратели, фитодетритофаги-фильтраторы, детритофаги-гло-татели, всеядные собиратели+хвататели, хищники-активные хвататели и паразиты (Монаков, 1974, 1998; Cummins, 1974, 1984; Wallace, Merritt, 1980; Wetzel, 1983, 2001; Olenin, Daunys, 2005 и др.). Рассчитывали ранговую корреляцию Спирмена (r_s). Достоверность различий показателей оценивали с использованием дисперсионного анализа ANOVA (*Tukey's HSD test*). Данные преобразовывали, используя функцию $\text{Log}_{10}(x+1)$. Средние арифметические величины даны с их стандартными ошибками ($M \pm m$).

Глава 3. ФАУНА БЕНТОСНЫХ ИНВАЗИОННЫХ ВИДОВ В ВЕРХНИХ ПЛЕСАХ КУЙБЫШЕВСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

В рассматриваемой части водохранилища обнаружено всего 277 таксонов бентосных беспозвоночных (212 – рангом ниже рода). Наиболее разнообразна фауна хирономид (29.3% всех таксонов), моллюсков (25.0%) олигохет (12.7%) и высших ракообразных (6.7%). На долю вселенцев приходится 10.8% состава донной фауны.

Из 40 бентосных инвазионных видов, указанных для всего Куйбышевского водохранилища (Пирогов и др., 1990; Антонов, 1993; Калайда, 2003; Зинченко, Антонов, 2005; Куйбышевское ..., 2008 и др.), в его верхних плесах нами их выявлено всего 30: олигохет – 2, полихет – 3, пиявок – 1, моллюсков – 5, ракообразных – 19 (гаммариды – 9, корофииды – 2, кумовые и мизиды – по 3, узкопалый рак *A. leptodactylus* и креветка *M. nipponense*;). Впервые для Куйбышевского водохранилища нами (Яковлева, 2004; Yakovlev, Yakovleva, 2005, 2010; Яковлева и др., 2005, 2009 б; Яковлев, Яковлева, 2007) указаны олигохета *P. heuscheri*, моллюск *Ph. acuta*, ракообразные *D. villosus*, *S. cercaroides* и *P. robustoides* (табл. 1).

Таблица 1. Список состава инвазионных видов зообентоса в верхних плесах Куйбышевского водохранилища и годы их обнаружения на Средней Волге

Вид	Годы	Вид	Годы
<i>Hypania invalida</i>	1975-е	<i>Pterocuma pectinata</i>	1990-е
<i>Hypaniola kowalewskii</i>	2000-е	<i>Pterocuma sowinskyi</i>	1960-е
<i>Manayunkia caspica</i>	2006	<i>Chelicorophium curvispinum</i>	1900-е
<i>Potamothenix heuscheri</i>	–//–	<i>Chelicorophium sowinskyi</i>	1960-е
<i>Potamothenix veidovskyi</i>	–//–	<i>Dikerogammarus haemobaphes</i>	1900-е
<i>Caspiobdella fadejewi</i>	2001	<i>Dikerogammarus villosus</i>	2000-е
<i>Dreissena bugensis</i>	1990-е	<i>Gmelinoides fasciatus</i>	1960-е
<i>Dreissena polymorpha</i>	1900-е	<i>Niphargoides macrurus</i>	–//–
<i>Monodacna colorata</i>	1960-е	<i>Obesogammarus crassus</i>	–//–
<i>Lithoglyphus naticoides</i>	1990-е	<i>Obesogammarus obesus</i>	–//–
<i>Physella acuta</i>	1998	<i>Pontogammarus abbreviatus</i>	1900-е
<i>Paramysis intermedia</i>	1960-е	<i>Pontogammarus robustoides</i>	2000-е
<i>Paramysis lacustris</i>	–//–	<i>Pontogammarus sarsi</i>	1900-е
<i>Paramysis ullskyi</i>	–//–	<i>Macrobrachium nipponense</i>	1986
<i>Stenocuma cercaroides</i>	2000-е	<i>Astacus leptodactylus</i>	I полов. XX в

Моллюск *D. polymorpha*, ряд видов Crustacea были обнаружены в разных частях Волги ранее (Державин, 1910; Воронков и др., 1921; Державин и др., 1921; Крапин, 1927 и др.). По составу фауны вселенцев верхняя часть водохранилища относительно близка к другим водохранилищам Волги и водоемам Северо-запада РФ (Панов, 1994; Щербина, 1996, 2001, 2009; Щербина и др., 1997, 2001; Барков, Курашов, 2005; Зинченко, Антонов, 2005; Зинченко и др., 2007). В верхних плесах Куйбышевского водохранилища представлены все бентосные инвазионные виды, указанные для Рыбинского и Иваньковского водохранилищ.

Глава 4. ВИДЫ-ВСЕЛЕНЦЫ В СООБЩЕСТВАХ МЕЛКОВОДИЙ (КАЧЕСТВЕННЫЕ ПРОБЫ)

В пробах, отобранных с помощью ручного сачка (глубины <1.5 м), выявлено 22 инвазионных вида: по 2 – полихет и олигохет, 1 – пиявок, 4 – моллюсков, 3 – мизид, 1 – кумовых и 9 – бокоплавов. На мелководьях не обнаружены *H. kowalewskii*, *M. colorata*, *P. pectinata*, *P. sowinskyi*, *D. villosus* и *Ch. curvispinum*. Лишь в этом биотопе отмечены *M. caspica*, *P. heuscheri*, *G. fasciatus*, *P. robustoides*, *P. intermedia* и *P. lacustris*.

Гаммариды, *L. naticoides* и *D. polymorpha* чаще других встречаются и вносят наибольший вклад в общие количественные показатели зообентоса мелководий (табл. 2). Моллюск *D. bugensis* существенно уступает по всем показателям *D. polymorpha*. Из высших ракообразных на мелководьях обычны *O. crassus* и *N. macrurus* (частота их встречаемости – 37.4 и 20.3% соответственно). В целом суммарный вклад вселенцев в количественные показатели зообентоса меньше, чем у аборигенных видов.

Таблица 2. Встречаемость (%), средняя относительная численность (N) и биомасса (B) инвазионных видов в качественных пробах

Группа/таксон	%	N , %	B , %
Polychaeta	0.8	<0.01	<0.01
Oligochaeta	4.9	<0.1	<0.01
Hirudinea	1.6	<0.01	<0.01
<i>L. naticoides</i>	63.4	12.3±1.8	20.6±2.6
<i>Ph. acuta</i>	0.8	<0.01	<0.01
<i>D. polymorpha</i>	41.5	5.1±1.1	5.6±1.1
<i>D. bugensis</i>	19.5	1.6±0.6	3.0±0.9
Cumacea	4.9	0.4±0.3	< 0.1
Mysidacea	11.9	1.9±0.8	2.2±1.0
Corophiidae	4.9	0.2±0.1	<0.1
Gammaridae	67.5	14.5±2.2	15.4±2.4
Вселенцы всего		36.4±3.0	47.1±3.3

Примечание. Здесь и далее с учетом того, что три вида моллюсков вносят существенный вклад в количественные показатели зообентоса, они рассматриваются по отдельности.

