

УДК 574.587(282.247.41)

АНАЛИЗ ЗАКОНОМЕРНОСТЕЙ ОРГАНИЗАЦИИ КОМПЛЕКСОВ ВИДОВ МАКРОЗООБЕНТОСА ПОНТО-КАСПИЙСКОГО И ПОНТО-АЗОВСКОГО ПРОИСХОЖДЕНИЯ В ВОДОХРАНИЛИЩАХ СРЕДНЕЙ И НИЖНЕЙ ВОЛГИ

© 2019 г. Е. М. Курина^а, *, Д. Г. Селезнев^б

^аИнститут экологии Волжского бассейна РАН,
Россия, 445003, Самарская обл., Тольятти, ул. Комзина, 10

^бИнститут биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН,
Россия, 152742, Ярославская обл., Некоузский р-н, п. Борок

*e-mail: ekaterina_kurina@mail.ru

Поступила в редакцию 12.02.2018 г.

После доработки 27.04.2018 г.

Принята к публикации 15.05.2018 г.

В результате исследований макрозообентоса в водохранилищах Средней и Нижней Волги выявлены устойчивые ценотические комплексы понто-каспийских и понто-азовских видов, характеризующихся консорционными взаимодействиями. Установлено, что ведущая средообразующая роль в донных сообществах принадлежит массовым видам моллюсков *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771) и *D. bugensis* (Andrusov, 1897). Представлен анализ закономерностей образования взаимно согласованных пар видов понто-каспийского и понто-азовского комплексов в разнотипных водоемах.

Ключевые слова: понто-каспийские виды, понто-азовские виды, макрозообентос, консорции, приуроченность видов, сопряженные инвазии, волжские водохранилища

DOI: 10.1134/S0367059719010050

До зарегулирования р. Волги состав донных организмов был типичным для равнинной реки, однако в отличие от рек других бассейнов представители понто-каспийской фауны, проникая в речную систему, образовывали местами специфические биоценозы [1]. С созданием системы водохранилищ произошла перестройка речных сообществ в связи с заилением биотопов. Прежде всего широко расселились моллюски рода *Dreissena*, которые изменяют и впоследствии определяют структуру гидробиоценозов [2]. Резкий рост числа чужеродных видов понто-каспийского и понто-азовского происхождения начался с 1980–1990 гг. в связи как с естественными процессами расселения видов, так и хозяйственной деятельностью человека: развитием судоходства и акклиматизацией каспийских ракообразных и полихет в целях повышения продуктивности водоемов [3].

Под названием “пonto-каспийского” и “пonto-азовского” комплексов подразумеваются специфические комплексы видов, характерные для понто-каспийского и понто-азовского бассейнов, которые по своему систематическому положению резко отличаются как от морской, так и от пресноводной фауны и образующие особые груп-

пы видов, роды и даже семейства, что объясняется длительностью развития фаунистических групп этих бассейнов в условиях изоляции от океана [4]. Действительно, при анализе экологических и биологических характеристик понто-азовской и особенно понто-каспийской фауны возникает представление об определенной обособленности этих видов. К таким характеристикам относят относительную эврибионтность, эвригалинность, высокую генетическую вариабельность, эврифагию, высокую устойчивость к загрязнению среды [5–7 и др.]. Вместе с этим среди причин, обусловивших натурализацию чужеродных видов, рядом авторов указывается наличие успешной стратегии размножения [8, 9]. Дискуссионным остается вопрос о происхождении этих комплексов в водоемах Волги и Камы и возможном расселении видов в результате одной из трансгрессий Каспия [4].

Цель настоящей работы – оценка таксономического состава, структурных характеристик и ассоциативности видов бентоса понто-каспийского и понто-азовского комплексов с использованием статистических методов в водохранилищах Средней и Нижней Волги. Были поставлены следующие задачи: проанализировать состав и коли-



Рис. 1. Схема станций отбора проб в волжских водохранилищах.

ческие характеристики чужеродных видов; оценить роль редких и единичных видов в структуре ценоза вселенцев; выявить пары взаимно приуроченных видов; проанализировать закономерности образования ценотических комплексов и консорциев понто-каспийских и понто-азовских видов в разнотипных водоемах.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследовали пробы зообентоса из глубоководных и прибрежных ($h < 3.0$ м) участков Волгоградского, Саратовского, Куйбышевского, Чебоксарского и Горьковского водохранилищ (рис. 1). Отбор проб в Волгоградском водохранилище проведен в ходе экспедиционных исследований в 2005, 2011 и 2016 гг. на 24 станциях (число проб $N = 40$), в Саратовском – в 2009–2011, 2014, 2016 гг. на 45 станциях ($N = 108$), в Куйбышевском – в 2009–2011, 2014–2016 гг. на 40 станциях ($N = 113$), в Чебоксарском – в 2016 г. на 14 станциях ($N = 20$), в Горьковском в 2016 г. – на 18 станциях ($N = 35$). Всего за период исследований 2005–2016 гг. в водохранилищах Волжского каскада собрано и обработано 316 количественных и качественных проб зообентоса. При построении дендрограммы сходства видового состава чужеродных видов

бентоса водохранилищ Средней Волги и Камы также использовались данные о видовой структуре донных сообществ Нижнекамского, Воткинского и Камского водохранилищ, полученные в ходе экспедиционных исследований 2016 г. (45 проб бентоса).

Количественные пробы отбирали дночерпателем Экмана-Берджи с площадью захвата 250 и 400 см² по 2 подъема на станции и дночерпателем ДАК-100 (100 см² × 8). Качественные пробы отбирали гидробиологическим скребком с длиной ножа 20 см и драгой с длиной ножа 40 см (размер ячеи 0.23 мм). Сбор и обработка материала проведены с использованием стандартных гидробиологических методов [10, 11].

Для анализа структуры сообществ бентоса определяли число видов, частоту встречаемости, соотношение численности и биомассы отдельных таксонов. При оценке частоты встречаемости условно выделены пять категорий видов: М – массовый (>51%); О – обычный (31–50%); В – часто встречающийся (16–30%); Р – редкий (5–15%); Е – единичный (<5%).

