

РОЗДІЛ 2. ЗООЛОГІЯ ТА ЕКОЛОГІЯ ТВАРИН

УДК 564: 574.5

ЗНАЧЕННЯ ДРЕЙСЕНИ У ФОРМУВАННІ ІНДИВІДУАЛЬНИХ КОНСОРЦІЙ

Домбровський К.О., к.б.н., доцент

Запорізький національний університет

Розглядаються питання загальнобіологічного характеру, що пов'язані з утворенням та функціонуванням консорції водних безхребетних, у яких детермінуючим центром є *Dreissena*. З'ясовано середовищеутворююче значення дрейсени у формуванні супутніх видів-консортив.

Ключові слова: дрейсена, двостулкові молюски, консорція, безхребетні макрозообентосу, види-консорти.

Домбровский К.О. ЗНАЧЕНИЕ ДРЕЙССЕНЫ В ФОРМИРОВАНИИ ИНДИВИДУАЛЬНЫХ КОНСОРЦИЙ / Запорожский национальный университет, Украина.

Рассматриваются вопросы общебиологического характера, связанные с образованием и функционированием консорции водных беспозвоночных, в которых детерминирующим центром является *Dreissena*. Выяснено средообразующее значение дрейсены в формировании сопутствующих видов-консортов.

Ключевые слова: дрейссена, двустворчатые моллюски, консорция, беспозвоночные макрозообентоса, виды-консорты.

Dombrovskiy K.O. ROLE OF DREISSENA IN FORMATION CONSORTIA INDIVIDUALS / Zaporizhzhya national university, Ukraine

General biological issues related to the formation and functioning of aquatic invertebrate consortia around *Dreissena*. The environment-forming role of *Dreissena* in assembling the groups of companion (consort) species is shown.

Key words: *Dreissena*, bivalve mollusks, consortium, macrobenthic invertebrates, consorts species.

ВСТУП

У прісноводних водоймах двостулкові молюски часто виступають домінуючим компонентом бентосних і перифітонних угруповань. Вони утворюють значну біомасу і, функціонуючи як фільтратори-седиментатори, суттєво впливають на формування донних відкладів та якість води, сприяючи седиментації фітопланктону та завислих речовин, а також на структуру угруповань, що їх заселяють. На особливу увагу серед них заслуговують понто-каспійські двостулкові молюски роду *Dreissena* [1].

До роду *Dreissena* належать декілька видів і підвидів двостулкових молюсків. У прісних водоймах розповсюджені тільки два види – *Dreissena polymorpha* (Pall.) та *D. bugensis* Andr. Перший вид є одним із найбільш розповсюджених серед молюсків прісних водойм України. Розширення меж ареалу виду продовжується дуже значними темпами, тобто спостерігається явище так званої екологічної інвазії – некерованого вселення дрейсени у водойми та водотоки [2].

Мета цієї роботи – з'ясувати роль популяції виду едифікатора (дрейсени) у формуванні та функціонуванні консорції водних безхребетних.

1 КОНСОРЦІЯ ЯК СТРУКТУРНА ОДИНИЦЯ БІОГЕОЦЕНОЗУ

До складу біоценозів як природних, так і антропогенних, належить велика кількість видів організмів, які знаходяться в складних взаємозв'язках один з одним. У процесі вивчення структурно-функціональних особливостей біоценозів виділяють елементарні системи популяцій, які взаємодіють між собою, а саме консорції.

Уявлення щодо консорції вперше було сформульовано двома дослідниками – зоологом В.М. Беклемішевим [3] та ботаніком Л.Г. Раменським [4]. При чому ці уявлення відомих авторів стосовно консорції в багатьох питаннях були подібними, але в деяких – мали значні відмінності [5]. При подальшому розвитку теорії консорції виявились різноманітні й дуже важливі суперечності в поглядах багатьох науковців щодо тлумачення цього терміна, його значення для вивчення біоценозів і розвитку біоценології в цілому.

Суттєва наукова полеміка точилася навколо такого питання, як межі консорції. Деякі автори вважають, що консорція повинна обмежуватися тільки безпосередніми ценотичними зв'язками між видом-

детермінантом і консортами [3, 6-8]. Інші вважають, що консорції являють собою систему ланцюгових опосередкованих зв'язків між організмами, де її межі чітко невизначені [9-11]. Але слід зазначити, що розглядаючи поняття «консорція», необхідно показати, як і навколо яких організмів фокусуються комплекси безпосередньо пов'язаних з ними і залежних від них тварин і рослин [6]. Щоб не втрачати зміст цього поняття та його доцільність, також треба, напевно, дотримуватися тих поглядів, за якими консорцію необхідно обмежувати прямими біотичними зв'язками її складових.

Інші суперечності виникли при розгляданні центрального ядра консорції, коли потрібно було з'ясувати – детермінантом консорції може бути тільки одна особина чи біоценотична популяція певного виду. Вважають, що ядром консорції може бути лише один організм [3, 6]. Але для повної оцінки стану екосистеми в цілому не достатньо вивчення взаємовідносин на рівні однієї особини. Тільки популяційний підхід дозволяє визначити всю систему зв'язків, які і будуть зумовлювати структурно-функціональні показники біоценозу в цілому [4, 11-12]. У зв'язку з цим виникає питання: чи завжди утворення специфічного комплексу організмів зумовлюється наявністю популяції певного виду? Чи не залежить це від умов навколишнього середовища? Допомогу у вирішенні цього питання може надати застосування такої інтегральної оцінки популяції, як «тип стратегії», яку вперше було запропоновано Макартуром та Уілсоном [13]. Так, г-стратегія визначається відбором, що спрямований, перш за все, на підвищення швидкості росту популяції в початковий період збільшення її чисельності. Умови середовища, яке щільно заповнене, більш сприятливе для організмів, що характеризуються низьким потенціалом росту, але більш високою конкурентною здатністю щодо ресурсів та їх збалансованим використанням при стабілізації чисельності (К-стратегія) [14].