Большое значение для обитателей мелководий крупных водохранилищ имеет степень подверженности прибрежий действию ветра и волн (Герасимов, Поддубный, 1999; Щербина, 1998, 2009 и др.). Доля вселенцев в количественных показателях зообентоса рассматриваемой части водохранилища выше на открытых (без растительности) мелководьях. Максимум вклада *L. naticoides* в суммарную биомассу зообентоса отмечен в полузакрытых заливах, а корофииды встречались лишь в заливах. Гаммариды концентрируются преимущественно у уреза воды ($p<0.05$), а *L. naticoides* – на глубинах 0.5–1.0 м ($p<0.03$). Во время сильных штормов численность и биомасса бентосных организмов на мелководьях резко уменьшаются. Ракообразные, вероятно, мигрируют в этот период, а также осенью при падении уровня воды от прибрежий вглубь или в защищенные биотопы. Часть их выбрасывается на сушу вместе с комками нитчатых водорослей (*Cladophora*, *Lyngbia* и др.). Прикрепленные к субстрату моллюски *Dreissena* не могут зарываться в грунт, и, абсолютно не перенося отрицательные температуры, погибают (Луферов, 1965), что наблюдалось и нами.

Большая часть инвазионных видов зообентоса отличается эвритопностью. На всех выделенных типах грунта обнаружены *D. polymorpha*, *L. naticoides*, *O. crassus* и *N. macrurus*. Наибольшее количество видов выявлено на песках (18), а наименьшее (5) – на твердых субстратах (ракушечник, гравий и галька). Вклад вселенцев в количественные показатели зообентоса максимален на песках и слабо заиленных песках. Минимальная доля вселенцев в общей численности зообентоса отмечена на твердых грунтах, а биомасса – на мягких илах. Относительная численность *L. naticoides* минимальна на мягких илах ($p<0.003$), а биомасса максимальна на песках и слабо заиленных песках. Численность гаммарид выше на заиленных песках и илах, биомасса – на заиленном песке. Максималь-

ный вклад вселенцев в показатели зообентоса наблюдается на участке ниже г. Казани.

Глава 5. ВСТРЕЧАЕМОСТЬ И КОЛИЧЕСТВЕННЫЕ ПОКАЗАТЕЛИ ИНВАЗИОННЫХ ВИДОВ ЗООБЕНТОСА В ВЕРХНИХ ПЛЕСАХ КУЙБЫШЕВСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА (КОЛИЧЕСТВЕННЫЕ ПРОБЫ)

В пробах, отобранных с помощью дночерпателей, обнаружен 21 инвазионный вид, из которых 13 – ракообразных. Средняя численность вселенцев в период исследования составила 1750 экз/м², а биомасса – 494.6 г/м². На их долю приходилось в среднем 67.6% и 68.9% всей численности и биомассы зообентоса, т.е. их вклад с суммарные показатели выше, чем у аборигенных видов (табл. 3).

Таблица 3. Частота встречаемости (%), средняя численность (*N*) и биомасса (*B*) инвазионных видов зообентоса в верхних плесах

Куйбышевского водохранилища			
Группа/таксон	%	<i>N</i> , экз/м ²	<i>B</i> , г/м ²
Polychaeta	23.9	53±19	5.0±0.2
Oligochaeta	0.6	+	< 0.1
Hirudinea	0.6	+	< 0.1
<i>L. naticoides</i>	45.5	160±24	10.3±3.1
<i>M. colorata</i>	8.5	6±2	1.3±0.5
<i>D. polymorpha</i>	53.4	341±68	160.3±56.2
<i>D. bugensis</i>	34.7	980±277	320.7±97.2
Mysidacea	1.1	2±1	0.03±0.02
Cumacea	15.9	13±3	< 0.1
Corophiidae	29.0	92±21	0.3±0.1
Gammaridae	34.7	104±19	1.4±0.3
Вселенцы всего, %		67.6±2.7	68.9±2.3

+ – малочисленны

Наиболее часто в пробах встречались *D. polymorpha*, *L. naticoides*, *D. bugensis* и гаммариды. Наиболее многочисленный вид – *D. bugensis*. Ему почти в три раза уступал *D. polymorpha*, и еще больше – *L. naticoides*. Из трех видов, полихет обнаруженных в водохранилище, лишь *H. invalida* вносила основной вклад в показатели этой группы (>98%). Максимальные значения численности и биомассы полихеты в пробах достигали 3431 экз/м² и 5.0 г/м² (глубина 22 м, ил). Это существенно ниже величин, указанных для ряда водохранилищ Верхней Волги (Щербина, 2009 и др.).

Максимальная численность и биомасса *D. polymorpha* в верхних плесах Куйбышевского водохранилища достигала 11220 экз/м² и 8372.0 г/м², *D. bugensis* – 37800 экз/м² и 9790.5 г/м². Доля последнего вида составляла >65% общей численности и биомассы моллюсков-вселенцев, т.е. примерно в два раза больше, чем у *D. polymorpha*. Однако средняя численность и биомасса последнего вида была меньше в 2–3 раза, чем у *D. bugensis*. Это обусловлено более крупным размером тела *D. bugensis*. Максимальная численность и биомасса *L. naticoides* достигала 1880 экз/м² и 509.9 г/м². Из ракообразных наибольшей чис-

ленностью и биомассой отличались гаммариды, представленные в основном родами *Dikerogammarus* и *Obesogammarus*. Им уступали корофииды; вклад кумовых рачков и мизид был незначителен.

Вертикальное распределение. Максимальное число видов-вселенцев (17) выявлено в глубинной зоне 2–10 м, в остальных глубинных зонах они распределены равномерно (11–12). На глубинах <2 м вселенцы существенно уступали аборигенным видам по численности и биомассе. Суммарные показатели вселенцев закономерно повышались с глубиной (r_s ; $p=0.003$). Из аннелид *P. vej dovskyi* и *C. fadejewi* обнаружены на глубинах 2–5 м, во всех глубинных зонах – *H. invalida*, а *H. kowalewskii* – лишь в зоне 5–10 м. Количественные показатели *H. invalida* закономерно повышались с глубиной, достигая максимума на глубинах >15 м (r_s ; $p=0.004$). Однако статистический анализ с использованием ANOVA позволил выявить достоверные различия между зонами лишь для биомассы этого вида ($p<0.002$). Во всех глубинных зонах по обилию преобладали представители рода *Dreissena*. Максимальная численность *D. polymorpha* и *D. bugensis* отмечена для глубин 2–5 м (651 и 1741 экз/м²), биомасса – 5–10 м (226.5 и 640.4 г/м² соответственно). Минимальные показатели обоих видов приходились на мелководья (глубины <2 м – 115 и 4 экз/м²; 4.5 и <0.1 г/м²). Однако достоверный положительный коэффициент корреляции с глубиной ($p=0.006$) выявлен лишь для биомассы *D. polymorpha*. Для обоих видов дрейссенид характерно сходное вертикальное распределение. На глубинах 10–15 м (между зонами 5–10 и >15 м) наблюдалось резкое уменьшение численности и биомассы *D. bugensis*, и лишь биомассы – *D. polymorpha*, что, возможно, объясняется неблагоприятными условиями для них в этой глубинной зоне. Возможно, на эти глубины приходится зона склона к русловой части водохранилища или там интенсивность осадконакопления ниже, что может препятствовать массовому развитию консорциев дрейссенид. Также показано (Экологические ..., 1993), что в местах с резким изменением глубин наблюдается повышенная плотность рыб, которые могут выедать зообентос.