Для определения пар взаимно приуроченных видов использовали индекс С-заполнения (Checkerboard score) [12]. Нуль-модели для проверки статистической значимости индекса С-заполнения строили методом Монте-Карло с 1000 перестановками по алгоритму FE (Fixed-Equiprobable) [13, 14] и доверительными границами [0.01–0.99]. Если наблюдаемое значение индекса выходило за нижнюю границу доверительного интервала плотности распределения смоделированного значения, индекс признавался значимо отличающимся от случайного, а виды – приуроченными, если индекс превышал верхнюю границу – значимо несовместимыми. Вторично значимость оценивали Z-тестом Фишера [15] с уровнем значимости $p < 0.05$. Дополнительно взаимную приуроченность видов оценивали по значению индекса Шюттера $V [0 : 2]$ (значения, стремящиеся к 0, говорят несовместимости видов, около 1 – о случайном совпадении местообитаний, стремящиеся к 2 – о приуроченности видов), а также по показателю нормированного совместного обнаружения видов (при $N1N2.scaled = 1$ приуроченность максимальна).

При построении дендрограммы сходства видового состава чужеродных видов бентоса водохранилищ Средней Волги и Камы использовали бинарную меру расстояния и алгоритм Варда. Граф ценотических комплексов понто-каспийских и понто-азовских видов строили алгоритмом Kamada-Kawai [16], группировку вершин осуществляли алгоритмом многоуровневой оптимизации модулярности (multi-level optimization of modularity) [17]. Данные подготовлены в программе MS Excel, вычисления выполнены в программе

статистического анализа R3.3 с использованием пакетов EcoSimR, igraph и vegan. Исходные данные и код вычислений в R могут быть загружены с сайта ИБВВ РАН: ibiw.ru/upload/staff/267/coobs.zip.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Водохранилища Средней и Нижней Волги характеризуются значительным распространением видов понто-каспийского и понто-азовского комплексов, в основном ракообразных (табл. 1). Среди чужеродных видов также отметим байкальских амфипод *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing, 1899), которые в 1960–1970-х гг. были интродуцированы в ряд водоемов России для повышения их рыбопродуктивности [18], а также двустворчатых моллюсков *Corbicula fluminea* Muller, 1774, нативным ареалом которых являются реки Юго-Восточной Азии. Во всех водохранилищах Средней и Нижней Волги отмечены моллюски рода *Dreissena* – *D. bugensis* (Andrusov, 1897) и *D. polymorpha* (Pallas, 1771), которые образуют консорции с двумя видами полихет – *Hypania invalida* (Grube, 1860) и *Hypaniola kowalewskii* (Grimm, 1877), а также с пиявками *Archaeobdella esmonti* Grimm, 1876. Общее число чужеродных видов в водохранилищах Средней и Нижней Волги составляет 6–20% от таксономического состава бентоса, при этом их доля превышает 90% от общей средней биомассы донных сообществ.

Анализ количественных показателей чужеродных видов в водохранилищах Средней и Нижней Волги (табл. 2) выявил следующие общие черты: пелофильный (профундальный) ценоз вселенцев по биомассе представлен одним доминантом – моллюском *Dreissena bugensis* (до 98% биомассы на данном типе биотопа); доминантами псаммофильного (прибрежного) ценоза являются в основном два вида – моллюски *Lithoglyphus naticoides* (66–90% биомассы) и *Dreissena polymorpha* (12–22%). Исключение составляет Саратовское водохранилище, где на галечно-песчаных грунтах побережья, как и на русле, значительно преобладают моллюски *Dreissena bugensis* (58%, см. табл. 2). Эти виды зачастую являются средообразующими в водохранилищах и создают ценотические комплексы с полихетами, амфиподами и кумовыми ракообразными.

Число чужеродных видов последовательно увеличивается от северных водохранилищ волжского каскада к южным (см. табл. 1). Дендрограмма сходства видового состава вселенцев волжских и камских водохранилищ образует три кластера (рис. 2). Первый кластер характеризует сообщество нижеволжских водохранилищ (Волгоградское и Саратовское), а также в значительной степени Куйбышевское, в которых большую роль играют многочисленные каспийские ракообразные (мизиды, амфиподы и кумовые) (см.

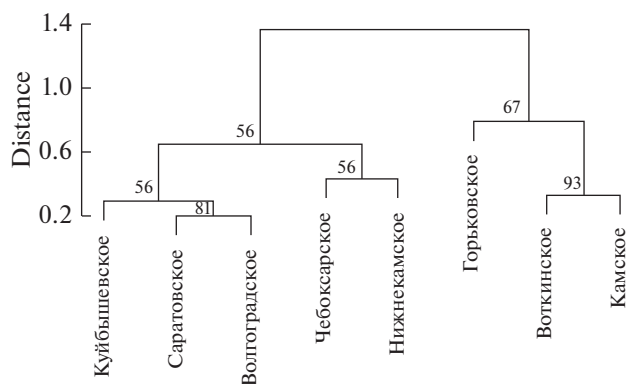


Рис. 2. Дендрограмма сходства видового состава чужеродных видов бентоса водохранилищ Средней Волги и Камы.

табл. 1). Второй кластер (Чебоксарское и Нижнекамское водохранилища) характеризуется преобладанием в сообществах макрозообентоса моллюсков рода *Dreissena*, массовым развитием корофиид, а в прибрежье – амфипод *Pontogammarus robustoides* и *Dikerogammarus villosus*. Отдельный кластер образуют сообщества “северных” водохранилищ – Воткинского, Камского и Горьковского, где число понто-каспийских и понто-азовских вселенцев значительно сокращается (до 8–9 видов). Вместе с тем особенностью верхнекамских водохранилищ является массовое обитание понто-каспийских амфипод *Dikerogammarus haemobaphes*, а Горьковского – возрастание доли байкальских амфипод *Gmelinoides fasciatus* в донных сообществах прибрежных биотопов водоема.

