

УДК 574.587

ДВУСТВОРЧАТЫЕ МОЛЛЮСКИ РОДА *Dreissena* КУЙБЫШЕВСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

© 2025 г. А. В. Мельникова^{а, *}, Е. Г. Пряничникова^б

^аТатарский филиал “Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии”,
Казань, Республика Татарстан, Россия

^бИнститут биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина Российской академии наук,
пос. Борок, Некоузский р-н, Ярославская обл., Россия

*e-mail: d.bugensis@mail.ru

Поступила в редакцию 10.04.2024 г.

После доработки 07.06.2024 г.

Принята к публикации 15.06.2024 г.

В 2015–2023 гг. исследованы структура и обилие популяций моллюсков *Dreissena bugensis* и *D. polymorpha* в Куйбышевском водохранилище. Установлено, что основу количественных показателей во всех обследованных плесах водохранилища, выделенных типах грунта и глубинах формировала *D. bugensis*. В консорциях дрейссенид выявлено присутствие 142 таксонов донных беспозвоночных, из которых 24 — чужеродные виды. Основу численности в таких сообществах формировали ракообразные, биомассу — моллюски. Анализ сезонной динамики показал снижение количественных характеристик *D. bugensis* с мая по октябрь, у *D. polymorpha*, наоборот, их увеличение к осени. Анализ межгодовой динамики выявил увеличение количества *D. polymorpha* и снижение *D. bugensis* к 2023 г.

Ключевые слова: *Dreissena bugensis*, *Dreissena polymorpha*, встречаемость, численность, биомасса, консорции, распределение, размерно-массовые параметры, р. Волга, р. Кама

DOI: 10.31857/S0320965225010154, **EDN:** CEADZC

ВВЕДЕНИЕ

В донной фауне Куйбышевского водохранилища дрейссениды представлены двумя видами *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771) и *D. bugensis* (Andrusov, 1897). В конце XX—начале XXI в. дрейссениды стали массовыми видами в донных сообществах водохранилища. Так, в 1998–2008 гг. вклад обоих видов в суммарные показатели зообентоса в верховье этого водоема был >51% численности и 67% биомассы (Яковлева, Яковлев, 2010, 2011). Эти двустворчатые моллюски отнесены к самым опасным инвазионным видам России (Самые..., 2018).

Моллюск *D. polymorpha* встречался в бассейне Средней Волги еще до создания водохранилища. В 1934 г. в Волжском плесе Куйбышевского водохранилища были обнаружены только пустые раковины, а в 1960 г. численность вида возросла до 2000 экз./м². С 1965 г. вид стал массовым в донных сообществах водохранилища (Куйбышевское..., 1983; Яковлева, Яковлев, 2010).

Второй вид *D. bugensis* начал осваивать водоемы Волжского каскада в конце 1980-х годов (Самые..., 2018). На Приплотинном участке Куйбышевского водохранилища он впервые обнаружен в 1992 г., в Волжском и Камском плесах

водоема — в 1998 г. (Яковлева, Яковлев, 2014). К началу 2000-х годов его доля локально составляла до 15% обилия *D. polymorpha* (Яковлева, Яковлев, 2014). В этот период впервые стали регистрировать совместные поселения двух видов дрейссен, и *D. bugensis* начала постепенно вытеснять *D. polymorpha* (Яковлева, Яковлев, 2011, 2014).

Моллюск *D. bugensis* обладает рядом особенностей, за счет которых он может стать доминирующим видом в водоемах-реципиентах. Например, способность обитать на больших глубинах с низким содержанием питательных веществ, устойчивость к температурным колебаниям (D’Hont et al., 2018). Все это позволяет виду расселяться и размножаться при более низких температурах, чем *D. polymorpha*. Также *D. bugensis* характеризуется высокой скоростью фильтрации и низкой частотой дыхания, высокой скоростью роста, вследствие чего она быстрее достигает больших размеров относительно первого вида (Биологические..., 2004; D’Hont et al., 2018).

Цель работы — проанализировать многолетнюю динамику популяций дрейссенид, выявить их современное состояние, пространственное распределение и размерно-массовые параметры в Куйбышевском водохранилище.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Материалом послужили пробы зообентоса, собранные в период 2015–2023 гг. в семи плесах Куйбышевского водохранилища (Волжский, Волжско-Камский, Камский, Тетюшинский, Ундорский, Ульяновский и Приплотинный) в рамках экспедиционных работ научно-исследовательского судна (НИС) “Академик Берг” (Татарское отделение Государственного научно-исследовательского института озерного и речного рыбного хозяйства им. Л.С. Берга), теплохода “Владимир Усков” (Татарский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии) и НИС “Академик Топчиев” (Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина Российской академии наук).

Пробы отбирали на прибрежных и русловых станциях с помощью дночерпателей Петерсена и ДАК-250 (площадь захвата 0.025 м²) и дночерпателя ДАК-100 (площадь захвата 0.01 м²) по методикам (Методика..., 1975; Методические..., 1984). Зообентос фиксировали 96%-ным этиловым спиртом или 8%-ным формалином. Обработывали дрейссенид по возможности в живом виде. Всего в рассматриваемый период отобрано и обработано ~1000 количественных проб макрозообентоса (табл. 1). Камеральную обработку проводили в лабораторных условиях в соответствии с общепринятыми методами (Методика..., 1975; Руководство..., 1983, 1992).

Параллельно с отбором проб определяли температуру и содержание растворенного кислорода в воде с использованием ручных портативных измерителей YSI-85 (электрохимический, гальванический) и YSI ProODO (оптический) (YSI, Inc., USA), а также анализатора воды САМАРА-2 рН

(табл. 1). Частично данные по температурному и кислородному режимам в 2015–2016 гг. представлены в работе (Лазарева и др., 2018).

Для изучения распределения по глубинным зонам, типам грунта, плесам, а также сезонной и межгодовой динамике объединяли исходные данные по рассматриваемым характеристикам за весь исследуемый период. Размерно-массовые показатели дрейссенид включали длину (L , мм), ширину (b , мм) и высоту (h , мм) раковин моллюсков. Для определения индивидуальной массы тела дрейссенид (W , мг) моллюсков обсушивали на фильтровальной бумаге до прекращения появления мокрых пятен и затем взвешивали на торсионных весах с точностью 0.5 мг. Всего измерено и взвешено ~970 экз. *D. bugensis* и 600 экз. *D. polymorpha*. Также рассмотрены габитуальные индексы раковин моллюсков: отношение высоты к длине (h/L), ширины к длине (b/L) и высоты к ширине (h/b).

Средние арифметические значения рассматриваемых показателей приведены с их стандартными ошибками ($M \pm m$). Из-за значительных отклонений количественных показателей от нормального распределения для определения связи между основными показателями обилия, встречаемости, размерно-массовыми параметрами и габитуальными индексами двух видов дрейссенид, их пространственным распределением, типом грунта и гидрофизическими характеристиками среды обитания использовали ранговую корреляцию Спирмена. Для оценки значимости различий численности и биомассы дрейссен в зависимости от различных факторов среды (типа грунта, глубины, месяца, года, плеса, температуры воды у поверхности и дна, содержания кислорода в придонном слое) применяли дисперсионный анализ

Таблица 1. Количество проб и основные абиотические характеристики мест отбора проб

| Год | n | Биотоп | Сезон | Уровень | Прозрачность, м | O ₂ , мг/л | T , °C |
|------|-----|--------|---------------------|---------|-----------------|-----------------------|-----------------|
| 2015 | 20 | Р | Осень | 52.5 | — | 9.2(1.6–10.4) | 18.2(17.1–19.1) |
| 2016 | 79 | Р, П | Лето и осень | 52.4 | 1.4(0.5–3.4) | 8.6(6.3–10.2) | 17.4(15.0–18.5) |
| 2017 | 44 | Р, П* | Лето и осень | 52.6 | 1.0(0.6–1.4) | 3.0(2.2–5.7) | 21.8(21.4–22.2) |
| 2018 | 115 | Р, П | Лето и осень | 52.3 | 1.1(0.1–2.1) | 7.8(6.3–9.0) | 20.5(19.0–21.5) |
| 2019 | 47 | Р, П | Лето и осень | 52.2 | 1.3(0.9–1.9) | 8.8(8.2–9.7) | 18.4(17.3–19.1) |
| 2020 | 197 | Р, П | Весна, лето и осень | 52.5 | 1.5(0.5–3.7) | 8.9(2.2–12.8) | 17.4(8.0–24.2) |
| 2021 | 206 | Р, П | Весна, лето и осень | 51.8 | 1.4(0.1–3.7) | 8.8(0.4–14.2) | 16.4(0.8–26.4) |
| 2022 | 136 | Р, П | Весна, лето и осень | 52.1 | 1.5(0.3–4.4) | 9.0(0.7–14.1) | 16.4(4.5–25.8) |
| 2023 | 156 | Р, П | Весна, лето и осень | 51.2 | 1.5(0.1–3.4) | 9.1(3.0–16.0) | 16.1(4.8–27.1) |

Примечание. Приведено среднее арифметическое, в скобках — минимальное и максимальное значения; * — только Камский плес; “—” — данные отсутствуют; Уровень — средний уровень воды за вегетационный период, м БС; n — число проб; кислород и температура замеряли у дна.

ANOVA (Tukey's HSD-test). Перед обработкой данные нормализовали с использованием функции $\text{Log}_{10}(x + 1)$.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В 2015–2023 гг. дрейссениды в Куйбышевском водохранилище встречались в 42% проб. Моллюск *D. polymorpha* выявлен в 20%, *D. bugensis* – в 38% всех проб зообентоса. Таким образом, *D. polymorpha* в этом водоеме можно отнести к группе “редкие или случайные виды”, а *D. bugensis* – к группе “субдоминанты”.