Моллюск *M. colorata* не обнаружен на глубинах >6 м; численность его характеризуется отрицательной корреляционной связью с глубиной ($p=0.006$). Частота встречаемости *L. naticoides* повышалась до глубин 5–10 м (55.8%), а затем уменьшалась до 25% на глубинах >15 м. На больших глубинах моллюск становился редким. Наибольшая глубина, где он был обнаружен, – 22 м.

Мизиды *P. intermedia* и *P. lacustris* встречались в основном на глубинах <2 м, а *P. ullskyi* обнаружена лишь в зоне 5–10 м. При анализе вертикального распределения бокоплавов выявлено, что во всех глубинных зонах более многочисленны гаммариды, за исключением глубин 10–15 м, где преобладали корофииды. Однако максимальные значения их численности отмечены для зоны 2–5 м; кумовых и гаммарид – >10 м. Возможно, из-за малочисленности дрейссенид в этой зоне высокопродуктивные консорциии, включающие обычно в свой состав гаммарид, не формируются.

Зависимости от типа грунта. Наиболее разнообразный состав вселенцев отмечен для заиленного песка (17 видов), а минимальный (9) – твердых субстратов. На всех типах грунта обнаружены *H. invalida*, *D. polymorpha*, *D.*

bugensis, *L. naticoides*, *Ch. curvispinum*, *Ch. sowinskyi* и *O. obesus*. На заиленных песках чаще встречались *M. colorata*. Бокоплав *D. haemobaphes* и *D. villosus* населяли незаиленные или слабозаиленные пески. *L. naticoides* чаще встречался на песках с примесью ила, что указано и для водоемов Украины (Стадниченко, 1984). Вселенцы преобладают в суммарной численности и биомассе зообентоса Куйбышевского водохранилища на всех типах грунтов, за исключением песка, где биомасса их <50%.

Полихеты обильны в пелофильных биоценозах, и редки – на твердых субстратах ($p=0.02$). Такое же распространение *H. invalida* отмечают другие авторы (Щербина и др., 1997; van der Velde et al., 2002; Eggers, Anlauf, 2008 и др.). *D. bugensis* в верхних плесах Куйбышевского водохранилища встречался чаще на твердых субстратах (66.7%). Однако достоверные различия (*ANOVA*, $p<0.02$) выявлены лишь при сравнении численности *D. bugensis* между твердыми субстратами и песком. Сравнивая оба вида дрейссенид, можно отметить, что на всех типах грунтов по численности преобладал *D. bugensis*, за исключением песка, где он уступал *D. polymorpha*. Вероятно, *D. bugensis* менее избирателен в отношении грунтов. *D. polymorpha* отличался максимальными средними значениями численности на илистом грунте, а биомассы – на заиленном песке. Однако дрейссениды способны прикрепляться к любым твердым субстратам и растениям. Однако показано (Mills et al., 1993), благодаря особой форме кия *D. bugensis* может населять более широкий диапазон водных глубин и типов грунта по сравнению с другим видом.

Как указывалось выше, моллюск *M. colorata* чаще встречался на заиленных песках, где и отмечен максимум его численности и биомассы. Численность моллюска закономерно уменьшалась от твердых к мягким грунтам (r_s ; $p=0.01$). *L. naticoides* относительно не требователен к субстрату. Он достигал максимальных количественных показателей на илах и сильно заиленных песках. Однако, используя анализ *ANOVA*, достоверных различий его показателей между типами грунтов не удалось выявить. Моллюск обитает на различных субстратах (Пирогов, 1972; Jazdzewski, 2002; Mouthon, 2004, 2007).

Песок и слабо заиленный песок – субстраты, где достигаются максимальные значения численности и биомассы основных групп ракообразных в верхних плесах Куйбышевского водохранилища. Гаммариды распределены по типам грунтов относительно равномерно, что объясняется не только эврибионтностью их представителей, но и большим числом видов, различающихся предпочтением того или иного типа субстрата. Бокоплав *Ch. curvispinum* в наших исследованиях встречался чаще на твердых грунтах и песках. Установлены достоверные различия (*ANOVA*, $p<0.02$) численности корофиид лишь между твердыми грунтами и илом. Достоверные отрицательные коэффициенты корреляции в зависимости от типа грунта были выявлены также лишь для этой группы ($p=0.02$). Кумовые ракообразные обычны на илах и песках; на твердых субстратах они не обнаружены. Мизиды *P. ullskyi* и *P. intermedia* в Куйбышевском водохранилище заселяют песчаные мелководья (Бородич, 1979), что наблюдалось и нами.

Бывшие поймы и русла рек (Волги и Камы). В пойменных и русловых частях водохранилища обнаружено 18 и 17 видов-вселенцев соответственно. На обоих участках чаще встречались *D. polymorpha*, *D. bugensis* и *L. naticoides*. На пойме не обнаружены *P. ullskyi* и *P. pectinata*, а в русловой части – *P. vej dovskyi*, *C. fadejewi* и *P. sarsi*. Доля вселенцев в общей численности и биомассе зообентоса была больше, чем у аборигенных видов на обоих участках. Наибольшие значения показателей полихет наблюдались в русловых частях, что объясняется возрастанием количественных показателей *H. invalida* с глубиной. Используя анализ ANOVA, были выявлены статистически достоверные различия численности ($p < 0.03$) и биомассы ($p < 0.02$) полихеты, а также ее доли в количественных показателях зообентоса ($p < 0.01$). Численность *D. polymorpha* максимальна на пойме, а биомасса – в русловой части, где также обилие моллюск *D. bugensis*. Однако достоверные различия показателей между пойменными и русловыми частями не выявились. *L. naticoides* более многочислен на участках бывших пойм Волги и Камы ($p < 0.05$). Максимум показателей гаммарид и кумовых отмечен для русловых участках.