Количественная оценка межвидовых взаимодействий, используемых для выделения пар потенциально сопряженных видов в водохранилищах, представлена в табл. 3. Высокая вероятность совместного обнаружения видов определяется их биологическими и экологическими особенностями, специфичностью занимаемых ими биотопов, а также средообразующей ролью ключевых видов бентоса (моллюски рода *Dreissena* в водохранилищах). Так, практически для всех изученных водоемов наблюдается закономерная положительная связь пелофильных моллюсков *Dreissena bugensis* и полихет *Hypania invalida*, а также *D. bugensis* и амфипод *Dikerogammarus haemobaphes* на глубоководных участках водоема. Эти виды связывают не только топические, но и трофические взаимодействия, так как продукты жизнедеятельности моллюсков (агглютинаты, фекальные пеллеты) служат источником пищи для отмеченных детритофагов [19]. Вместе с тем *Dreissena polymorpha* образует консорционные связи не с пелофильным, а псаммопелофильным комплексом видов: корофидами *Chelicorophium sowinskyi*, *C. curvispinum*, кумовыми раками *Pseudocuma cercaroides* и

Таблица 1. Состав и частота встречаемости чужеродных видов макрозообентоса водохранилищ Средней и Нижней Волги

Таксоны	Код	Происхождение	Водохранилище				
			Г.В.	Ч.В.	К.В.	С.В.	В.В.
Oligochaeta							
<i>Potamothrix vej dovskyi</i> Hrabě, 1941	PtmV	ПК	0	5 (P)	11(P)	21(B)	8(P)
Polychaeta							
<i>Hypania invalida</i> (Grube, 1860)	HypI	ПК	34(O)	50(O)	64(M)	35(O)	50(O)
<i>Manayunkia caspica</i> (Annenkova, 1929)	ManC	ПК	0	0	1(E)	0	0
<i>Hypaniola kowalewskii</i> (Grimm, 1877)	HypK	ПК	6(P)	5(P)	3(E)	1(E)	3(E)
Hirudinea							
<i>Archaeobdella esmonti</i> Grimm, 1876	ArcE	ПК	15(P)	15(P)	20(B)	15(P)	20(B)
<i>Caspiobdella fadejewi</i> (Epstein, 1961)	CspF	ПА	0	0	1(E)	1(E)	0
Crustacea							
<i>Paramysis ullskyi</i> Czerniavsky, 1882	PrmU	ПК	0	0	3(E)	10(P)	3(E)
<i>P. lacustris</i> (Czerniavsky, 1882)	PrmL	ПК	0	0	6(P)	12(P)	3(E)
<i>P. intermedia</i> (Czerniavsky, 1882)	PrmI	ПК	0	0	1(E)	1(E)	1(E)
<i>Katamysis warpachowskyi</i> Sars, 1893	KtmW	ПК	0	0	3(E)	13(P)	3(E)
<i>Limnomysis benedeni</i> Czerniavsky, 1882	LmnB	ПК	0	0	0	3(E)	1(E)
<i>Pterocuma rostrata</i> (Sars, 1894)	PtrR	ПК	0	0	0	14(P)	25(B)
<i>P. sowinskyi</i> (Sars, 1894)	PtrS	ПК	0	0	14(P)	17(B)	13(P)
<i>P. pectinata</i> Sowinsky, 1893	PtrP	ПК	0	0	0	0	3(E)
<i>Pseudocuma cercaroides</i> Sars, 1894	PsdC	ПК	0	0	8(P)	10(P)	3(E)
<i>Caspiocuma campylaspoides</i> (Sars, 1897)	CasC	ПК	0	0	1(E)	1(E)	0
<i>Dikerogammarus haemobaphes</i> (Eichwald, 1841)	DkrH	ПК	0	30(B)	20(B)	20(B)	13(P)
<i>D. villosus</i> (Sowinsky, 1894)	DkrV	ПА	0	15(P)	3(E)	3(E)	3(E)
<i>D. caspius</i> (Pallas, 1771)	DkrC	ПК	0	0	1(E)	8(P)	10(P)
<i>Pontogammarus robustoides</i> (Sars, 1894)	PntR	ПК	0	10(P)	11(P)	15(P)	20(B)
<i>P. maoticus</i> (Sowinsky, 1894)	PntM	ПК	0	5(P)	4(E)	16(B)	3(E)
<i>Obesogammarus obesus</i> (Sars, 1896)	ObsO	ПК	0	10(P)	4(E)	17(B)	15(P)
<i>Stenogammarus dzjubani</i>							
Mordukhay-Boltovskoy et Ljakhov, 1972	StnD	ПК	0	0	8(P)	24(B)	15(P)
<i>S. similis</i> (Sars, 1894)	StnS	ПК	0	0	0	1(E)	10(P)
<i>S. deminutus</i> (Stebbing, 1906)	StnD	ПК	0	0	0	0	3(E)
<i>Pandorites platycheir</i> (Sars, 1896)	PndP	ПК	0	0	1(E)	0	25(B)
<i>Shablogammarus chablensis</i> (Carausu, 1943)	ShbC	ПА	0	0	13(P)	8(P)	3(E)
<i>Chaetogammarus warpachowskyi</i> (Sars, 1894)	ChtW	ПК	0	0	1(E)	24(B)	15(P)
<i>C. ischnus</i> (Stebbing, 1898)	ChtI	ПК	0	0	0	2(E)	0
<i>Gmelinoides fasciatus</i> (Stebbing, 1899)	GmlF	Б	31(O)	10(P)	3(E)	0	3(E)
<i>Chelicorophium curvispinum</i> Sars, 1895	ChlC	ПК	0	40(O)	17(B)	11(P)	8(P)
<i>Ch. sowinskyi</i> Martynov, 1924	ChlS	ПА	0	35(O)	9(P)	7(P)	5(P)
<i>Jaera sarsi</i> Valkanov, 1936	JrSr	ПК	0	0	0	7(P)	5(P)
Mollusca							
<i>Dreissena bugensis</i> (Andrusov, 1897)	DrsB	ПК	31(O)	50(O)	58(M)	36(O)	55(M)
<i>D. polymorpha</i> (Pallas, 1771)	DrsP	ПК	50(O)	40(O)	33(O)	25(B)	23(B)
<i>Monodacna colorata</i> (Eichwald, 1829)	MndC	ПА	0	0	4(E)	0	0
<i>Corbicula fluminea</i> Muller, 1774	CrbF	ЮВ	3(E)	0	0	0	0
<i>Theodoxus astrachanicus</i> (Starobogatov in Starobogatov, Filchakov, Antonova et Pirogov, 1994)	ThdA	ПК	0	0	0	15(P)	13(P)
<i>Lithoglyphus naticoides</i> (Preiffer, 1828)	LthN	ПА	19(B)	60(M)	31(O)	32(O)	28(B)
Всего видов: 39			8	15	30	32	33

Примечание. Водохранилище: Г.В. – Горьковское, Ч.В. – Чебоксарское, К.В. – Куйбышевское, С.В. – Саратовское, В.В. – Волгоградское. Происхождение: ПК – понто-каспийское, ПА – понто-азовское, Б – байкальское, ЮВ – Юго-Восточная Азия. Ранжирование видов по частоте встречаемости: М – массовый; О – обычный; В – встречающийся; Р – редкий; Е – единственный.