За период исследований средняя численность дрейссенид достигла 1365 ± 128 экз./м² при биомассе 647.9 ± 59.6 г/м². Это соответствовало 31% численности и 92% биомассы всего зообентоса. Моллюск *D. bugensis* вносил основной вклад в формирование количества дрейссенид (1204 ± 118 экз./м² и 587.8 ± 55.6 г/м²), обилие *D. polymorpha* было значительно меньше (161 ± 26 экз./м² и 60.1 ± 13.9 г/м²). Максимальные значения численности *D. bugensis* ($55\,600$ экз./м²) и биомассы ($23\,675.3$ г/м²) отмечены у левого берега р. Волги в районе пгт. Камское устье в 2020 г., для *D. polymorpha* эти показатели были наибольшими ($10\,640$ экз./м² и 6761.4 г/м²) у левого берега реки вблизи с. Троицкий Урай в 2021 г. Между численностью и биомассой *D. polymorpha* и аналогичными показателями *D. bugensis* выявлена значимая положительная корреляция с низким углом наклона линии регрессии ($r = 0.2–0.3$, $p < 0.01$).

Специфические сообщества макрозообентоса – консорции, где доля дрейссенид была >50% суммарной биомассы, зарегистрированы в 27% проб. По численности (88%) и биомассе (90%) доминировала *D. bugensis*. В консорциях выявлено 142 таксона донных беспозвоночных, из них 24 – чужеродные виды. Это полихеты *Hypania invalida* (Grube, 1860) (в 83% проб) и *Hypaniola kowalewskii* (Grimm, 1877) (7); олигохеты *Potamotheix heuscheri* (Bretscher, 1900) (1) и *P. veidovskyi* Hrabe, 1941 (2); пиявки *Archaeobdella esmonti* Grimm, 1876 (29) и *Caspiobdella fadejewi* (Epstein, 1961) (1); моллюски *Lithoglyphus naticoides* (Preiffer, 1828) (38), *Monodacna (Hypanis) colorata* Eichwald, 1829 (4) и *Theodoxus pallasi* Lindholm, 1924 (3); ракообразные *Paramysis (Mesomysis) intermedia* (Czerniavsky, 1882) (1), *Pseudocuma cercaroides* Sars, 1894 (1), *Pterocuma sowinskyi* (Sars, 1894) (5), *Jaera sarsi* Valkanov, 1936 (1), *Chelicorophium curvispinum* Sars, 1895 (8), *C. sowinskyi* Martynov, 1924 (17), *Dikerogammarus bispinosus* Martynov, 1925 (1), *D. haemobaphes* (Eichwald, 1841) (28), *D. fluviatilis* Martynov, 1919 (2), *D. villosus* (Sowinsky, 1894) (6), *Niphargoides macrurus* (Sars, 1894) (5%), *Obesogammarus obesus* (Sars, 1896) (1), *O. crassus* (Sars, 1894) (3), *Pandorites platycheir* (Sars, 1895) и *Shablogammarus chablensis* (Carausius, 1943) (по 1). Большинство указанных видов-вселенцев

принадлежат Понто-Каспийскому фаунистическому комплексу.

Среди аборигенной фауны высокая частота встречаемости отмечена у олигохеты *Limnodrilus* sp. (73%) и хирономиды *Polypedium nubeculosum* (Meigen, 1804) (44%). В консорциях численность донных беспозвоночных без учета дрейссенид была 3536 ± 443 экз./м², ее основу формировали преимущественно чужеродные виды Crustacea. Биомасса без учета дрейссенид достигала 48.1 ± 21.5 г/м², доминировали моллюски Bivalvia сем. Unionidae, на втором месте были Gastropoda. Основу биомассы брюхоногих моллюсков формировали вселенец *Lithoglyphus naticoides* и представители сем. Viviparidae.

Совместные поселения *Dreissena polymorpha* и *D. bugensis* выявлены только в 16% проб, чаще всего из Волжского и Камского плесов. Таксономическое разнообразие и количественные показатели донной фауны были выше в сообществах, сформированных моллюсками рода *Dreissena* по сравнению с донными сообществами без дрейссенид (табл. 2).

Анализ пространственного распределения дрейссенид показал, что наибольшие значения встречаемости и обилия отмечены на глубинах >25 м. Минимальная встречаемость зарегистрирована на глубинах 15–20 м, численность и биомасса – 20–25 м. Дисперсионный анализ показал, что на глубине <5 м численность дрейссенид значимо меньше, чем на глубоководных участках (>25 м; $p = 0.02$). Биомасса была значимо меньше на мелководье (<5 м) относительно других глубин ($p < 0.01$), за исключением 15–20 м. Основной вклад в развитие дрейссенид на всех выделенных глубинах вносила *D. bugensis* (табл. 3).

Для *D. polymorpha* зарегистрировано снижение встречаемости по мере увеличения глубины. Встречаемость *D. bugensis* увеличивалась от уреза воды до глубины 15 м, затем резко снижалась на 15–20 м с последующим ростом до максимальных значений на глубинах >25 м.

Таблица 2. Удельное видовое богатство и количественные показатели зообентоса в сообществах дрейссенид и без них в Куйбышевском водохранилище

| Показатель | Без дрейссенид | С дрейссенидами* |
|--------------------------------|--------------------------|----------------------------|
| <i>n</i> | 7.5 ± 0.2 (0–24) | 9.2 ± 0.2 (0–26) |
| <i>N</i> , экз./м ² | 2326 ± 145 (0–27440) | 4168 ± 362 (0–52760) |
| <i>B</i> , г/м ² | 15.0 ± 1.5 (0–305.3) | 65.6 ± 17.7 (0–4640.2) |

Примечание. *n* – число таксонов в пробе; *N* – численность; *B* – биомасса; * – бентос без учета дрейссенид в консорции с дрейссенидами. Приведены среднее арифметическое и его ошибка, в скобках – минимальное и максимальное значения.

Таблица 3. Основные количественные характеристики популяций дрейссенид на различных глубинах Куйбышевского водохранилища

| Показатель | Глубина, м | | | | | |
|---|--------------|---------------|---------------|---------------|--------------|----------------|
| | <5 | 5–10 | 10–15 | 15–20 | 20–25 | >25 |
| <i>D. polymorpha</i> | | | | | | |
| <i>P</i> | 23 | 26 | 17 | 14 | 14 | 7 |
| <i>N</i> | 187 ± 47 | 234 ± 74 | 138 ± 52 | 42 ± 15 | 61 ± 34 | 175 ± 148 |
| <i>B</i> | 89.1 ± 30.5 | 53.3 ± 24.0 | 33.2 ± 18.9 | 32.3 ± 17.0 | 17.8 ± 11.0 | 70.5 ± 61.0 |
| <i>D. bugensis</i> | | | | | | |
| <i>P</i> | 34 | 38 | 44 | 36 | 40 | 55 |
| <i>N</i> | 1002 ± 219 | 1255 ± 217 | 1684 ± 325 | 1146 ± 242 | 852 ± 330 | 1520 ± 340 |
| <i>B</i> | 375.8 ± 88.3 | 656.8 ± 114.4 | 724.9 ± 116.0 | 843.7 ± 199.8 | 298.4 ± 88.6 | 1168.9 ± 311.4 |
| <i>D. polymorpha</i> + <i>D. bugensis</i> | | | | | | |
| <i>P</i> | 41 | 41 | 45 | 38 | 42 | 55 |
| <i>N</i> | 1190 ± 233 | 1489 ± 260 | 1822 ± 339 | 1188 ± 250 | 914 ± 349 | 1695 ± 415 |
| <i>B</i> | 464.8 ± 98.7 | 710.0 ± 120.3 | 758.0 ± 120.6 | 876.0 ± 208.3 | 316.2 ± 92.9 | 1239.5 ± 324.1 |

Примечание. Здесь и в табл. 4, 6, *P* – встречаемость, %; *N* – численность, экз./м²; *B* – биомасса, г/м².

Таблица 4. Основные количественные характеристики популяций дрейссенид в зависимости от типа грунта в Куйбышевском водохранилище

| Показатель | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 |
|---|---------------|--------------|---------------|--------------|---------------|
| <i>D. polymorpha</i> | | | | | |
| <i>P</i> | 48 | 18 | 27 | 17 | 21 |
| <i>N</i> | 375 ± 148 | 156 ± 59 | 180 ± 71 | 158 ± 37 | 54 ± 19 |
| <i>B</i> | 92.5 ± 38.9 | 59.7 ± 25.7 | 89.5 ± 49.2 | 54.7 ± 18.3 | 13.8 ± 8.0 |
| <i>D. bugensis</i> | | | | | |
| <i>P</i> | 67 | 32 | 33 | 41 | 38 |
| <i>N</i> | 1682 ± 645 | 702 ± 198 | 1192 ± 371 | 1406 ± 162 | 982 ± 422 |
| <i>B</i> | 447.6 ± 150.9 | 178.6 ± 59.0 | 346.0 ± 104.5 | 833.2 ± 90.6 | 546.3 ± 223.4 |
| <i>D. polymorpha</i> + <i>D. bugensis</i> | | | | | |
| <i>P</i> | 74 | 38 | 40 | 44 | 40 |
| <i>N</i> | 2056 ± 754 | 858 ± 223.3 | 1372 ± 399 | 1564 ± 173 | 1036 ± 436 |
| <i>B</i> | 540.1 ± 160.5 | 238.4 ± 73.5 | 435.5 ± 128.8 | 887.9 ± 94.7 | 560.0 ± 228.3 |

Примечание. Субстрат: 1 – твердый тип (камни, галька, пустые раковины), 2 – песок, 3 – заиленный песок, 4 – илы, 5 – глина с разной степенью заиленности.