Пространственное распределение. На всех условно выделенных участках верхней части водохранилища обнаружено только 3 вида: *H. invalida*, *D. polymorpha* и *D. bugensis*. На участках выше Казани, Казань и в Камском плесе наибольшей частотой встречаемости выделялись *D. polymorpha* и *L. naticoides*, ниже Казани – *D. polymorpha* и *D. bugensis*, в Волжско-Камском плесе – *D. bugensis* и *D. haemobaphes*. Очень редки в верховье водохранилища *P. vej dovskyi*, *C. fadejewi*, *Ph. acuta*, *P. ullskyi* и *S. cercaroides*, обнаруженные лишь на одном из выделенных участков. Максимальный вклад вселенцев в суммарную численность зообентоса наблюдался на участке, расположенной ниже г. Казани и в Тетюшинском плесе, а минимальный – в р-не г. Казани и Камском плесе. Биомасса вселенцев была больше, чем у аборигенных видов на участке ниже г. Казани, в Волжско-Камском и Тетюшинском плесах. Минимальную численность и биомассу вселенцев в р-не г. Казани можно объяснить относительно худшим качеством воды и донных отложений на этом участке. Как показано (Степанова и др., 2004), экологическая обстановка там неблагоприятная ($ИЗВ=3.09$, загрязненные воды). Полихеты достигали максимума численности и биомассы ниже г. Казани. Достоверные ($p < 0.03$) различия численности *D. polymorpha* выявлены лишь между участками: выше Казани и Камским плесом. В Тетюшинском плесе отмечены минимальные средние значения численности *D. polymorpha* (5 экз/м²) и, напротив, максимальные – *D. bugensis* (5049 экз/м²). Минимальные показатели *D. bugensis* характерны для Камского плеса (ANOVA, $p < 0.03$). Возможно, условия в Камском плесе не совсем благоприятны для этого вида. В Нижнекамском водохранилище он уступает по численности *D. polymorpha* почти в 20 раз. *M. colorata* пока еще не обнаружен в Волжском плесе. *L. naticoides* встречался по всему верховью Куйбышевского водохранилища. Единичные особи этих двух видов отмечены и в Нижнекамском водохранилище (Яковлев и др., 2007). Гаммариды распределены по верхним плесам Куйбышевского водохранилища относительно равномерно. Об этом свидетельствует отсутствие достоверных различий (ANOVA) показателей между участками.

Корофииды редки в Волжско-Камском и Тетюшинском плесах; обильны в р-не г. Казани. Кумовые ракообразные выше Казани не обнаружены. Однако ниже по течению они характеризовались максимальными количественными показателями.

Таким образом, инвазионные виды зообентоса в глубоких частях верховья Куйбышевского водохранилища распределены относительно неравномерно, что, обусловлено влиянием многих факторов, главные из которых, вероятно, – глубина, тип грунта, течение, влияние боковых притоков и др.

Глава 6. СЕЗОННАЯ И МНОГОЛЕТНЯЯ ДИНАМИКА ПОПУЛЯЦИЙ ИНВАЗИОННЫХ ВИДОВ ЗООБЕНТОСА

Сезонная динамика. Встречаемость и количественные показатели фактически всех видов вселенцев в качественных пробах, собранных с помощью ручного сачка на прибрежных мелководьях, минимальны в июне – в период максимального уровня воды в водохранилище. В сообществах тогда доминировали личинки хирономид и водяные клещи (рис. 2).

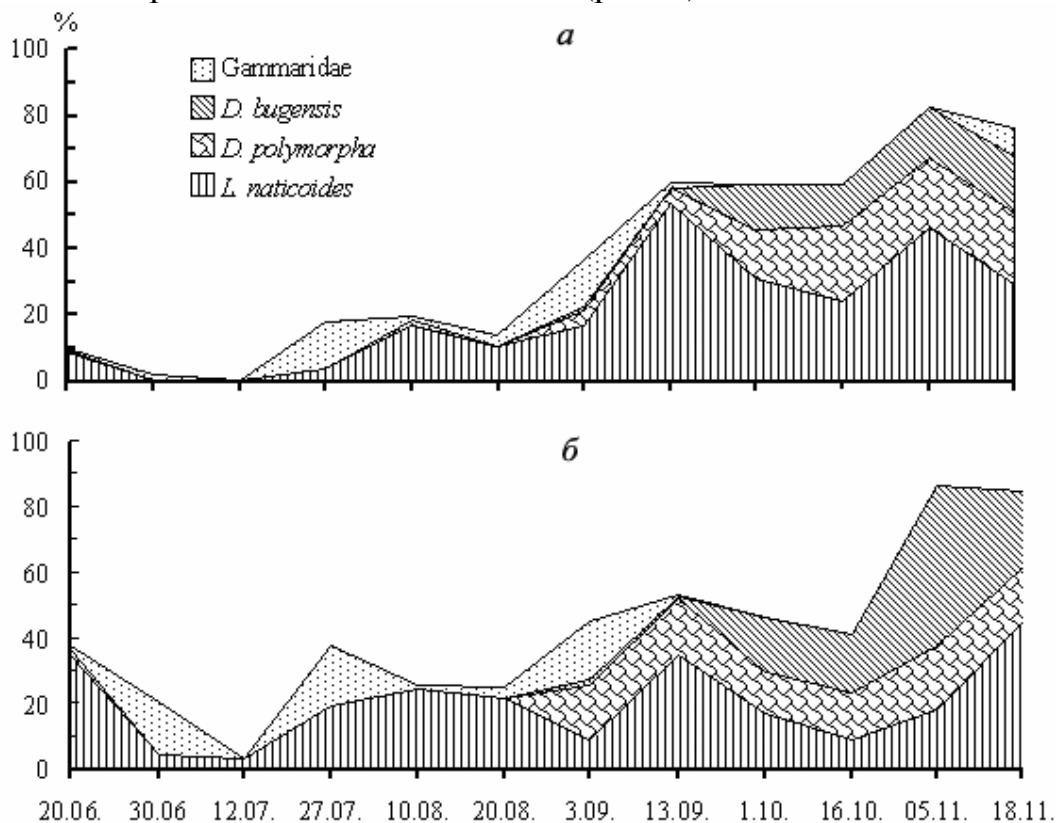


Рис. 2. Сезонная динамика относительной (%) численности (а) и биомассы (б) отдельных таксонов инвазионных видов зообентоса в р-не пос. Новое Аракчино (2007 г.)

Обилие представителей этих групп в условиях затопления водой мелководий можно объяснить их концентрацией в более благоприятных для обитания биотопах (относительно высокая температура воды и субстратов, обилие корма и т.д.). Другие группы беспозвоночных, включая вселенцев, там тогда крайне малочисленны. По мере снижения уровня воды встречаемость *D. polymorpha* повышалась. *D. bugensis*, обитающий в более глубоких частях водохранилища,

начинал чаще встречаться лишь осенью, когда осушались более глубокие участки. В ноябре частота его встречаемости в пробах достигала 100%. Гаммариды летом относительно многочисленны. По сравнению с весной и летом в конце лета и осенью доля вселенцев, особенно *L. naticoides*, ракообразных Cumacea и Corophiidae, в суммарных показателях вселенцев было достоверно ($p < 0.05$) больше. К осени суммарный вклад всех вселенцев в общую численность и биомассу зообентоса превышал 50%. Моллюски *Dreissena* в этот период остаются на суше, в основном погибают или поедаются. Подвижные беспозвоночные, возможно, мигрируют вглубь или зарываются в грунт (Луферов, 1965).