Таблица 2. Доминанты профундального и прибрежного ценозов чужеродных видов макрозообентоса в водохранилищах Средней и Нижней Волги

Водохранилище	Доминанты пелофильного (профундального) ценоза вселенцев (% биомассы)	Доминанты псаммофильного (прибрежного) ценоза вселенцев (% биомассы)
Горьковское	<i>Dreissena bugensis</i> (71%) <i>Dreissena polymorpha</i> (28%)	<i>Lithoglyphus naticoides</i> (71%) <i>Gmelinoides fasciatus</i> (28%) <i>Dreissena polymorpha</i> (22%)
Чебоксарское	<i>Dreissena bugensis</i> (95%)	<i>Lithoglyphus naticoides</i> (66%) <i>Dreissena polymorpha</i> (17%) <i>Dikerogammarus villosus</i> (10%)
Куйбышевское	<i>Dreissena bugensis</i> (98% биомассы)	<i>Lithoglyphus naticoides</i> (73%) <i>Dreissena polymorpha</i> (19%) <i>Dreissena bugensis</i> (6%)
Саратовское	<i>Dreissena bugensis</i> (98%)	<i>Dreissena bugensis</i> (58%) <i>Lithoglyphus naticoides</i> (18%) <i>Dreissena polymorpha</i> (12%)
Волгоградское	<i>Dreissena bugensis</i> (98%)	<i>Lithoglyphus naticoides</i> (90%)

моллюсками *Lithoglyphus naticoides* в прибрежной зоне водоемов (см. табл. 3). Отметим также примеры высокой вероятности совместного обнаружения видов одного рода или семейства среди амфипод (*Pontogammarus robustoides* и *Obesogammarus obesus*), кумовых раков (*Pterocuma rostrata* и *P. sowinskyi*), мизид (*Paramysis lacustris* и *Katamysis warpachowskyi*), моллюсков (*Dreissena bugensis* и *D. polymorpha*). Это свидетельствует о том, что большинство инвазий протекает относительно одновременно и поставляет в систему-реципиент устойчивые комплексы новых видов.

Водохранилища волжского каскада являются важнейшими звеньями Волго-Балтийского инвазионного коридора. В каждом из водоемов сформировались собственные экосистемы, в развитии которых присутствуют как уникальные, так и общие для всего каскада черты. В нижеволжских водохранилищах (Волгоградском, Саратовском и Куйбышевском) основу видового состава вселенцев составляют редко и единично встречающиеся виды (см. табл. 1), доля которых достигает 26% от общей численности чужеродных видов. Известно, что редкие виды обеспечивают высокий уровень видового разнообразия и являются показателями состояния сообщества в целом [13]. Вместе с тем из небольшого числа понто-каспийских и понто-азовских видов, проникших в средне-волжские водохранилища (Горьковское и Чебоксарское), большинство успешно интегрируется в донные сообщества водоемов, имеет высокую частоту встречаемости и осваивает значительное количество биотопов (см. табл. 1).

Наибольшее число чужеродных видов (33, см. табл. 1) зарегистрировано в *Волгоградском водохранилище*, что объясняется как географической

близостью водоема-донора, так и особыми морфометрическими и гидрологическими характеристиками: относительно низкими скоростями течения на русле и высокой степенью зарастаемости (40%) пойм верхнего и среднего участков [20], что создает предпосылки для развития фитофильной фауны. Амфиподы, мизиды и кумовые раки играют важную роль в сообществах бентоса водохранилища, что выражается в их высоком разнообразии и частоте встречаемости (см. табл. 1). В отличие от других водоемов волжского каскада особое значение в прибрежных сообществах Волгоградского водохранилища имеют псаммофильные амфиподы *Pandorites platycheir* и фитофильные амфиподы *Dikerogammarus caspius*, которые не образуют ценологических связей с другими видами (см. табл. 3) и на определенных типах биотопов (песчаные открытые мелководья – для *Pandorites platycheir* и заросли высшей водной растительности – для *Dikerogammarus caspius*) достигают 97% биомассы бентоса.

Распространение чужеродных видов в *Саратовском водохранилище* также имеет ряд существенных особенностей: высокое разнообразие редких каспийских видов, относительно низкие по сравнению с другими водохранилищами частота встречаемости, численность и биомасса моллюсков рода *Dreissena*, образование устойчивых комплексов видов мизид и амфипод. Эти отличия в структуре ценоза вселенцев могут быть объяснены характерными особенностями самого водохранилища: в первую очередь разнообразием биотопов верхнего, среднего и нижнего участков, высокой проточностью и значительными площадями мелководий (более 21% от площади водоема) [21]. Комплекс каспийских ракообразных

Таблица 3. Парные комбинации видов-вселенцев бентоса, встретившиеся в *N1* и *N2* пробах, из которых *N1N2* – совместно