Наибольшие величины численности и биомассы *D. polymorpha* зарегистрированы у уреза воды и на глубинах 5–10 м, минимальные – в зоне 15–20 м. При этом значимые различия (по ANOVA) распределения количественных показателей по глубинам выявлены только для *D. bugensis*. Численность моллюска на мелководье (<5 м) значимо превышала таковую на глубинах 10–15 м и >25 м ($p < 0.02$). Биомасса *D. bugensis* была меньше на мелководных участках по сравнению с другими глубинами ($p < 0.0001$), за исключением биотопов на 20–25 м. Также на очень больших глубинах биомасса *D. bugensis* была больше, чем в зоне 5–10 м ($p = 0.04$).

Наибольшие встречаемость и численность дрейссенид отмечены на твердых типах субстрата (ANOVA: $p < 0.04$), биомасса – на илах. Минимальные значения этих параметров наблюдали на песках ($p < 0.04$) (табл. 4). На твердых субстратах отмечены наибольшие значения обилия *D. polymorpha* относительно других выделенных типов грунта ($p < 0.05$). Этот вид реже регистрировали на песчаных и илистых грунтах, его количественные показатели были минимальны на глинах с разной степенью заиленности. Корреляционная зависимость показателей *D. polymorpha* от типа грунта не выявлена.

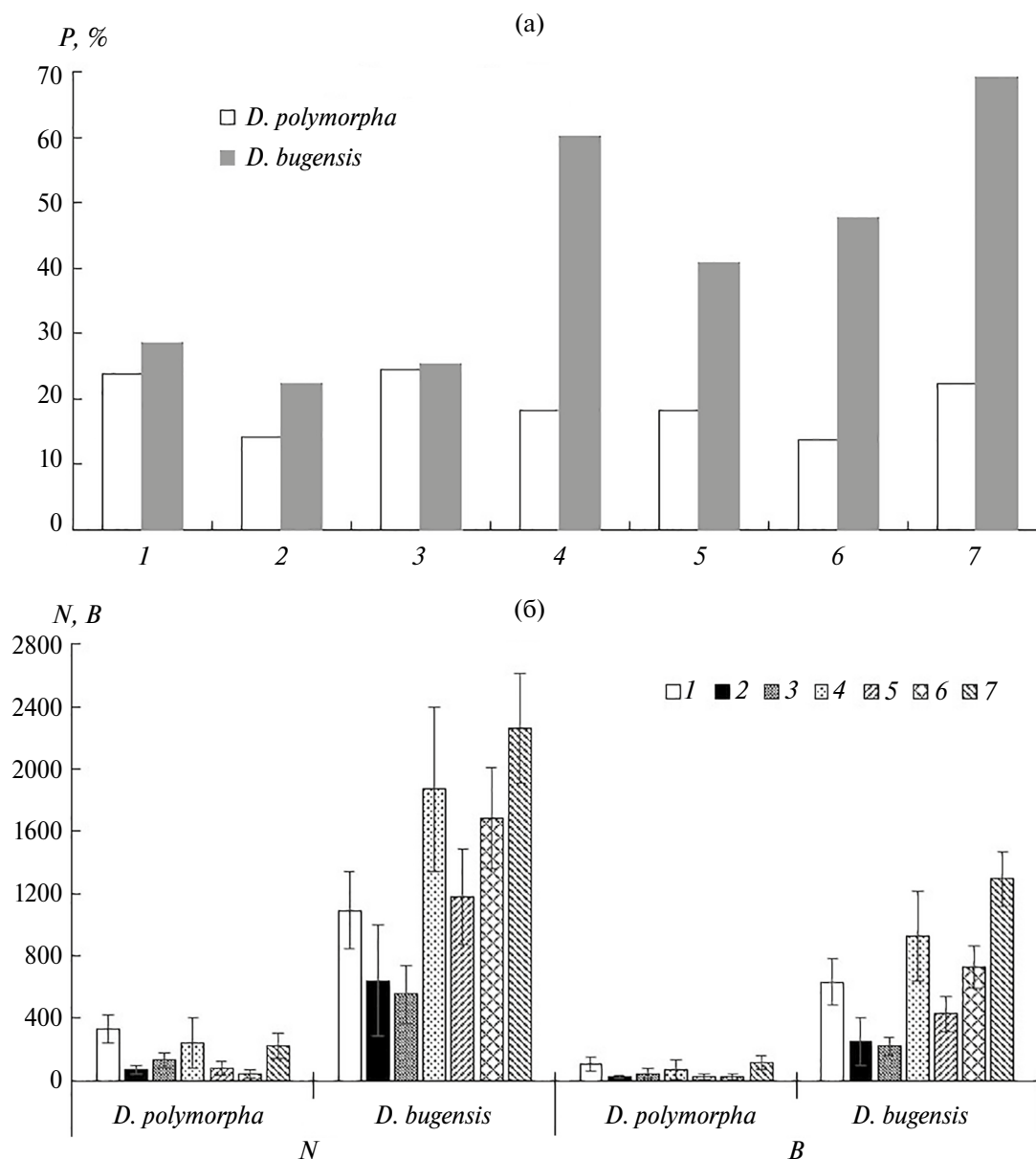


Рис. 1. Частота встречаемости (а) и количественные показатели (б) *Dreissena polymorpha* и *D. bugensis* в плесах Куйбышевского водохранилища. 1 – Волжский, 2 – Волжско-Камский, 3 – Камский, 4 – Тетюшинский, 5 – Ундорский, 6 – Ульяновский и 7 – Приплотинный плесы; N – численность, экз./м², B – биомасса, г/м².

Получена положительная корреляция встречаемости и количественных показателей *D. bugensis* с типом грунта ($p < 0.03$). На песках эти параметры были минимальными, максимальную встречаемость и численность вида отмечали на твердых грунтах (ANOVA: $p < 0.04$), биомассу – на илах. Значимые различия получены только для биомассы моллюска между песчаным типом грунта и твердым субстратом, а также илами ($p < 0.02$).

По акватории водохранилища дрейссенид чаще регистрировали в Тетюшинском и Приплотинном плесах, минимальная встречаемость ($< 33\%$) выявлена в верховье водохранилища (Волжский и Волжско-Камский плесы).

Встречаемость *D. polymorpha* была выше в Камском плесе, а *D. bugensis* – в Приплотинном (рис. 1). Во всех исследованных плесах чаще регистрировали *D. bugensis*, тогда как *D. polymorpha* отмечена в $< 25\%$ проб.

В целом наибольшее развитие дрейссениды получили в Приплотинном плесе ($p < 0.001$), минимальное – в Волжско-Камском и Камском ($p < 0.03$). Основной вклад в обилие дрейссенид во всех плесах Куйбышевского водохранилища вносила *D. bugensis*. Между количественными показателями *D. bugensis* и их распределением по плесам обнаружена положительная корреляция ($p < 0.01$). Характер распределения численности и биомассы

Таблица 5. Частота встречаемости дрейссенид (% проб зообентоса) в течение вегетационного периода в Куйбышевском водохранилище в 2015–2023 гг.

| Месяц | 1 | 2 | 3 |
|----------|----|----|----|
| Май | 17 | 36 | 38 |
| Июнь | 18 | 39 | 43 |
| Июль | 9 | 25 | 30 |
| Август | 17 | 41 | 44 |
| Сентябрь | 21 | 43 | 48 |
| Октябрь | 33 | 41 | 49 |

Примечание. Здесь и в табл. 6: 1 – *D. polymorpha*; 2 – *D. bugensis*; *D. polymorpha* + *D. bugensis*.

по плесам имел сходную картину, достоверно максимальные их значения выявлены в Приплотинном плесе ($p < 0.001$). Численность и биомасса *D. bugensis* в Волжско-Камском и Камском плесах были достоверно меньше, чем на ниже лежащих участках водохранилища ($p < 0.04$). Наибольшая численность *D. polymorpha* отмечена в Волжском плесе, хотя значимые различия зарегистрированы только с численностью этого вида в Ульяновском плесе ($p = 0.04$). В то же время максимальные значения биомассы выявлены в Волжском и Приплотинном плесах ($p > 0.05$) (рис. 1).

В течение вегетационного периода встречаемость дрейссенид возрастала с мая по октябрь с резким снижением в июле, таким образом, формировались два пика. Максимальные значения встречаемости у *D. polymorpha* отмечены в октябре, у *D. bugensis* – в сентябре (табл. 5). При этом

максимальное развитие *D. bugensis* наблюдали в мае, затем следовало значимое снижение обилия к осени ($p < 0.01$). У *D. polymorpha* картина сезонной динамики количественных характеристик имела иной характер, максимальные значения отмечены в сентябре (рис. 2). Для этого вида выявлена положительная корреляционная связь количественных показателей в зависимости от сезона, численность моллюска в октябре была достоверно больше, чем в мае–августе ($p < 0.01$).