В более глубоких частях водохранилища (глубины < 5 м при НПУ) зообентос не испытывает непосредственных негативных последствий снижения уровня воды. Напротив, он обогащается беспозвоночными, мигрирующими из мелководий. Количественные показатели инвазионных видов в дночерпательных пробах были минимальными летом, особенно в июне (табл. 4 и 5).

Таблица 4. Сезонная динамика средней численности (экз/м²) инвазионных видов зообентоса в верхних плесах Куйбышевского водохранилища

Группа/таксон	V**	VI	VII	VIII	IX	X
Polychaeta	23±6	+	9±8	+	13±7	152±69
<i>L. naticoides</i>	122±53	634±216	140±64	133±85	207±109	105±32
<i>D. polymorpha</i>	245±95	752±233	235±79	276±93	1547±827	1407±198
<i>D. bugensis</i>	97±35	24±11	1575±919	1104±906	3230±966	1874±816
Cumacea	+	+	+	8±4	8±6	31±9
Corophiidae	100±18	12±3	18±7	43±23	110±87	121±53
Gammaridae	92±30	56±23	36±14	59±29	211±80	196±63
Вселенцы*, %	53.9±5.8	52.9±6.9	73.2±6.3	70.6±8.7	92.5±9.8	60.5±4.6

Примечание. Здесь и в табл. 5: * – с учетом всех инвазионных видов; ** – месяцы; + – малочисленны.

Таблица 5. Сезонная динамика средней биомассы (г/м²) инвазионных видов зообентоса в верхних плесах Куйбышевского водохранилища

Группа/таксон	V**	VI	VII	VIII	IX	X
Polychaeta	0.1±0.04	< 0.1	0.1±0.04	< 0.1	0.1±0.1	0.4±0.1
<i>L. naticoides</i>	4.7±1.6	35.7±15.3	3.2±1.5	4.1±2.5	8.3±5.1	5.1±2.2
<i>D. polymorpha</i>	52.1±10.0	114.5±55.4	80.7±26.2	86.3±23.0	367.8±159.6	313.7±108.
<i>D. bugensis</i>	31.3±15.2	13.1±4.9	342.2±209.0	163.1±102.3	520.2±235.2	473.3±201.
Cumacea	< 0.1	< 0.1	< 0.1	< 0.1	< 0.1	0.1±0.04
Corophiidae	1.0±0.3	< 0.01	0.2±0.1	0.1±0.1	0.8±0.5	0.2±0.1
Gammaridae	0.6±0.2	< 0.1	0.7±0.4	0.8±0.4	1.7±0.6	2.6±1.7
Вселенцы*, %	25.8±5.2	11.7±20.4	71.7±7.2	94.4±9.9	85.8±12.8	67.5±5.2

Многолетняя динамика. Частота встречаемости олигохет и моллюсков на мелководьях (качественные пробы) в 1998–2008 гг. возрастала, а у ракообразных наблюдалась обратная тенденция (ANOVA, $p < 0.02$). Корофииды в 2007–2008 гг. не обнаружены. Биомасса *D. polymorpha*, *L. naticoides*, мизид и гамма-

рид в этот период также достоверно ($p<0.04$) уменьшалась. Напротив, у *D. bugensis* она увеличилась в этот период примерно в 4 раза ($p=0.0007$), что, вероятно, подтверждает дальнейшее его распространение в водохранилище.

Частота встречаемости вселенцев в количественных пробах уменьшалась к 2008 г., за исключением *D. bugensis* и *L. naticoides*. Так, она у *D. bugensis* в 2007–2008 гг. достигла 70%, а у *L. naticoides* – 60%. У других видов максимальная встречаемость была отмечена в 2001–2002 гг. В период с 2000 по 2008 гг. количественные показатели сокращались у большинства вселенцев, за исключением *D. bugensis*, численность и биомасса которого возросли в 5.6 и 2.5 раза соответственно. Такая же тенденция отмечена и для биомассы, за исключением *L. naticoides*, у которого численность увеличивалась на фоне обратной тенденции в биомассе. Суммарный вклад вселенцев в численность зообентоса был минимальным в 2001 г., максимальным в 2007–2008 гг. (табл. 6).

Таблица 6. Многолетняя динамика средней численности (экз/м²) инвазионных видов в верхних плесах Куйбышевского водохранилища

Группа/таксон	2000	2001	2002–2003	2007–2008
Polychaeta	96±42	54±26	12±3	10±5
<i>L. naticoides</i>	140±32	117±48	101±31	225±91
<i>D. polymorpha</i>	320±65	173±88	209±46	286±116
<i>D. bugensis</i>	523±108	92±52	924±171	2926±1077
Cumacea	20±5	15±11	6±4	4±3
Corophiidae	62±30	130±53	165±44	6±3
Gammaridae	125±39	90±37	112±26	26±16
Вселенцы всего, %*	54.0±3.7	49.0±6.5	69.5±3.9	89.5±8.2

Глава 7. ВЛИЯНИЕ ДРЕЙССЕНИД НА СОСТАВ И КОЛИЧЕСТВЕННЫЕ ПОКАЗАТЕЛИ ДОННЫХ СООБЩЕСТВ

Оба вида дрейссенид в верхних плесах Куйбышевского водохранилища могут обитать и образовывать консорции отдельно или совместно. Их совместная встреча в пробах отмечена лишь в 26.3% всего количества дночерпательных проб. Выявлены некоторые различия в соотношении численности и биомассы двух видов дрейссенид в сообществах. Так, максимальные показатели *D. bugensis* наблюдались в случаях, когда численность и биомасса *D. polymorpha* находились в пределах 0–10%, минимальные величины при значениях >50% (рис. 3).

Напротив, показатели *D. polymorpha* закономерно повышались по мере увеличения относительной численности и биомассы *D. bugensis*. В сообществах без *D. polymorpha* величины численность и биомасса *D. bugensis* также были небольшими. Выявлена тесная положительная корреляционная связь ($p<0.008$) между численностью и биомассой двух видов дрейссен. Таким образом, при совместном их обитании достигается массовое развитие обоих видов. Из всего этого можно заключить, что, по-видимому, они требовательны к одинаковым условиям среды обитания и, несмотря на возможную конкуренцию как фильтраторов между собой, их сосуществование – благоприятный фактор для них.