Вид 1	Вид 2	<i>N1</i>	<i>N2</i>	<i>N1N2</i>	<i>N1N2.scaled</i>	<i>C_{obs}</i>	<i>C_{sim}</i>	<i>Z</i>	<i>p</i>	<i>V</i>
Горьковское водохранилище (<i>n</i> = 35)										
<i>Hypania invalida</i>	<i>Dreissena bugensis</i>	11	9	8	0.80	3	47.727	-2.693	0.007	1.717
<i>Dreissena bugensis</i>	<i>Dreissena polymorpha</i>	9	16	9	0.72	0	54.108	-2.620	0.009	1.622
Чебоксарское водохранилище (<i>n</i> = 20)										
<i>Chelicorophium curvispinum</i>	<i>Chelicorophium sowinskyi</i>	8	7	7	0.93	0	22.284	-2.231	0.026	1.898
<i>Ch. sowinskyi</i>	<i>Dreissena polymorpha</i>	7	8	6	0.80	2	23.004	-2.062	0.039	1.684
<i>Hypania invalida</i>	<i>Dikerogammarus haemobaphes</i>	10	6	6	0.75	0	22.158	-2.140	0.032	1.652
<i>Dikerogammarus haemobaphes</i>	<i>Dreissena bugensis</i>	6	10	6	0.75	0	22.049	-2.108	0.035	1.652
<i>Chelicorophium curvispinum</i>	<i>D. polymorpha</i>	8	8	6	0.75	4	24.697	-1.884	0.060	1.583
Куйбышевское водохранилище (<i>n</i> = 113)										
<i>Hypania invalida</i>	<i>Dreissena bugensis</i>	72	66	56	0.81	160	718.216	-4.109	0	1.521
<i>Dreissena polymorpha</i>	<i>Lithoglyphus naticoides</i>	37	33	26	0.74	77	582.511	-4.490	0	1.630
<i>Chelicorophium curvispinum</i>	<i>Chelicorophium sowinskyi</i>	19	10	10	0.69	0	144.636	-5.283	0	1.668
<i>Dikerogammarus haemobaphes</i>	<i>Shablogammarus chablensis</i>	23	15	11	0.58	48	240.047	-4.188	0	1.507
<i>Shablogammarus chablensis</i>	<i>Chelicorophium curvispinum</i>	15	19	9	0.53	60	205.645	-3.736	0	1.450
<i>Pterocuma sowinskyi</i>	<i>Pseudocuma cercaroides</i>	16	9	6	0.48	30	114.420	-3.980	0	1.429
<i>Dikerogammarus haemobaphes</i>	<i>Dreissena bugensis</i>	23	66	21	0.47	90	497.322	-3.183	0.001	1.331
<i>Pseudocuma cercaroides</i>	<i>Lithoglyphus naticoides</i>	9	33	8	0.38	25	194.548	-3.520	0	1.339
<i>P. cercaroides</i>	<i>Dreissena polymorpha</i>	9	37	8	0.35	29	210.690	-3.326	0.001	1.305
Саратовское водохранилище (<i>n</i> = 108)										
<i>Paramysis lacustris</i>	<i>Katamysis warpachowskyi</i>	13	14	10	0.74	12	141.062	-4.917	0	1.704
<i>Dreissena bugensis</i>	<i>Theodoxus astrachanicus</i>	39	16	16	0.58	0	341.794	-4.412	0	1.530
<i>D. bugensis</i>	<i>Dreissena polymorpha</i>	39	27	19	0.58	160	510.972	-3.369	0.001	1.410
<i>Hypania invalida</i>	<i>Dreissena bugensis</i>	38	39	22	0.57	272	621.220	-2.989	0.003	1.334
<i>Dikerogammarus haemobaphes</i>	<i>D. bugensis</i>	22	39	17	0.56	110	438.800	-3.624	0	1.427
<i>Katamysis warpachowskyi</i>	<i>Chaetogammarus warpachowskyi</i>	14	26	11	0.55	45	241.547	-3.946	0	1.478
<i>Dikerogammarus haemobaphes</i>	<i>Jaera sarsi</i>	22	8	8	0.53	0	131.641	-4.637	0	1.511
<i>Paramysis lacustris</i>	<i>Chaetogammarus warpachowskyi</i>	13	26	10	0.51	48	227.552	-3.893	0	1.441
Волгоградское водохранилище (<i>n</i> = 40)										
<i>Hypania invalida</i>	<i>Dreissena bugensis</i>	20	22	17	0.81	15	101.448	-2.711	0.007	1.603
<i>Pontogammarus robustoides</i>	<i>Obesogammarus obesus</i>	8	6	4	0.57	8	33.572	-2.503	0.012	1.487
<i>Pterocuma rostrata</i>	<i>Pterocuma sowinskyi</i>	10	5	4	0.53	6	33.700	-2.494	0.013	1.463

Примечание. *n* – количество проб. *N1* и *N2* – число обнаружений первого и второго видов соответственно; *N1N2* – совместное обнаружение, *N1N2.scaled* – нормированное совместное обнаружение ($N1N2.scaled = 2 * N1N2 / (N1 + N2)$); *C_{obs}* – расчетный индекс С-заполнения; *C_{sim}* – смоделированный индекс С-заполнения; *Z* и *p* – значение *Z*-статистики и ее уровень значимости, *V* – индекс Шлюттера.

Paramysis lacustris, *Katamysis warpachowskyi* и *Chaetogammarus warpachowskyi* (виды составляют менее 1% биомассы вселенцев), отмеченный на затопленной пойме Саратовского водохранилища (см. табл. 3), формируется за счет схожести характера питания видов (детрит и микроскопические водоросли [22, 23]) и их биотопической приуроченности к заиленным грунтам, т.е. эти виды связывают непрямые межвидовые взаимодействия [24].

Куйбышевское водохранилище, самое крупное из всех водохранилищ волжского каскада, представляет собой цепь озеровидных расширений — плесов, при этом доля мелководной зоны относительно низка и составляет 10.5% от общей площади водоема [21]. Вследствие этого на обширных русловых и пойменных участках нижних плесов водохранилища сформировался однообразный тип сообществ, включающий вид-эдификатор *Dreissena bugensis* (97.8% биомассы вселенцев) и консортов (см. табл. 3): каспийских полихет *Hypnia invalida* (0.05%), амфипод *Dikerogammarus haemobaphes* (0.09%), а также некоторых аборигенных видов — олигохет *Potamothrix moldaviensis* Vejdovsky et Mrazek, 1902, *Limnodrilus claparedeanus* Ratzel, 1868 и хирономид *Procladius ferrugineus* Kieffer, 1919. Вместе с тем в верхних плесах (наиболее проточных и вследствие этого менее заиленных) происходит перестройка бентосных сообществ из-за уменьшения в сообществе дрейссен доли полихет и массового развития корофиид *Cheliorophium curvispinum* и *C. sowinskyi* (0.09% биомассы вселенцев) и понто-азовских гаммарид *Shablogammarus chablensis* (0.01%).