Максимальных значений обилия популяции обоих видов достигали в 2015–2016 гг., наибольшая встречаемость дрейссенид в пробах макрозообентоса зарегистрирована в 2021 г. В 2019 г. отмечены минимальные значения численности и биомассы дрейссенид, значимые их различия выявлены только между 2019 г. и 2021 г. (табл. 6). В 2015–2016 гг. соотношение *D. polymorpha* и *D. bugensis* по численности было 1 : 55, по биомассе – 1 : 47. В 2023 г. наблюдали сокращение в > 1.5 раза количественных показателей *D. bugensis*, а у *D. Polymorpha* – их значимое увеличение (ANOVA, $p < 0.05$). В результате таких изменений соотношение численности и биомассы моллюсков стало 1 : 3 и 1 : 6 соответственно. Наибольшая численность *D. bugensis* отмечена в 2015–2016 гг., но значимые различия получены только для 2021 г. ($p < 0.03$) (табл. 6). Хотя встречаемость *D. bugensis* была выше в 2022 г., максимальные численность и биомасса вида зарегистрированы в 2021 г. ($p < 0.05$). В отличие от *D. bugensis*, по межгодовой динамике *D. polymorpha* выявлены значимые различия. В 2019 г. биомасса была достоверно меньше, чем в 2021 и 2022 гг. ($p < 0.04$), а в 2020 г. – меньше, чем в 2021 г. ($p = 0.04$).

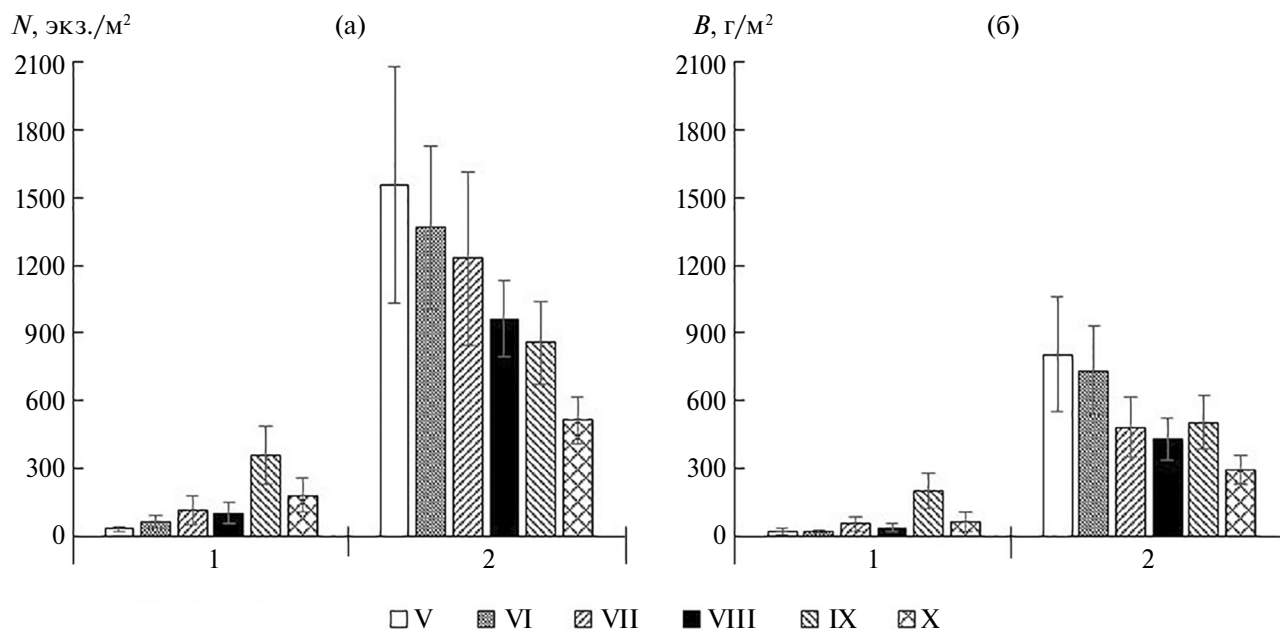
**Рис. 2.** Сезонная динамика численности (а) и биомассы (б) *D. polymorpha* (1) и *D. bugensis* (2) в Куйбышевском водохранилище в 2015–2023 гг. V – май, VI – июнь, VII – июль, VIII – август, IX – сентябрь и X – октябрь. 1 – *D. polymorpha*, 2 – *D. bugensis*.

Таблица 6. Межгодовая динамика основных характеристик популяций дрейссенид в Куйбышевском водохранилище

| Год | 1 | 2 | 3 |
|--------------------------------|------------------------------|-------------------------|----------------|
| <i>P</i> , % | | | |
| 2015–2016 | 11 | 39 | 39 |
| 2017–2018 | 16 | 35 | 40 |
| 2019 | 4 | 19 | 21 |
| 2020 | 19 | 38 | 42 |
| 2021 | 24 | 47 | 50 |
| 2022 | 29 | 40 | 44 |
| 2023 | 22 | 33 | 42 |
| <i>N</i> , экз./м ² | | | |
| 2015–2016 | 44 ± 19 ^b | 2438 ± 599 | 2482 ± 609 |
| 2017–2018 | 107 ± 50 ^b | 812 ± 197 | 919 ± 211 |
| 2019 | 5 ± 4 ^b | 501 ± 262 ^a | 506 ± 262 |
| 2020 | 26 ± 9 ^b | 1182 ± 339 | 1208 ± 341 |
| 2021 | 305 ± 84 ^b | 1484 ± 223 ^a | 1789 ± 271 |
| 2022 | 270 ± 98 ^b | 1268 ± 321 | 1538 ± 373 |
| 2023 | 222 ± 76 | 635 ± 160 ^a | 857 ± 200 |
| <i>B</i> , г/м ² | | | |
| 2015–2016 | 24.9 ± 14.0 | 1179.8 ± 294.8 | 1204.7 ± 304.3 |
| 2017–2018 | 80.0 ± 52.4 | 386.2 ± 86.0 | 466.2 ± 104.8 |
| 2019 | 0.1 ± 0.1 ^c | 321.2 ± 180.2 | 321.3 ± 180.2 |
| 2020 | 11.1 ± 7.1 ^b | 642.8 ± 161.8 | 653.9 ± 162.0 |
| 2021 | 128.2 ± 46.4 ^{c, b} | 599.9 ± 101.7 | 728.2 ± 124.2 |
| 2022 | 44.0 ± 16.5 | 611.2 ± 136.7 | 655.2 ± 145.1 |
| 2023 | 66.0 ± 30.0 | 392.1 ± 78.9 | 458.1 ± 92.9 |

Примечание. Одинаковыми индексами обозначены значимо различающиеся результаты: *a* – *p* < 0.05, *b* – *p* < 0.04, *c* – *p* < 0.04.

Таблица 7. Размерно-массовые характеристики популяций дрейссенид Куйбышевского водохранилища 2015–2023 гг.

| Вид | <i>L</i> | <i>b</i> | <i>h</i> | <i>m</i> |
|----------------------|------------|-----------|-----------|--------------|
| <i>D. polymorpha</i> | 14.6 ± 0.4 | 7.6 ± 0.2 | 7.8 ± 0.2 | 672.8 ± 34.3 |
| | 1.0–34.0 | 0.5–18.0 | 0.5–18.0 | 0.5–3850.0 |
| <i>D. bugensis</i> | 14.3 ± 0.2 | 6.4 ± 0.1 | 8.3 ± 0.1 | 544.5 ± 17.8 |
| | 1.0–32.0 | 0.5–18.0 | 0.5–17.0 | 0.5–2900.0 |

Примечание. Здесь и в табл. 8: *L* – длина, мм; *b* – ширина, мм; *h* – Высота, мм; *m* – масса, мг; над чертой – среднее арифметическое и его ошибка, под чертой – минимальное и максимальное значения.

В 2020–2023 гг. отмечено снижение численности *D. polymorpha* при увеличении ее биомассы, что нашло отражение в размерно-массовой структуре популяции моллюска (табл. 7). В популяции *D. polymorpha* доминировали молодые особи с длиной раковины 5–6 мм, далее следовали особи размером 7 и 25 мм. В популяции *D. bugensis* преобладали особи длиной 19–22 мм, причем более многочисленны были моллюски 20 и 21 мм (рис. 3).

Зависимость между длиной раковины и массой тела обычно описывают степенным уравнением. Для *D. polymorpha* оно имеет вид $W = 0.10 L^{2.99}$ ($R^2 = 0.94$), для *D. bugensis* – $W = 0.11 L^{2.97}$ ($R^2 = 0.89$). В целом кривые зависимости массы обоих видов от их длины фактически совпадают (рис. 4). Таким образом, до достижения моллюсками длины раковины 17 мм интенсивность прироста их массы тела примерно одинакова, затем у *D. bugensis* она снижается.

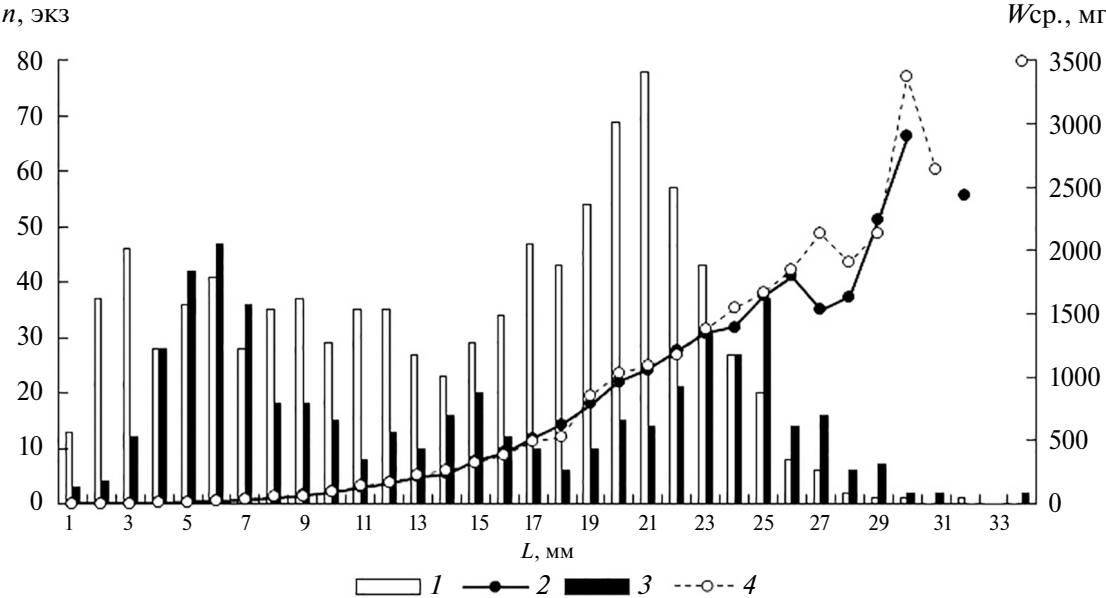


Рис. 3. Размерный состав популяции и средние значения массы особей моллюсков (*W*) при одинаковых значениях длины (*L*). 1 – количество *D. bugensis*; 2 – *W*ср. *D. bugensis*; 3 – количество *D. polymorpha*; 4 – *W*ср. *D. polymorpha*.