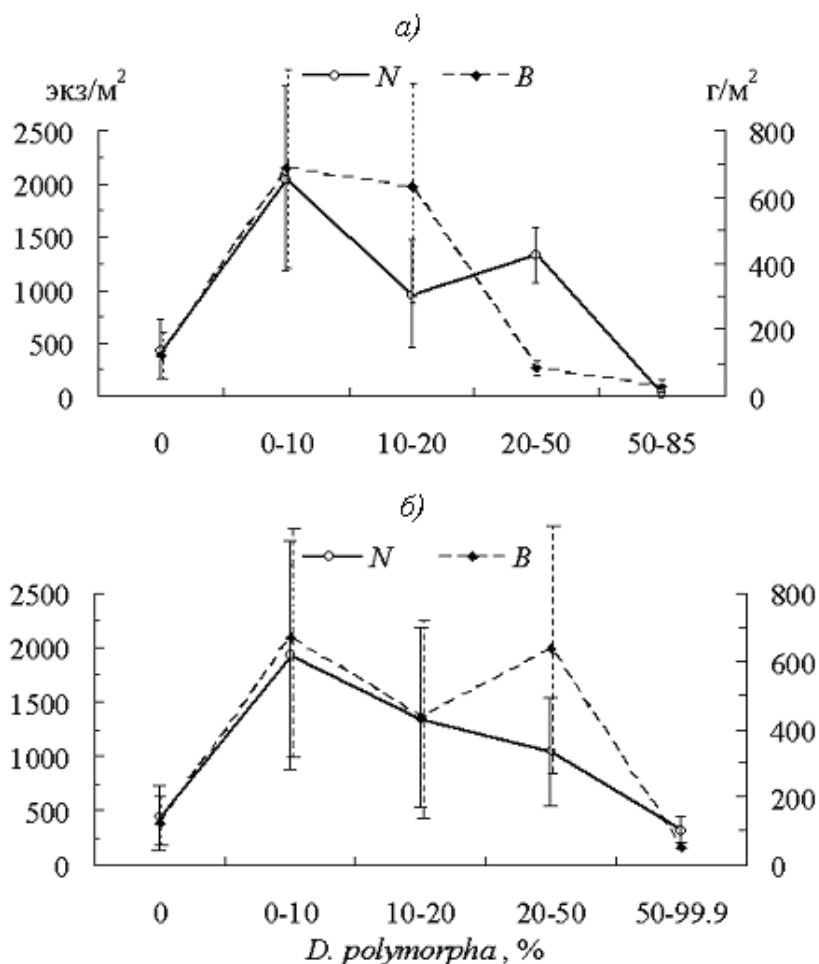


Рис. 3. Зависимость численности (а) и биомассы (б) *D. bugensis* при различном вкладе *D. polymorpha* в общие количественные показатели зообентоса верхних плесов Куйбышевского водохранилища

В сообществах *D. polymorpha* рассматриваемой акватории Куйбышевского водохранилища выявлено около 100 видов беспозвоночных, несколько меньше, чем в сообществах без дрейссенид (119). В консорциях, где доля *D. polymorpha* превышала 50% суммарной биомассы, обнаружен 51 таксон, а *D. bugensis* – 37, а если таковые образовывали оба вида вместе – 77.

Из аборигенных видов в консорциях дрейссенид (доля их >50% суммарной биомассы) рассматриваемой части Куйбышевского водохранилища чаще других встречались *Viviparus viviparus*, *Limnodrilus hoffmeisteri*, *Erpobdella octoculata*, *Procladius*, *Chironomus plumosus*, *Cryptochironomus* гр. *defectus*, из вселенцев – *H. invalida*, *L. naticoides*, *Ch. curvispinum*, *D. haemobaphes* и *P. pectinata*.

В целом выявлено достоверное ($p < 0.0001$) уменьшение численности и биомассы олигохет в консорциях дрейссенид и, напротив, повышение у пиявок, большинства видов амфипод и личинок *C.* гр. *defectus*. Однако для хирономид, а также двукрылых и насекомых характерна отрицательная корреляционная связь с количественными показателями дрейссенид ($p < 0.01$). За исключением личинок хирономид родов *Chironomus* и *Procladius* и олигохеты *L. hoffmeisteri* остальные виды характеризовались большей численностью и биомассой в присутствии дрейссенид. Разнообразие, суммарные количественные показатели обилия и средняя масса тела беспозвоночных там также были выше (табл. 7).

Таблица 7. Разнообразие, численность (N), биомасса (B) и средняя масса тела бентосных организмов (W) в сообществах с дрейссенидами и без них

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

* – здесь и в табл. 8 – без учета дрейссенид

Однако когда доля дрейссенид и, особенно *D. bugensis*, превышала 50% суммарной биомассы сообществ, т.е. в консорциях, наблюдались минимальные показатели разнообразия, численности и биомассы других беспозвоночных (табл. 8). В консорциях *D. polymorpha*, где вклад его превышал 50% биомассы, суммарные количественные показатели других беспозвоночных, в основном выше по сравнению с *D. bugensis* ($p < 0.05$).

Таблица 8. Разнообразие, численность (N), биомасса (B) и средняя масса тела (W) бентосных беспозвоночных с различным вкладом (%) дрейссенид в общую биомассу сообществ

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±1364.2	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

Корофииды *Ch. curvispinum* чаще встречались в консорциях *D. polymorpha*, что подтверждается данным других авторов (Greenwood et al., 2001; Devin et al., 2003; Grabowski et al., 2003; Алексеевна, Истомина, 2008). Напротив, встречаемость *D. haetobarphes* была выше в консорциях *D. bugensis* (61.5%). Выявлена положительная корреляция между их количественными показателями ($p < 0.01$). Частота встречаемости этого бокоплава в друзах *D. polymorpha* составила

лишь 12.5%. Возможно, причина различий заключается в том, что наиболее крупный (длина тела – 7.3 ± 0.2 мм; 2–17 мм) среди бокоплавов *D. haemobaphes* предпочитает друзы *D. bugensis*, отличающегося от другого вида моллюска более крупными размерами раковины (табл. 9). Возможно, раковины живых, а также пустые раковины *D. bugensis* более благоприятны для бокоплава в качестве убежища.

Таблица 9. Средняя, минимальная и максимальная длина (*L*), высота (*H*), ширина (*B*) раковины и масса тела (*W*) дрейссенид в верхних плесах Куйбышевского водохранилища

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)

Для других видов ракообразных со сравнительно меньшими размерами тела, этот фактор может не иметь такого значения; они часто встречались и в консорциях *D. polymorpha*, размеры раковины которого меньше (*ANOVA*, $p < 0.04$).

Максимальные количественные показатели у *L. naticoides* также отмечены в пробах, содержащих дрейссенид (169 экз/м² и 11.1 г/м²; без них – 73 экз/м² и 6.7 г/м²). В друзах, которые оказывались в сентябре-октябре на мелководье, этот моллюск преобладал также по численности (без учета дрейссенид). Ему существенно уступали пиявки, водяные клещи и хирономиды.