В прибрежье водохранилища образовался специфичный псаммопелофильный комплекс, состоящий из двух ключевых видов — моллюсков *Dreissena polymorpha* (19.2% биомассы вселенцев на данном типе биотопа) и *Lithoglyphus naticoides* (73.0%), образующих ценотические связи с кумовыми ракообразными *Pterocuma sowinskyi* и *Pseudocuma cercaroides* (0.8% биомассы) (см. табл. 3). На песчаных грунтах Приплотинного плеса водохранилища отмечена “зона островного распространения” (глубина 5–9 м) понто-каспийской солонатоводной полихеты *Manayunkia caspica* Anpenkova, 1929. Известно о находках полихеты в бассейне Днестра, р. Турунчук [25] и низовьях Днепра [26], что подтверждает возможность ее расселения в реках.

В *Чебоксарском водохранилище*, образованном по времени последним в системе волжско-кавказских водохранилищ, значительно сокращается число каспийских видов (см. табл. 1) вследствие удаленности водоема-донора. Донные отложения водохранилища представлены в основном песчаными грунтами (84% от общей площади дна [21]), в результате чего наблюдается массовое развитие псаммофильных видов: брюхоногого моллюска

Lithoglyphus naticoides (65.8% биомассы вселенцев), амфипод *Pontogammarus maeoticus* (2.5%) и *Obesogammarus obesus* (1.8%) в пойменной и прибрежной зонах водохранилища, а также в устьевых участках рек. Особенностью водоема является образование специфического комплекса видов *Dreissena polymorpha* (14.3% биомассы вселенцев) и корофиид *Cheliorophium curvispinum* и *C. sowinskyi* (3.2%) (см. табл. 3) на песчаных и каменистых биотопах. Этот тип сообществ сформировался еще до сооружения каскада водохранилищ. Так, известно, что на Средней Волге корофииды развивались в огромном количестве и образовывали так называемый “корофиидный” грунт [1]. В настоящее время представители сем. Corophiidae в водохранилищах Нижней Волги встречаются единично.

Горьковское водохранилище характеризуется наименьшим количеством чужеродных видов (см. табл. 1) из-за географической отдаленности Каспийского моря, климатических условий, высокой скорости течения на русловых участках. Особенностью ценоза моллюсков *Dreissena bugensis* (71.6% биомассы вселенцев) и *D. polymorpha* (28.1%) и связанных с ними трофическими и топическими взаимодействиями полихет *Hypnia invalida* (0.2% биомассы) (см. табл. 3) является присутствие аборигенных видов — ручейников *Hydropsyche ornatula* McLachlan, 1878, которые формировали реофильный ценоз еще до сооружения водохранилища. В прибрежной зоне водоема в зарослях высших водных растений из ракообразных обитает только байкальский бокоплав *Gmelinoides fasciatus* (27.9% биомассы вселенцев на мелководье), способный переходить к хищному питанию и активному саморасселению [27]. В подогретых водах вблизи водосбросного канала Костромской ГРЭС обнаружены двусторчатые моллюски *Corbicula fluminea* (0.5% биомассы вселенцев), нативным ареалом которых являются реки Юго-Восточной Азии. В настоящее время инвазионный моллюск встречается в водоемах Южной и Северной Америки, Африки, широко расселился в реках Европы, в том числе в России — на супралиторали Каспийского моря и в р. Шура-Озень (Дагестан), а также в канале Новочеркасской ГРЭС (нижнее течение р. Дон) [28, 29]. Основным путем распространения вида считается речное судоходство, интродукция азиатских видов рыб, аквариумистика.

При анализе графа ценотических комплексов чужеродных видов (рис. 3) выявлено, что в волжских водохранилищах образуются два типа сообществ — псаммопелофильный (прибрежный) и пелофильный (профундальный). Первый тип сообществ сформировался еще до сооружения каскада водохранилищ при расселении моллюска *Dreissena polymorpha* вверх по течению р. Волга, что сопровождалось рядом сопряженных инвазий