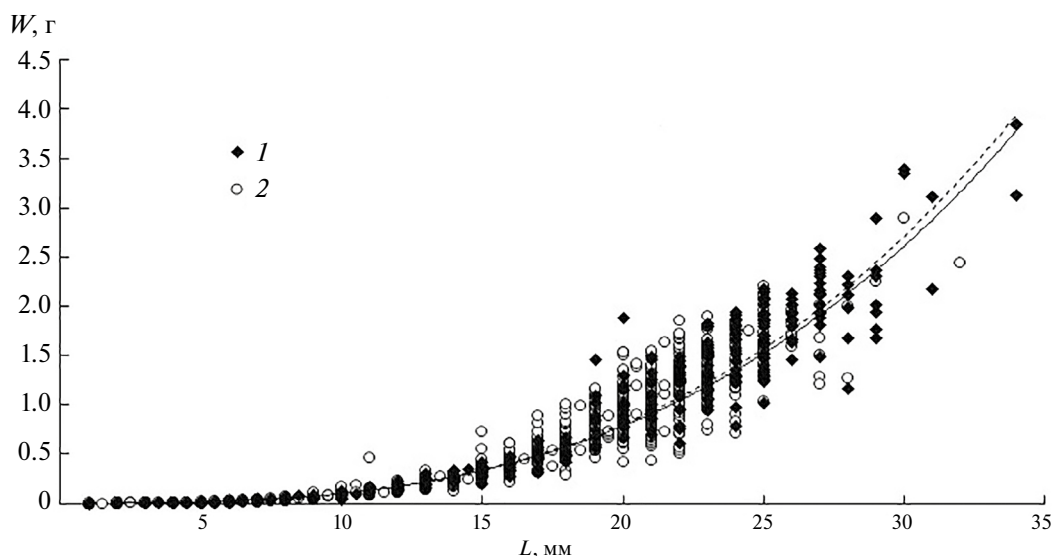


Рис. 4. График зависимости массы (W) моллюсков от длины (L) их раковины в Куйбышевском водохранилище. 1 – *Dreissena polymorpha*, 2 – *D. bugensis*.

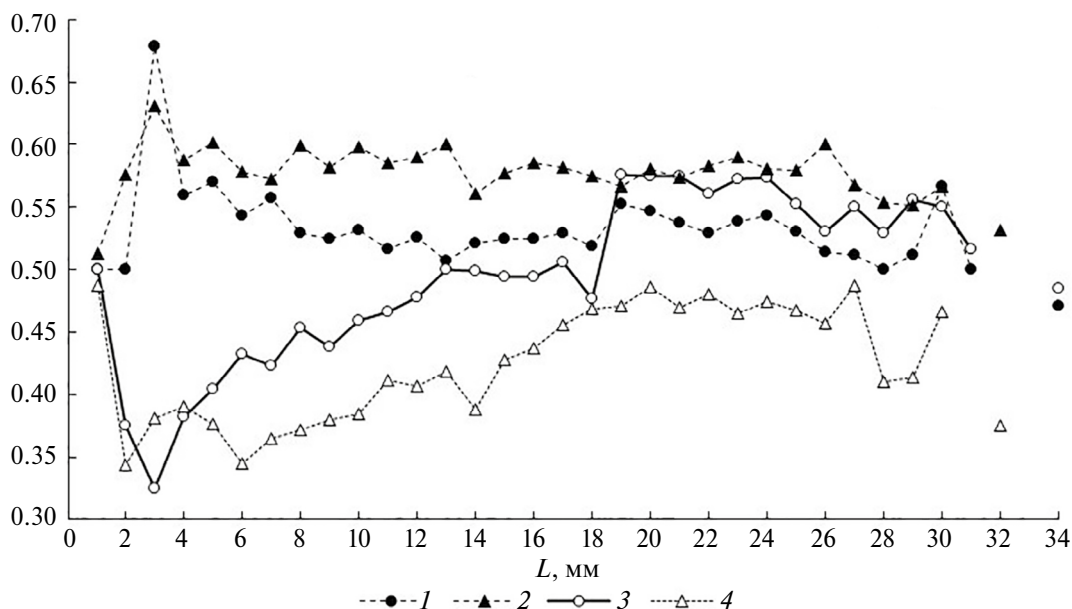


Рис. 5. Отношение высоты (h) и ширины (b) к длине (L) раковины дрейссенид в Куйбышевском водохранилище. 1 – h/L *D. polymorpha*, 2 – h/L *D. bugensis*, 3 – b/L *D. polymorpha*, 4 – b/L *D. bugensis*.

Таблица 8. Значения габитуальных индексов двух видов дрейссен Куйбышевского водохранилища в 2015–2023 гг.

| Индекс | <i>D. polymorpha</i> | <i>D. bugensis</i> |
|--------|------------------------------------|------------------------------------|
| h/L | 0.540 ± 0.003 (0.300–1.000) | 0.583 ± 0.002 (0.333–1.000) |
| b/L | 0.487 ± 0.004 (0.222–0.789) | 0.428 ± 0.003 (0.167–0.684) |
| h/b | 1.152 ± 0.013 (0.667–3.000) | 1.406 ± 0.019 (0.833–3.000) |

Примечание. Даны средние значения и их ошибки, в скобках – минимальное и максимальное значения.

Средние значения габитуальных индексов (h/L , b/L и h/b) двух видов моллюсков несколько различаются. У *D. polymorpha* средняя величина h/L ниже, а b/L , наоборот, выше, чем у *D. bugensis*. Индекс h/b у *D. bugensis* значительно отличается от единицы в большую сторону, у *D. polymorpha* он близок к единице (табл. 8). Индексы h/b также отличаются по видам. Для обоих видов выявлено, что с ростом длины раковины ее ширина увеличивается быстрее высоты, т. е. имеет место аллометрический рост (рис. 5). При одной и той же длине у *D. bugensis* высота раковины несколько больше, а ширина меньше, чем у *D. polymorpha*.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

К важным факторам, влияющим на распространение моллюсков и формирование устойчивых популяций, относятся температура водной среды, содержание растворенного кислорода, pH и тип грунта (Farr, Payne, 2010; Курина, 2017). Также на распределение и количественные показатели дрейссенид значительное влияние оказывает изменение концентрации биогенных элементов. Однако анализ влияния различных факторов (содержание кислорода, температура, тип грунта, глубина, плес на распределение обилия дрейссенид в Куйбышевском водохранилище не показал значимых корреляций. В целом концентрация растворенного кислорода и температурный режим водохранилища относительно благоприятны и находятся в пределах зоны толерантности для моллюсков (Farr, Payne, 2010; Мартемьянов, 2011; Курина, 2017).

Для моллюсков важно содержание ионов кальция, необходимое для формирования раковины. Пороговое значение для *D. bugensis* составляет 25 мг/л (Дрейссена..., 1994; Jones, Ricciardi, 2005; Мартемьянов, 2011; Kurina, 2017). Минимальная концентрация ионов кальция в воде в пресноводных водоемах для расселения *D. polymorpha* существенно меньше — 12.0 мг/л (Мартемьянов, 2011). Воды Куйбышевского водохранилища относятся к гидрокарбонатному классу кальциевой группы (Куйбышевское..., 1983, 2008). В период 2001–2005 гг. содержание Ca^{2+} в зависимости от сезона варьировало в пределах 39.1–52.2 мг/л, в 2009 г. — 43–47 мг/л (в среднем 45.1 мг/л), летом 2015 г. — 44.4–50.7 мг/л (в среднем 47.7 мг/л) (Дебольский и др., 2010; Цельмович, Отюкова, 2018).

На Верхней Волге (Иваньковское, Угличское, Рыбинское и Горьковское водохранилища), где средняя концентрация Ca^{2+} находится в пределах 25.8–52.2 мг/л (Дебольский и др., 2010; Цельмович, Отюкова, 2018), частота встречаемости *D. bugensis* за период 2005–2016 гг. изменялась от 6 до 31%, у *D. polymorpha* — от 19 до 50% (Перова и др., 2018; Курина, Селезнев, 2019). В Чебоксарском водохранилище в 2005 г. на всех типах грунта встречался только моллюск *D. polymorpha* при концентрации Ca^{2+} 42.2 мг/л (Дебольский и др., 2010). Биocenоз дрейссены не занимал лидирующего положения, преобладало сообщество *Viviparus viviparus* (Linnaeus, 1758) (Баканов, 2005). Также в 2005 г. впервые в водоеме появилась *Dreissena bugensis*, к 2009 г. ее встречаемость возросла до 50%, тогда как *D. polymorpha* присутствовала лишь в 40% проб (Курина, Селезнев, 2019). В 2009 г. *D. polymorpha* обнаружена лишь на нескольких станциях и ее обилие было незначительным, а численность *D. bugensis* достигла 3050 экз./м² при биомассе 1875 г/м² (Павлова, Пряничникова, 2016). В августе–сентябре 2015 г. оба вида

дрейссенид зарегистрировали в 45% проб (Перова и др., 2018), концентрация Ca^{2+} варьировала от 30.8 до 90.2 мг/л (в среднем 52.4 мг/л) (Цельмович, Отюкова, 2018).