Численность и биомасса пиявок, брюхоногих и двустворчатых моллюсков (без учета дрейссенид) увеличивались по мере возрастания доли обоих видов дрейссенид до 50%, и затем уменьшались. Соответствующие показатели полихет, олигохет и хирономид различались в зависимости от вида дрейссенид. Например, у олигохет и хирономид они резко уменьшались по мере возрастания вклада *D. bugensis* в количественные показатели сообществ. Средняя масса тела беспозвоночных также закономерно увеличивалась с ростом доли дрейссенид лишь до достижения ими 50% общей биомассы сообществ.

Несмотря на то, что ряд групп вселенцев и дрейссениды обитают совместно, в целом при максимальном вкладе моллюсков в общие количественные показатели (> 50%), т.е. в консорциях, численность и биомасса других инвазионных видов уменьшаются.

Достоверные ($p < 0.01$) положительные корреляционные связи (r_s) выявлены между численностью *D. polymorpha* и таковой Hirudinea, *V. viviparus*, *L. naticoides*, Gastropoda, Sphaeridae, *Unio*, Corophiidae, Gammaridae, Amphipoda, Crustacea. Подобные связи ($p < 0.01$) между численностью *D. bugensis* обнаружены лишь с 5 таксонами (Hirudinea, *Viviparus*, Gammaridae, Amphipoda, Crustacea). Сравнение численности и биомассы ряда систематических групп в зависимости от вариантов (1 – без дрейссенид, 2 – доля дрейссенид 0.1–10.0% суммарной биомассы, 3 – 10.1–50.0%, 4 – >50%) с использованием *ANOVA* выявило, что чаще всего обнаруживаются достоверные различия между 1 и 2 вариантами, а также между 1–2 и 4.

Различия в численности выявлены для большего числа таксонов при сравнении вариантов на примере *D. polymorpha*, чем – *D. bugensis*. Причина подобных отличий, возможно, заключается в том, что консорции *D. bugensis* менее благоприятны для обитания других беспозвоночных (за исключением *D. haemobaphes*). По результатам экспериментальных исследований с различной концентрацией хлореллы показано (Щербина, 2009), что при низкой численности водорослей скорость фильтрации *D. bugensis* достоверно превышает таковую *D. polymorpha*. Во-вторых, первый вид утилизирует пищу эффективнее. Вероятно, агглютинаты и фекалии *D. polymorpha* – более ценная пища для других обитателей консорций. Возможно, в основе формирования различной структуры сообществ двух видов дрейссенид в зависимости от их обилия лежат наряду с топическими и другими связями, трофические условия, а именно, количество и пищевая ценность продуктов выделения двух видов *Dreissena*, литературных данных по которым автору не удалось обнаружить.

Также выявлены различия при сравнении численности и биомассы бентосных вселенцев (без дрейссенид) в зависимости от относительной биомассы двух видов дрейссенид. Численность вселенцев возрастала с ростом вклада дрейссенид, особенно *D. bugensis*, 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.

Трофическая структура сообществ дрейссенид. В консорциях дрейссенид рассматриваемой части Куйбышевского водохранилища велика роль фитодетритофагов-фильтраторов (99.9%). В сообществах без дрейссенид доля этой группы несколько ниже (78.2%). Подавление других фильтраторов, особенно представителей аборигенных, и трофических групп в консорциях дрейссенид отмечено многими авторами для различных водоемов (Дрейссена..., 1994; Lauer, Spacie. 2004; Burlakova et al., 2005; Щербина, 2009).

Таким образом, консорции дрейссенид представляют собой сообщества с относительно однородными условиями среды. В целом они благоприятны для их обитателей. Однако при отсутствии дрейссенид сообщества более разнообразны и отличаются друг от друга видовым составом и структурой в зависимости от типа грунта и других факторов. Консорции существенно отличались от сообществ без дрейссенид. Основные признаки консорций следующие: высокая численность и биомасса, обилие вселенцев (ракообразных и ряда групп моллюсков), низкие количественные показатели аборигенных видов, за исключением пиявок, ряда видов двустворчатых моллюсков и личинок хирономид. Судя по большему числу выявленных таксонов и по специфике распределения количественных показателей групп, консорции, образованные *D. polymorpha* более благоприятны для остальных их обитателей. Дрейссениды стали мощными факторами, влияющими на структуру донных сообществ. Однако при высокой степени доминирования дрейссенид, в большей степени – *D. bugensis*, – сокращаются разнообразие и количественные показатели других видов, особенно

аборигенных. Основу трофической структуры консорциев формируют фитоде- ритофаги-фильтраторы. Исходя из литературных данных (Кондратьев, 1962; Львова, 1977; Алексеевнина, Гореликова, 1988; Дрейссена ..., 1994; Karataev et al., 1997; по: Millane et al., 2008), с учетом географического положения Куйбышевского водохранилища, а также преобладания в популяциях дрейссенид более активного фильтратора *D. bugensis* (Пряничникова, Щербина, 2008), за среднюю величину фильтрационной активности 1 г сырой массы двух видов дрейссенид в Куйбышевском водохранилище мы приняли равной 50 мл/ч. С учетом объема воды (Куйбышевское ..., 2008) и средней биомассы двух видов моллюсков рода *Dreissena*, подсчитано, что они профильтровывают при температуре воды около 20°C весь объем воды двух верхних плесов водохранилища примерно в течение 50 суток. Таким образом, дрейссениды оказывают огромное влияние на формирование современной структурно-функциональной организации не только донных сообществ, но и, вероятно, экосистемы водохранилища в целом.

ВЫВОДЫ

1. В зообентосе верхних плесов Куйбышевского водохранилища в 1998-2008 гг. выявлено 30 инвазионных видов, из которых полихет – 3, олигохет – 2, пиявок – 1, моллюсков – 5, ракообразных – 19; пять видов (*Potamothenis heuscheri*, *Physella acuta*, *Dikerogammarus villosus*, *Stenocoma cercaroides* и *Pontogammarus robustoides*) указаны для водоема впервые.

2. Доля инвазионных видов в качественных пробах из прибрежных мелководий составляет в среднем 34.6% суммарной численности и 47.1% биомассы зообентоса; в количественных пробах – 68.9 и 67.6% (в среднем 1750 экз/м² и 537.7 г/м²); основу численности и, особенно, биомассы донных сообществ глубоководных участков формируют моллюски *Dreissena bugensis*, *D. polymorpha*, в меньшей степени *Lithoglyphus naticoides*; пространственное распределение вселенцев, особенно, дрейссен и гаммарид неоднородно и они более многочисленны в глубоких частях водохранилища; максимальная численность и биомасса вселенцев, особенно моллюсков, характерна для твердых субстратов, ракообразных – песков, полихет – илов.

3. Выявлена многолетняя тенденция возрастания частоты встречаемости, численности и биомассы у *D. bugensis*, а у *Hypnia invalida*, *D. polymorpha*, мизид, корофиид и гаммарид – уменьшения.