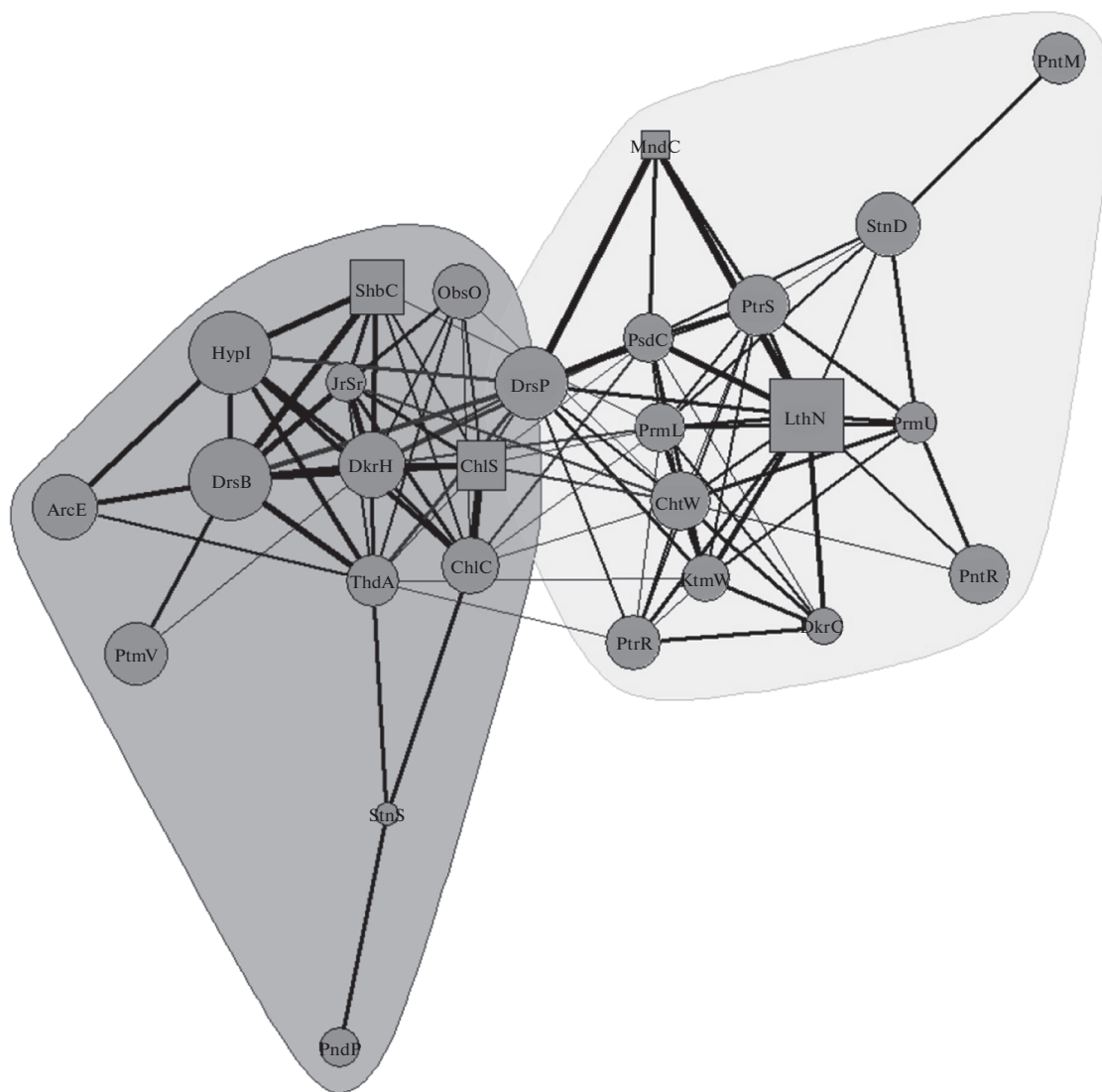


Рис. 3. Граф ценотических комплексов каспийских и азовских видов в водохранилищах Средней и Нижней Волги (коды видов приведены в табл. 1). Учитывались виды с частотой встречаемости >3%. Квадратный маркер – азовский вид, круглый – каспийский; толщина ребра логарифмически пропорциональна силе связи по нормированному совместному обнаружению.

каспийских ракообразных. В настоящее время ценоз представлен комплексом прибрежных видов, включающим вид-эдификатор *D. polymorpha*, кумовых раков (*Pseudocuma cercaroides*, *Pterocuma rostrata*), мизид *Katamysis warpachowskyi* и амфипод *Chaetogammarus warpachowskyi*. В последнее десятилетие особую роль на песчаных мелководьях водоемов играют также моллюски понто-азовского комплекса *Lithoglyphus naticoides*, связанные общностью занимаемых биотопов с каспийскими ракообразными.

После сооружения каскада водохранилищ и заиления биотопов произошли вселение и натурализация моллюска *Dreissena bugensis*, изменившие абиотические и биотические условия в си-

стеме-реципиент так, что они стали благоприятными для массового развития других видов, связанных с ним консорционными отношениями, в первую очередь полихет *Hypania invalida*, а также пиявок *Archaeobdella esmonti*, амфипод *Dikerogammarus haemobaphes*, *Shablogammarus chablensis*, олигохет *Potamothenix vejvodskyi* и изопод *Jaera sarsi* (см. рис. 3). Несмотря на возможную конкуренцию за пищевые ресурсы, их сосуществование обусловлено не только трофическими, но и топическими условиями [2, 4]. Раковины живых моллюсков, а также пустые раковины *D. bugensis* используются ракообразными в качестве убежища. Вместе с тем отмечены прочные ценотические связи между каспийскими амфиподами (*Pandor-*

ites platycheir – *Stenogammarus similis* – *Chelicorophium curvispinum*), что, вероятно, подтверждает сопряженность инвазий некоторых видов в изученных водохранилищах.

Среди всех понто-каспийских и понто-азовских видов особое значение имеет моллюск *Dreissena polymorpha*, который играет важную роль в обоих типах сообществ и создает между ними ценотические связи. Это свидетельствует о высокой средообразующей роли моллюска для гидробионтов, что связано с экологической пластичностью вида и давностью его присутствия в волжских водохранилищах.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В водохранилищах Средней и Нижней Волги выявлено 39 чужеродных видов, большинство из них (31) – понто-каспийского происхождения, 6 видов – представители понто-азовской фауны, также отмечены амфиподы байкальского комплекса *Gmelinoides fasciatus* и ориентальный двустворчатый моллюск *Corbicula fluminea*. Высокая вероятность совместного обнаружения видов одного рода или семейства среди ракообразных и моллюсков, а также прочные ценотические связи между понто-каспийскими амфиподами свидетельствуют о том, что большинство инвазий составляет в систему-реципиент устойчивые комплексы новых видов, связанных трофическими и топическими взаимодействиями.

В водохранилищах Средней и Нижней Волги сформировалось два типа ценотических комплексов понто-каспийских и понто-азовских видов: псаммопелофильный (прибрежный) и пелофильный (профундальный). Первый тип представлен ценозом прибрежных видов (преимущественно ракообразных), связанных с каспийскими двустворчатыми моллюсками *Dreissena polymorpha* и понто-азовскими брюхоногими моллюсками *Lithoglyphus naticoides*. Таким образом, виды разных фаунистических групп могут становиться доминантами и образовывать ценотические комплексы, основанные на непрямых межвидовых отношениях (общности биотопических условий, характере питания, способах защиты от хищников). Второй тип ценотических комплексов образован в основном консорционными взаимодействиями моллюска-эпификатора *Dreissena bugensis*, обеспечивающего жизнедеятельность представителей разных трофических групп, с каспийскими видами полихет, пиявок, олигохет и некоторых ракообразных на глубоководных участках водоемов.

Авторы выражают искреннюю благодарность сотрудникам ИБВВ РАН д.б.н. В.И. Лазаревой и А.И. Цветкову за организацию и проведение экспедиций на волжские и камские водохранилища, к.б.н. Д.П. Карабанову – за помощь в сборе мате-

риала, к.б.н. А.А. Прокину – за ценные советы и рекомендации при написании статьи.