В Саратовском водохранилище также зарегистрированы высокие показатели содержания Ca^{2+} в воде — от 43.2 до 46.0 мг/л (Дебольский и др., 2010; Цельмович, Отюкова, 2018). В 2005–2016 гг. частота встречаемости *D. bugensis* и *D. polymorpha* в этом водоеме была 36 и 25% соответственно (Курина, Селезнев, 2019), в 2009 г. — 44 и <30%, в 2010–2011 гг. она несколько снизилась (Kurina, 2017). Максимальная численность *D. polymorpha* и *D. bugensis* достигала 256 и 32 950 экз./м² с, биомасса — 65.2 и 10 542.7 г/м² соответственно. В 2015 г. *D. bugensis* встречена в 57% проб, *D. polymorpha* — в 29% (Перова и др., 2018).

Для Волгоградского водохранилища, где содержание Ca^{2+} 44.6 мг/л (Дебольский и др., 2010), в период с 2005 по 2016 гг. встречаемость *D. bugensis* и *D. polymorpha* была 55 и 23% соответственно (Курина, Селезнев, 2019). На Нижнекамском водохранилище, по данным 2016 г., *D. bugensis* и *D. polymorpha* были зарегистрированы в 29 и 64% проб при биомассе моллюсков 55.8 и 8.5 г/м² соответственно, в Воткинском — в 8 и 33% проб и биомассе 3.63 и 21.8 г/м², в Камском — 16 и 42% проб при биомассе 2.3 и 14.4 г/м². В Камском плесе Куйбышевского водохранилища и в Нижнекамском водохранилище по биомассе доминировала *D. bugensis*, севернее — *D. polymorpha* (Курина и др., 2021).

В Волжском и Волжско-Камском плесах Куйбышевского водохранилища в 1998–2009 гг. частота встречаемости у *D. polymorpha* и *D. bugensis* была 53 и 35%, численность — 341 ± 68 и 980 ± 277 экз./м², биомасса — 160.3 ± 56.2 и 320.7 ± 97.2 г/м² соответственно (Яковлева, Яковлев, 2011). Численность *D. polymorpha* в 1958–2005 гг. варьировала в диапазоне от 40 до 10 246 экз./м², биомасса — от 0.2 до 6820.0 г/м², *D. bugensis* — $321 - 3121$ экз./м² и 28.0–2399.1 г/м² соответственно (Куйбышевское..., 2008). В период 2005–2016 гг. частота встречаемости *D. bugensis* и *D. polymorpha* в водохранилище была 58 и 33% соответственно (Курина, Селезнев, 2019). В 2014–2015 гг. в Приплотинном плесе водохранилища основу сообщества донных беспозвоночных формировали дрейссениды, среди которых доминировала *D. bugensis*. В русловой части водохранилища по численности и биомассе лидировали моллюски, в количественные показатели которых существенный вклад вносила *D. bugensis* (>95% биомассы моллюсков) (Ахметзянова, 2017). В августе–сентябре 2015 г. *D. polymorpha* была отмечена в 23% проб, а *D. bugensis* — в 46% (Перова и др., 2018). В 2016 г. в Камском плесе Куйбышевского водохранилища встречаемость обоих видов дрейссен

достигала 50%, с биомассой *D. bugensis* 1357.9 г/м² и *D. polymorpha* 5.53 г/м² (Курина и др., 2021).

Таким образом, в водах Куйбышевского водохранилища, как и в прочих водохранилищах рек Волги и Камы, в период летней межени для развития обоих видов дрейссенид присутствует необходимая концентрация Ca²⁺. Содержание ионов кальция, вероятно, оказывает влияние на пространственное распределение моллюсков. Так, правобережье Куйбышевского водохранилища (плесы Волжский, Волжско-Камский, Приплотинный) представлено известняком или гипсом, соответственно поступающие в воды ионы кальция при смыве с берегов или при добыче этих пород выносятся течением в приплотинный участок, где кальций аккумулируется. К тому же в самом Приплотинном плесе в районе Жигулевских гор донные отложения представлены продуктами размыва известняка и доломитов, а на правобережье этого участка происходит их добыча (Рахуба и др., 2021).

В 1998–2009 гг. дрейссенид чаще регистрировали в Волжском плесе (56%) водохранилища, особенно на участках выше и ниже г. Казани (встречаемость 58% у *D. polymorpha* и 46% у *D. bugensis*). Минимальные значения встречаемости *D. polymorpha* отмечены в Тетюшинском плесе (20%), *D. bugensis* – в Камском плесе (9%). Почти везде доминировала *D. polymorpha*, за исключением Тетюшинского плеса. Максимальные количественные показатели *D. polymorpha* были зарегистрированы в Волжском плесе, а у *D. bugensis* – в Тетюшинском плесе, где наблюдали минимальное развитие *D. polymorpha* (Яковлева, Яковлев, 2014). В 2015–2023 гг. наибольшую встречаемость обоих видов дрейссенид отмечали в Приплотинном плесе. Здесь также максимальное развитие получила *D. bugensis*, тогда как *D. polymorpha* преобладала в Волжском плесе. Менее заселены дрейссенидами были Волжско-Камский и Камский плесы, что, возможно, связано со сносом течением велигеров и отсутствием подходящего типа грунта.

По данным наших исследований, встречаемость *D. polymorpha* в Куйбышевском водохранилище была <20%, *D. bugensis* – ~38%. Таким образом, из сравнительного анализа литературных данных и полученных нами результатов следует, что значение дрейссенид в водохранилище снижается. Это подтверждает и анализ межгодовой динамики встречаемости этих моллюсков. Так, в 2008 г. они присутствовали в >60% отобранных проб (Яковлева, Яковлев, 2011), в 2015–2023 гг. – только в 42%. Возможно, на снижение развития дрейссенид оказывает воздействие изменений абиотических условий обитания. К сожалению, в доступной авторам современной литературе, соответствующей периоду снижения развития дрейссенид, отсутствуют данные по факторам,

которые могут иметь лимитирующее значение для развития популяций дрейссенид в Куйбышевском водохранилище. В первую очередь это существенное колебание уровня воды, свойственное для данного водохранилища, температурный режим, гидрохимический состав и его динамика, содержание растворенного кислорода, распределение грунтов (Шкорбатов, 1973; Куйбышевское..., 1983; Шкорбатов и др. 1994; Мартемьянов, 2008; Пряничникова, 2015; Климова, 2018). Рыбы-бенитофаги (лещ, плотва, густера, линь и т.д.) могут выедать до 80% численности дрейссенид (Львова и др., 1994). В Куйбышевском водохранилище отмечен рост промысловых запасов бентофагов (Шакирова и др., 2023), что могло повлиять на снижение показателей дрейссенид в 2015–2023 гг.

Распределение дрейссенид по глубинам Куйбышевского водохранилища в 2015–2023 гг. сходно с отмеченным в литературе. Известно (Дрейссена..., 1994), что *D. polymorpha* более требовательна к содержанию кислорода в воде и более теплолюбива по сравнению с *D. bugensis* (Karatajev, 1998; Farr, Payne, 2010; Курина, 2020). Она предпочитает заселять прибрежные участки, где и регистрируют ее высокие встречаемость и обилие. Моллюск *D. bugensis* предпочитает глубоководные участки водохранилища, с более низкой температурой воды, более подходящей для обитания этого вида (Farr, Payne, 2010; Курина, 2020). В Волжском и Волжско-Камском плесах водохранилища в начале 2000-х гг. на всех глубинах чаще находили *D. polymorpha*, а у уреза воды *D. bugensis* была редкой (Яковлева, Яковлев, 2011). В последние годы по встречаемости и обилию *D. bugensis* преобладала над *D. polymorpha* на всех глубинах. В верховье водохранилища численность дрейссенид была наибольшей на глубинах 2–5 м, биомасса – на 5–10 м. Минимальное развитие у обоих видов было зарегистрировано у уреза воды. На глубинах 10–15 м отмечали резкое снижение количественных показателей *D. polymorpha*. У *D. bugensis* численность снижалась на глубинах 15–20 м, биомассы – на 20–25 м. Затем на глубинах >25 м их показатели возрастали и достигали значительных величин. Можно предположить, что на глубинах 15–25 м располагается свал дна к русловой части водохранилища, где, вероятно, происходит скопление бентосоядных рыб (Мочек, Павлов, 2021). При сравнительном анализе с литературными данными, можно сказать, что в 2015–2023 гг. на глубинах >5 м обилие *D. polymorpha* значительно сократилось, тогда как количество *D. bugensis* несколько возросло по сравнению с началом 2000-х годов (Яковлева, Яковлев, 2011).