4. Совместное обитание двух видов дрейссенид отмечено в 26.3% дночерпательных проб. Максимальная численность и биомасса *D. bugensis* наблюдаются в сообществах, где показатели *D. polymorpha* находятся в пределах 0–10%, а его показатели закономерно повышаются по мере роста доли *D. bugensis*.

5. Число выявленных таксонов беспозвоночных минимально в консорциях, образованных *D. bugensis* (37) и *D. polymorpha* (51), максимально в сообществах, где представлены оба вида (77); разнообразие закономерно уменьшается по мере возрастания вклада дрейссенид (особенно *D. bugensis*) в количественные показатели сообществ; в консорциях дрейссенид обычны как инвазионные,

так и аборигенные виды; дрейссениды формируют основу группы фитодетритофагов-фильтраторов, доля которых составляет 99.9% биомассы зообентоса.

ОСНОВНЫЕ ПУБЛИКАЦИИ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

В изданиях, рекомендованных ВАК

Яковлев В.А., Ахметзянова Н.Ш., Латыпова В.З., Иванов Д.В., Яковлева А.В. Экологические проблемы охраняемых рек Меши, Казанки и Свяги (на примере зообентоса) // Журнал «Изв. Самарского НЦ РАН». 2004. Ч. 2. С. 377–382.

Яковлева А.В., Яковлев В.А., Сабиров Р.М. Бентосные вселенцы и их распределение в верхней части Куйбышевского водохранилища // Ученые зап. Казан. ун-та. Сер. Естественные науки. 2009. Т. 151, кн. 2. С. 231–243.

В прочих изданиях

Яковлев В.А., Яковлева А.В., Сабиров Р.М. Бентосные вселенцы и их роль в функционировании экосистем Куйбышевского и Нижнекамского водохранилищ // Экология и научно-технический прогресс: Материалы докл. III Международн. научно-практической конф. студентов, аспирантов и молодых ученых. Пермь, 2005. С. 133–135.

Яковлева А.В. Фауна и распространение бентосных вселенцев в Куйбышевском водохранилище // Сб. статей по результатам итоговой конф. КГУ. Казань: Изд-во КГУ, 2005. С. 12–14.

Яковлев В.А., Яковлева А.В. Виды-вселенцы в донных сообществах Куйбышевского и Нижнекамского водохранилищ // Современные аспекты экологии и экологического образования: материалы докл. Всероссийской науч. конф. Казань, 2005. С. 320–322.

Яковлева А.В., Яковлев В.А., Сабиров Р.М., Ахметзянова Н.Ш. Биоразнообразие и структурная организация зообентоса мелководной зоны Куйбышевского водохранилища // Экология и научно-технический прогресс: Материалы докл. IV Международн. научно-практической конф. студентов, аспирантов и молодых ученых. Пермь, 2005. С. 288–292.

Яковлева А.В., Яковлев В.А., Сабиров Р.М. Состав и особенности распределения высших ракообразных в Куйбышевском водохранилище // Биоразнообразие сообществ морских и пресноводных экосистем России Материалы докл. VI Всероссийской школы по морской биологии. Мурманск, 2007. С. 191–197.

Яковлева А.В. Особенности пространственного распределения *Dreissena bugensis* (Andrusov, 1847) и *D. polymorpha* (Pallas, 1771) в Куйбышевском водохранилище // Биология внутренних вод: Материалы докл. XIII Международной молодежной школы-конф. Рыбинск: Рыбинский Дом печати, 2007. С. 307–314

Яковлева А.В., Яковлев В.А., Сабиров Р.М. Распределение основных групп высших ракообразных в Куйбышевском водохранилище // Экология и научно-технический прогресс: материалы докл. VI Международной научно-

практической конф. студентов, аспирантов и молодых ученых. Пермь, 2007. С. 126–130.

Яковлев В.А., Яковлева А.В., Сабиров Р.М., Современное состояние зообентоса Куйбышевского и Нижнекамского водохранилищ в связи с возрастанием роли чужеродных видов // Эколого-биологические проблемы вод и биоресурсов: пути решения: Сб. науч. трудов Всероссийской конф. Ульяновск, 2007. С. 199–202.

Яковлев В.А., Яковлева А.В. Распространение и особенности роста моллюсков *Dreissena polymorpha* и *D. bugensis* в Куйбышевском и Нижнекамском водохранилищах // Дрейссениды: эволюция, систематика, экология: лекции и материалы доклада I Международной школы-конф. Борок: Ярославский печ. двор, 2008. С. 157–161.

Яковлев В.А., Яковлева А.В., Ахметзянова Н. Ш., Сабиров Р. М. Пространственное распределение чужеродного вида *Lithoglyphus naticoides* C. Pfeiffer, 1828 в Волжском плесе Куйбышевского водохранилища // Биология: традиции и инновации в XXI веке: Материалы докл. I Всероссийского конгр. студентов и аспирантов-биологов «Симбиоз Россия-2008» с международным участием. Казань: Изд-во КГУ, 2008. С. 127.

Яковлева А.В., Яковлев В.А., Сабиров Р.М. Полихета *Hypania invalida* (Grube, 1860) в Волжском плесе Куйбышевского водохранилища // Экология и научно-технический прогресс: материалы докл. 7-й международной научно-практической конф. студентов, аспирантов и молодых ученых. Пермь: Пермь гос. ун-т, 2008. С. 312–316.

Yakovleva A.V. Dreissena mussels in Kuybyshev Water Reservoir and their impact on zoobenthos communities (Tatarstan republic) // 3rd International student conference «Biodiversity and Functioning of Aquatic Ecosystems in the Baltic Sea Region»: Klaipeda, 2008. P. 123–124.

Яковлев В.А., Ахметзянова Н.Ш., Яковлева А.В. Встречаемость, распределение и размерно-весовые характеристики *Lithoglyphus naticoides* (Gastropoda: Hydrobiidae) в верхней части Куйбышевского водохранилища // Российский журнал биологических инвазий. 2009. № 1. С. 39–51.

Yakovleva A.V. Fauna and distribution of Malacostraca crustaceans in Kuybyshev water Reservoir (Volga River, Russia) // Abstracts of the 13th annual Symp. for Biology Students of Europe “SimBioSE 2009” Kazan, 30 Jul.–8 Aug. 2009. Kazan: Kazan State University Press, 2009. P. 123–124.

Яковлев В.А., Яковлева А.В. Полихета *Hypania invalida* (Polychaeta: Ampharetidae) в Куйбышевском водохранилище: распределение, размерно-весовые характеристики // Российский журнал биологических инвазий. 2010 (в печати).

Yakovlev V., Yakovleva A., Mezikova D. A new record of the North American gastropod *Physella acuta* (Draparnaud, 1805) from the Kuybyshev Water Reservoir, Russia // Biological Invasions. 2010 (в печати).