Работа выполнена в рамках государственного задания ФАНО России (темы № АААА-А18-118012690106-7 и АААА-А17-117112040040-3).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Волга и ее жизнь. Л.: Наука, 1978. 348 с.
2. Дрейссена *Dreissena polymorpha* (Pall.) (Bivalvia, Dreissenidae). Систематика, экология и практическое значение. М.: Наука, 1994. 240 с.
3. Зинченко Т.Д., Головатюк Л.В., Загорская Е.П., Антонов П.И. Распределение инвазионных видов в составе донных сообществ Куйбышевского водохранилища: анализ многолетних исследований // Изв. СНЦ РАН. 2007. Т. 10. № 2. С. 547–558.
4. Мордохай-Болтовской Ф.Д. Каспийская фауна в Азово-Черноморском бассейне. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1960. 288 с.
5. Dennert H.G. Tolerance differences and interspecific competition in three members of the amphipod genus *Gammarus* // Bijdragen tot de Dierkund. 1974. Bd 44. Ht 1. P. 83–99.
6. Van den Brink F.W.B., Paffen B.G.P., Oosterbroek F.M.J., Van der Velde G. Immigration of *Echinogammarus ischnus* (Stebbing, 1899) (Crustacea: Amphipoda) into the Netherlands via the Lower Rhine // Bulletin Zoologisch Museum Universiteit van Amsterdam. 1993. V. 13. P. 167–170.
7. Holdich D.M., Pöckl M. Invasive crustaceans in European inland waters // Biol. invaders in inland waters: Profiles, distribution and threats. Springer, 2007. P. 29–75.
8. Grabowskyi M., Baçela K., Konopačka A. How to be an invasive gammarid (Amphipoda: Gammaroidea) – comparison of life history traits // Hydrobiologia. 2007. V. 590. P. 75–84.
9. Курина Е.М. Чужеродные виды амфипод (Amphipoda, Gammaroidea) в составе донных сообществ Куйбышевского и Саратовского водохранилищ: особенности распространения и стратегий жизненных циклов // Росс. журн. биол. инвазий. 2017. № 2. С. 69–80.
10. Руководство по гидробиологическому мониторингу пресноводных экосистем. СПб.: Гидрометеоздат, 1992. 318 с.
11. Баканов А.И. Использование зообентоса для мониторинга пресноводных водоемов // Биол. внутр. вод. 2000. № 1. С. 68–83.
12. Stone L., Roberts A. The checkerboard score and species distributions // Oecologia. 1990. V. 85. P. 74–79.
13. Шитиков В.К., Зинченко Т.Д., Розенберг Г.С. Макроэкология речных сообществ: концепции, методы, модели. Тольятти: Кассандра, 2012. 100 с.
14. Gotelli N.J. Null model analysis of species co-occurrence patterns // Ecology. 2000. V. 81. P. 2606–2621.
15. Шитиков В.К., Розенберг Г.С., Крамаренко С.С., Якимов В.Н. Современные подходы к статистическому анализу экспериментальных данных // Проблемы экологического эксперимента (Планирова-

- ние и анализ наблюдений). Тольятти: СамНЦ РАН; Кассандра, 2008. С. 212–250.
16. *Kamada T., Kawai S.* An algorithm for drawing general undirected graphs // *Information Processing Letters*, Elsevier. 1989. V. 31 (1). P. 7–15.
 17. *Blondel V.D., Guillaume J.-L., Lambiotte R., Lefebvre E.* Fast unfolding of communities in large networks // *J. Stat. Mech.* 2008. № 10. P.1–12.
 18. *Березина Н.А., Панов В.Е.* Вселение байкальской амфиподы *Gmelinoides fasciatus* (Amphipoda, Crustacea) в Онежское озеро // *Зоол. журн.* 2003. Т. 82. № 6. С. 731–734.
 19. *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.
 20. *Шашуловский В.А., Мосияш С.С.* Формирование биологических ресурсов Волгоградского водохранилища в ходе сукцессии его экосистемы. М.: Тов. науч. изд. КМК, 2010. 250 с.
 21. *Буторин Н.В., Успенский С.М.* Значение мелководий в биологической продуктивности в водохранилищах // *Биологические ресурсы водохранилищ*. М.: Наука, 1984. С. 23–41.
 22. *Hanselmann A.J.* *Katamysis warpachowskyi* Sars, 1877 (Crustacea, Mysida) invaded Lake Constance // *Aquatic Invasions*. 2010. V. 5. № 1. P. 31–34.
 23. *Монаков А.В.* Питание пресноводных беспозвоночных. М.: Ин-т проблем экологии и эволюции РАН им. А.Н. Северцова, 1998. 319 с.
 24. *Беклемишев В.Н.* О классификации биоценологических (симфизиологических) связей // *Бюлл. МОИП. Отд. биол.* 1951. Т. 56. № 5. С. 3–30.
 25. *Анненкова Н.П.* Определители организмов пресных вод СССР. Пресноводная фауна. Вып. 2. Пресноводные и солоноватоводные полихеты СССР. Л.: Наука, 1930. 48 с.
 26. *Плигин Ю.В., Емельянова Л.В.* Итоги акклиматизации беспозвоночных Каспийской фауны в Днепре и его водохранилищах // *Гидробиол. журн.* 1989. Т. 25. № 1. С. 3–11.
 27. *Kurashov E.A., Telesh I.V., Panov V.E.* et al. Invertebrate communities associated with macrophytes in Lake Ladoga: effects of environmental factors // *Hydrobiologia*. 1996. V. 322. P. 49–55.
 28. *Набоженко М.В., Набоженко С.В.* *Corbicula fluminalis* (O.F. Muller, 1774) – новый для российского сектора каспийского бассейна вид двустворчатых моллюсков // *Вестн. Южного научного центра*. 2016. Т. 12. № 1. С. 61–64.
 29. Об обнаружении нового для бассейна Нижнего Дона двустворчатого моллюска // [Электронный ресурс]. URL: <http://azniirkh.ru/novosti/ob-obnaru-zhenii-novogo-dlya-basseyna-nizhnego-dona-dvustvorchatogo-mollyuska/> (дата обращения: 29.01.2017).