Дрейссениды предпочитают заселять твердые типы субстрата, к которым они прикрепляются за счет биссусных нитей (Jones, Ricciardi, 2005; Farr, Payne, 2010). Наличие плотного субстрата особенно важно для поствелигерной стадии дрейссенид

или в начале освоения нового региона-реципиента. Однако впоследствии они начинают заселять также мягкие типы грунта, в том числе для снижения конкуренции с другими моллюсками (Цееб и др., 1966; Farr, Payne, 2010). На мягком грунте они достигают показателей обилия, сравнимых с таковыми на твердых субстратах (Jones, Ricciardi, 2005). Так, *D. bugensis* в Куйбышевском водохранилище массово заселяет илистый субстрат. Некоторые авторы в водохранилищах рек Волги и Камы относят *D. bugensis* к эвритопным видам (Курина и др., 2023). В Волгоградском водохранилище *D. polymorpha* предпочитает заселять пески с разной степенью заиленности, а в Средней Волге чаще встречается в литореофильных биоценозах (Курина, Селезнев, 2019). В Волжском и Волжско-Камском плесах Куйбышевского водохранилища в 1998–2009 гг. *D. polymorpha* обитала на всех типах грунтов, ее встречаемость превышала 50%, однако наиболее часто вид присутствовал на илистом песке и твердых грунтах. Моллюска *D. bugensis* чаще (61%) регистрировали на твердом субстрате, а чистые пески были для вида менее предпочтительны (7%) (Яковлева, Яковлев, 2014). В 2015–2023 гг. встречаемость *D. polymorpha* в пробах макрозообентоса стала <48% даже на плотных грунтах, тогда как *D. bugensis* доминировала на всех выделенных типах грунта, как и ранее, ее чаще отмечали на плотных субстратах.

На всех выделенных типах грунта в Куйбышевском водохранилище основной вклад в обилие дрейссенид вносила *D. bugensis*, однако в верхней части водохранилища в начале 2000-х годов на чистых песках она количественно уступала *D. polymorpha* (Яковлева, Яковлев, 2014). Наибольшие показатели численности *D. polymorpha* в верховье водохранилища отмечены на илистых типах грунта, биомасса — на заиленных песках, у *D. bugensis* наибольшие показатели обилия — на заиленных песках (Яковлева, Яковлев, 2014).

Наши исследования показали, что оба вида дрейссенид численно достигали максимального развития на плотных субстратах. По биомассе *D. polymorpha* была многочисленна на твердом грунте, *D. bugensis* — на заиленном песке, т. е. существенных изменений в предпочтении различных типов грунта у *D. bugensis* не произошло, тогда как у *D. polymorpha* отмечено снижение обилия на мягких грунтах. Возможно, это связано с конкурентными взаимодействиями между *D. polymorpha* и *D. bugensis*: последняя активно заселяет участки с илистым типом грунта.

Анализ сезонной динамики показал низкую встречаемость дрейссенид в летний период, что подтверждается проведенными ранее исследованиями верхних участков водохранилища (Яковлева, Яковлев, 2014). Однако наши наблюдения указывают на иную картину распределения обилия

моллюсков в течение вегетационного периода, что особенно выражено для *D. bugensis*. Если в 1998–2009 гг. наибольшие значения численности и биомассы дрейссенид регистрировали в осенний период (Яковлева, Яковлев, 2011), то по результатам наших исследований в период 2015–2023 гг. максимальную численность *D. bugensis* отмечали весной в мае, к осени она снижалась до минимальных значений. Для *D. polymorpha* характер сезонного хода численности не изменился по сравнению с указанным для предыдущих лет (Яковлева, Яковлев, 2014). Возможно, изменение сезонного цикла *D. bugensis* связано с особенностями биологии вида, а именно со способностью к размножению при сравнительно низкой температуре (9°C) (D'Hont et al., 2018). Соответственно, период размножения у *D. bugensis* начинается раньше, для *D. polymorpha* минимальная температура начала размножения — 12°C (Павлова, Пряничникова, 2016; D'Hont et al., 2018). Также для *D. bugensis* характерен высокий темп роста молоди (Пряничникова, 2012). Наши данные о сезонном цикле развития дрейссенид в Куйбышевском водохранилище отличаются от таковых в Саратовском водохранилище (Курина, 2017).

В верховье Куйбышевского водохранилища в 1998–2009 гг. длина раковины *D. polymorpha* была в среднем 8.1 ± 0.2 мм, максимальная — 30 мм, масса особи — 156.4 ± 11.9 мг, максимальная — 3060 мг. У *D. bugensis* средняя длина раковины достигала 12.7 ± 0.2 мм, максимальная — 31 мм, средняя индивидуальная масса — 425.4 ± 17.9 мг, максимальная — 5080 мг (Яковлева, Яковлев, 2014). В 2009–2016 гг. в Куйбышевском водохранилище по данным Е.М. Куриной (2018) *D. polymorpha* имела длину раковины от 1.2 до 25.0 мм (в среднем 7.8 ± 0.04 мм), в Саратовском водохранилище этот показатель варьировал от 1.2 до 27 мм (в среднем 10.2 ± 0.03 мм). Размеры *D. bugensis* в тех же водоемах были 1.2–33.0 мм (10.6 ± 0.02 мм) и 1.1–42.0 мм (13.7 ± 0.02 мм) соответственно. В популяциях обоих видов дрейссен преобладали особи с длиной раковины <10 мм (Курина, 2018). В 2015–2023 гг. дрейссениды достигали больших значений размерно-массовых показателей. Так, максимальная длина раковины *D. polymorpha* стала 34 мм, *D. bugensis* — 32 мм. Возможно, имеющиеся различия связаны с тем, что предыдущие исследования охватывали только верхние плесы водохранилища (Волжский и Волжско-Камский), где наиболее часто присутствовали особи с длиной раковины 3–5 мм (Яковлева, Яковлев, 2014). По нашим данным, по всей акватории водоема преобладали моллюски с длиной раковины 19–21 мм. Однако для обоих видов наблюдалась схожая картина соотношения ширины и высоты раковин к их длине, а также для кривых зависимостей массы моллюсков от их длины (Яковлева, Яковлев, 2014).

В целом полученные результаты по исследованию габитуальных индексов дрейссенид совпадают с данными по Горьковскому и Рыбинскому водохранилищам (Павлова, 2010). У моллюсков из Куйбышевского водохранилища средние значения длины раковины несколько ниже, чем для Рыбинского водохранилища, но значения габитуальных индексов фактически сопоставимы (Павлова, 2010). По результатам наших исследований, для моллюсков характерен аллометрический тип роста, что подтверждают результаты других исследователей (Павлова, 2010; Яковлева, Яковлев, 2014). Более плоская и высокая раковина *D. bugensis* позволяет этому виду обитать на мягких грунтах, в том числе на илах в глубоководной части водоемов (Цееб, 1966; Павлова, Пряничникова, 2016). Также из-за особенностей строения раковины *D. bugensis* в монодоминантных сообществах формирует вытянутые, словно нити, друзы, способные находиться на мягких грунтах. Они более рыхлые и не такие округлые, как у *D. polymorpha*. Подобная разница в строении друз дрейссенид была отмечена и в Рыбинском водохранилище (Пряничникова, 2012). По-видимому, это дает конкурентное преимущество *D. bugensis* при пространственном распространении вида в водоемах, где на илы приходится значительная площадь дна. Но при этом в таких друзах *D. bugensis*, вероятно, будут активнее выедать рыбы-бентофаги.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В Куйбышевском водохранилище дрейссениды обнаружены в 42% проб, их численность достигала 1365 ± 128 экз./м² при биомассе 647.9 ± 59.6 г/м². Основу этих показателей по всему водохранилищу и на отдельных его участках, типах грунта и глубинах формировала *D. bugensis*. Наибольшие значения обилия *D. bugensis* были зарегистрированы в начале вегетационного периода, у *D. polymorpha* — осенью. В многолетнем аспекте отмечено сокращение обилия дрейссенид в водохранилище из-за снижения количественных показателей *D. bugensis*. Консорции дрейссен, где доля обоих видов и по отдельности, и при совместном обитании достигала >50% суммарной биомассы макрозообентоса, была <30% проб. Из 142 таксонов, выявленных в таких сообществах, высокая встречаемость отмечена у полихеты *Hypania invalida*, олигохеты *Limnodrilus* sp. и хирономиды *Polypedium nubeculosum*. В пробах с дрейссенидами зообентос был богаче представлен и в качественном, и в количественном аспектах. Зарегистрированы дрейссениды с максимальной длиной раковины >32 мм. У *D. polymorpha* доминировали особи с длиной раковины 5–6 мм, у *D. bugensis* — 19–22 мм.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования РФ “Разнообразие, биология и экология водных и околоводных беспозвоночных континентальных вод” № 124032500016-4 и в рамках государственного задания Татарского филиала Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии “Осуществление государственного мониторинга водных биологических ресурсов во внутренних водах, в территориальном море Российской Федерации, на континентальном шельфе Российской Федерации и в исключительной экономической зоне Российской Федерации, в Азовском и Каспийском морях” (часть II, раздел 5, № 076-00007-22-00). Никаких дополнительных грантов на проведение или руководство данным конкретным исследованием получено не было.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Ахметзянова Н.Ш. 2017. Особенности распределения донных сообществ в Приплотинном плесе Куйбышевского водохранилища // Эколого-биологические исследования внутренних водоемов России: сборник научных трудов. Казань: ФГБНУ “ГосНиОРХ”. Вып. 14. С. 87.
- Баканов А.И. 2005. Бентос Чебоксарского водохранилища: современное состояние и пространственное строение // Биология внутр. вод. № 4. С. 59.
- Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах. 2004. М.; СПб.: Т-во науч. изданий КМК. С. 16.
- Дебольский В.К., Григорьева И.Л., Комиссаров А.Б. и др. 2010. Современная гидрохимическая характеристика реки Волга и ее водохранилищ // Вода: химия и экология. № 11. С. 2.
- Дрейссена *Dreissena polymorpha* (Pall.) (Bivalvia, Dreissenidae): Систематика, экология, практическое значение. 1994. М.: Наука.
- Климова Я.С. 2018. Влияние природных и антропогенных факторов среды на показатели оксидативного стресса двустворчатых моллюсков сем. Dreissenidae: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Борок: Ин-т биологии внутр. вод РАН.
- Куйбышевское водохранилище. 1983. Л.: Наука.
- Куйбышевское водохранилище (научно-информационный справочник). 2008. Тольятти: Ин-т экологии волжск. бассейна РАН.
- Курина Е.М. 2018. Сравнительная оценка размерных характеристик чужеродных видов макрозообентоса Куйбышевского и Саратовского водохранилищ // Изв. Самар. науч. центра РАН. Т. 20. № 2. С. 73.
- Курина Е.М. 2020. Особенности распределения чужеродных видов макрозообентоса в заливах водохранилищ (на примере водоемов Средней и

- Нижней Волги) // Рос. журн. биол. инвазий. № 1. С. 21.
- Курина Е.М., Селезнев Д.Г., Шерышева Н.Г. 2021. Распространение чужеродных видов макрозообентоса и их ценотические комплексы в камских водохранилищах // Рос. журн. биол. инвазий. № 4. С. 85. <https://doi.org/10.35885/1996-1499-2021-14-485-96>
- Курина Е.М., Селезнев Д.Г., Шерышева Н.Г. 2023. Зависимость распространения чужеродных видов макрозообентоса от типа и состава грунта в волжских и камских водохранилищах // Биология внутр. вод. № 2. С. 243. <https://doi.org/10.31857/S032096522302016X>
- Курина Е.М., Селезнев Д.Г. 2019. Анализ закономерностей организации комплексов видов макрозообентоса Понто-Каспийского и Понто-Азовского происхождения в водохранилищах Средней и Нижней Волги // Экология. № 1. С. 62. <https://doi.org/10.1134/S0367059719010050>
- Лазарева В.И., Степанова И.Э., Цветков А.И. и др. 2018. Кислородный режим водохранилищ Волги и Камы в период потепления климата: последствия для зоопланктона и зообентоса // Тр. Ин-та биологии внутр. вод РАН. Вып. 81(84). С. 47.
- Львова А.А., Макарова Г.Е., Алимов А.Ф. и др. 1994. Рост и продукция // Дрейссена: систематика, экология, практическое значение. М.: Наука. С. 156.
- Мартемьянов В.И. 2008. Роль систем ионного транспорта в распространении дрейссены // Дрейссениды: эволюция, систематика, экология. Ярославль: Ярослав. печатный двор. С. 93.
- Мартемьянов В.И. 2011. Влияние минерального состава внешней среды на показатели водно-солевого обмена вселившейся в Рыбинское водохранилище дрейссены *Dreissena polymorpha* Pallas // Рос. журн. биол. инвазий. № 2. С. 120.
- Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. 1975. М.: Наука. С. 239.
- Методические указания по принципам организации системы наблюдений и контроля за качеством воды водоемов и водотоков на сети Госкомгидромета в рамках ОГСН К. 1984. Л.: Гидрометеиздат. С. 40.
- Мочек А.Д., Павлов Д.С. 2021. Сравнительный анализ распределения рыб в лимнических и лотических водных объектах (обзор) // Биология внутр. вод. № 2. С. 179. <https://doi.org/10.31857/S032096522102011X>
- Павлова В.В. 2010. Эколого-географическая изменчивость морфологических признаков *Dreissena polymorpha* и *Dreissena bugensis* (Mollusca, Bivalvia): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Борок: Ин-т биологии внутр. вод РАН.
- Павлова В.В., Пряничникова Е.Г. 2016. Эколо-морфологическая характеристика *Dreissena bugensis* (Bivalvia, Dreissenidae) Чебоксарского водохранилища (с описанием глубоководного экотипа // Рос. журн. биол. инвазий. № 2. С. 116.
- Перова С.Н., Пряничникова Е.Г., Жгарева Н.Н., Зубишина А.А. 2018. Таксономический состав и обилие макрозообентоса Волжских водохранилищ // Тр. Ин-та биологии внутр. вод РАН. Вып. 82(85). С. 52. <https://doi.org/10.24411/0320-3557-2018-1-0012>
- Пряничникова Е.Г. 2015. Дрейссениды (Mollusca, Dreissenidae) Верхневолжских водохранилищ // Поволжск. экол. журн. № 1. С. 64.
- Рахуба А.В., Турутина Т.В., Шмакова М.В. 2021. Донные отложения Приплотинного плеса Куйбышевского водохранилища (по данным экспедиционных исследований 2020 г.) // Географ. вестн. Вып. 3(58). С. 107. <https://doi.org/10.17072/2079-7877-2021-3-107-115>
- Руководство по методам гидробиологического анализа поверхностных вод и донных отложений. 1983. Л.: Гидрометеиздат. С. 239.
- Руководство по гидробиологическому мониторингу пресноводных экосистем. 1992. СПб.: Гидрометеиздат. С. 318.
- Самые опасные инвазионные виды России (Топ – 100). 2018. М.: Тов-во науч. изданий КМК.
- Шакирова Ф.М., Анохина О.К., Смирнов А.А., Валиева Г.Д. 2023. Динамика запасов и биологические показатели основных промысловых видов рыб Куйбышевского водохранилища за период 2001–2021 гг., их освоение промыслом // Вопр. рыболовства. Т. 24. № 3. С. 77. <https://doi.org/10.36038/0234-2774-2023-24-3-120-140>
- Шкорбатов Г.Л. 1973. Эколого-физиологические аспекты микроэволюции водных животных. Харьков: Изд-во Харьков. ун-та.
- Шкорбатов Г.Л., Карпевич А.Ф., Антонов П.И. 1994. Экологическая физиология // Дрейссена: Систематика, экология, практическое значение. М.: Наука. С. 67.
- Цеев Я.Я., Алмазов А.М., Владимиров В.И. 1966. Закономерности изменения гидрологического, гидрохимического и гидробиологического режимов в связи с зарегулированием стока Днепра и их влияние на биологическое и санитарное состояние водохранилищ // Гидробиол. журн. Т. 2. № 3. С. 3.
- Цельмович О.Л., Отюкова Н.Г. 2018. Содержание железа и главных компонентов солевого состава в воде волжских водохранилищ в период открытой воды 2015 года // Тр. Ин-та биологии внутр. вод РАН. Вып. 81(84). С. 7.
- Яковлева А.В., Яковлев В.А. 2010. Современная фауна и количественные показатели инвазионных беспозвоночных в зообентосе верхних плесов Куйбышевского водохранилища // Рос. журн. биол. инвазий. № 2. С. 97.
- Яковлева А.В., Яковлев В.А. 2011. Влияние *Dreissena polymorpha* и *Dreissena bugensis* на структуру зообентоса верхних плесов Куйбышевского водохранилища // Рос. журн. биол. инвазий. № 3. С. 105.
- Яковлева А.В., Яковлев В.А. 2014. Чужеродные бентосные беспозвоночные в верховьях Куйбышевского водохранилища. Казань: Отечество.
- D'Hont A., Gittenberger A., Hendriks A.J., Leuven R.S.E.W. 2018. Drivers of dominance shifts between invasive

- Ponto-Caspian dreissenids *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771) and *Dreissena rostriformis bugensis* (Andrusov, 1897) // Aquat. Invasions. V. 13. Issue 4. P. 449.
- Farr M.D., Payne B.S. 2010. Environmental habitat conditions associated with freshwater Dreissenids. US Army Corps of Engineers, Engineer Research and Development Center, Environmental Laboratory.
- Jones L., Ricciardi A. 2005. Influence of physicochemical factors on the distribution and biomass of invasive mussels (*Dreissena polymorpha* and *Dreissena bugensis*) in the St. Lawrence River // Can. J. Fish and Aquat. Sci. № 62. P. 1953.
- Karatayev A.Y., Burlakova L.E., Padilla D.K. 1998. Physical factors that limit the distribution and abundance of *Dreissena polymorpha* (Pall.) // J. Shellfish Res. V. 17. № 4. P. 1219.
- Kurina E.V. 2017. Diversity, dynamics of distribution, and structure of communities of benthic alien species in Saratov Reservoir // Rus. J. Biol. Invasion. V. 8. № 1. P. 55. <https://doi.org/10.1134/S2075111717010076>

Bivalves of the Genus *Dreissena* of the Kuibyshev Reservoir

A. V. Melnikova^{1, *}, E. G. Pryanichnikova²

¹Tatar Branch of the Federal State Budget Scientific Institution

“Russian Federal Research Institute of Fisheries and oceanography”, Kazan, Republic of Tatarstan, Russia

²Papanin Institute for Biology of Inland Waters Russian Academy of Sciences,

Borok, Nekouzsky raion, Yaroslavl oblast, Russia

*e-mail: d.bugensis@mail.ru

Based on long-term studies, modern data on populations of *Dreissena bugensis* and *D. polymorpha* in the water area of the Kuibyshev Reservoir are presented. It is shown that the basic quantitative parameters in all considered reaches of the reservoir, identified types of sediments and depths were formed by *D. bugensis*. In the consortia of dreissenids, 146 taxa of benthic invertebrates were identified, of which 26 taxa were alien species. The abundance in such communities was mainly formed by crustaceans, and the biomass, by mollusks. The analysis of seasonal dynamics showed a decrease in the quantitative parameters of *D. bugensis* from May to October, while for *D. polymorpha*, on the contrary, there was an increase by autumn. An analysis of the inter-annual dynamics has revealed an increase in the abundance of *D. polymorpha* and a decrease in *D. bugensis* in recent years.

Keywords: *Dreissena bugensis*, *Dreissena polymorpha*, occurrence, abundance, biomass, consortia, distribution, size-weight parameters, Volga River, Kama River