Таким чином, організми з г-стратегією пов'язані із середовищем існування, яке визначає г-відбір, а організми з К-стратегією – із середовищем, яке визначає К-відбір [15]. Цей підхід знайшов дуже широке застосування в фітоценології [16]. Зважаючи на те, що рослини нерухомі, та проводячи певні аналогії, ці теоретичні напрацювання аналогічно можна використовувати при вивченні водних безхребетних, яким властивий прикріплений спосіб життя. Види з К-стратегією в процесі своєї життєдіяльності направляють свій енергетичний потенціал на формування середовища. Види ж, які мають г-стратегію, активно розвиваються тоді, коли зменшується кількість біоценотичних зв'язків, і вся їхня енергія спрямована на репродуктивний потенціал. Але виявити належність популяції певного виду до того або іншого типу стратегії досить важко, бо в різноманітних умовах вона проявляє себе по-різному, не виявляючи конкретно К- або г-стратегії, тому було введено поняття про К-г-градієнт [17].

Необхідно також відзначити, що не існує популяцій і видів, яким властивий тільки один тип стратегії на всіх етапах життя. Так, для різних періодів життя кожен вид використовує різні життєві стратегії, тому що в різних умовах існування в одного виду може домінувати та чи інша стратегія. Наприклад, дослідження угруповань перифітону [18] показали, що в стабільних природних умовах популяція *D. polymorpha* виявляла добре виражені властивості К-стратегії – мала відносно великі розміри; довгу тривалість життя; утворювала потужні конгрегації. Одночасно моллюск характеризувався властивостями г-стратегії – мав високу плодючість; пелагічну личинку, яка дозволяє захоплювати різні субстрати, також проявляв і патентні (стрес-толерантні) властивості – здатний переносити несприятливі умови (понижений вміст кисню). Імовірно, що та чи інша популяція може утворювати консорцію, коли вона розташовується ближче до К-полюсу, тобто при сприятливих умовах навколишнього середовища даний вид своєю життєдіяльністю може створювати умови для існування комплексу консортів.

Ще одним дискусійним питанням є трофічний статус ядра консорції. Вважається, що детермінантом консорції може бути лише автотрофний організм, який існує самостійно, створюючи органічну речовину за рахунок фотосинтезу і тому є енергетично незалежним [5-6, 9]. Тваринні ж організми енергетично залежать від автотрофів. Імовірно, це твердження є цілком вірним для деяких наземних біоценозів. Інша картина спостерігається у водних екосистемах. Консорції передбачають наявність цілої системи зв'язків видів-детермінантів з консортами. Вид-едифікатор, у першу чергу, повинен створювати навколо себе середовище, у якому були б найсприятливіші умови для життя пов'язаних з ним консортів. Тому у водоймах, де домінують детритні ланцюги живлення [14], такими центрами виявляються організми-фільтратори, які в процесі своєї життєдіяльності відіграють вирішальну роль у формуванні структурно-функціональних характеристик багатьох водних біоценозів [7-8, 19]. Спираючись на це, можна стверджувати, що у гідросфері популяції гетеротрофних організмів слід вважати ядром консорцій.

Таким чином консорція це структурно-функціональна одиниця біоценозу, сукупність популяцій організмів, життєдіяльність яких тісно пов'язана з популяцією центрального виду-едифікатора (детермінанта) даної консорції. Видом-едифікатором може бути як автотрофний, так і гетеротрофний організм, але такий, що обов'язково формує позитивні умови існування для консортів і має вирішальне значення для їх енергозабезпечення.

Останнім часом вивчення біоценозів через їх складові – консорції набуває досить значної популярності. Цей підхід застосовують при вивченні наземних [20-21], прісноводних [7-8, 12, 22-26] і морських [27-29]

екосистем. Причому, автори у своїх роботах безпосередньо не вживають термін «консорція», але надають характеристику цієї біоценотичної категорії.

2 СТРУКТУРА ТА СВОЄРІДНІСТЬ КОНСОРЦІЙ ДРЕЙСЕНИ

При вивченні функціонування угруповань зообентосу та перифітону у водних екосистемах вирішальну роль у модифікації середовища мають прикріплені організми-фільтратори [12, 26, 30-31]. У більшості прісноводних водойм України одним із найважливіших факторів, який формує середовище існування безхребетних, є скупчення дрейсени *D. polymorpha* та *D. bugensis*. Тому дрейсену можна розглядати як вид-детермінант за відношенням до інших видів ценозу (консортів), а весь комплекс дрейсени і пов'язаних з нею гідробіонтів – консорцією [7].

Для того щоб довести своєрідність консорцій дрейсени, багато авторів визначали такі їхні характеристики: сумарна біомаса та чисельність безхребетних; видове різноманіття, розраховане за допомогою інформаційного індексу Шеннона; ранжування за типом розподілу біомаси; характер агрегації та просторова структура поселень молюсків [7-8, 12, 32-33]. Перш ніж перейти до розгляду цього питання, треба визначити, чи завжди поселення дрейсени у водоймах зумовлює виникнення консорції.

При вивченні перифітону водойм України було виділено понад 40 ценозів із домінуванням дрейсени [34]. Їх об'єднують за типізацією в чотири групи: А – «ювенільні угруповання», Б – «тип не агрегованого домінанту», В – «тип первинної агрегованості домінанту», Г – «тип вторинної агрегованості домінанту». Розглядаючи основні типи ценозів перифітону, які характеризуються домінуванням дрейсени за біомасою, треба зазначити, що не всі вони утворюють консорції.

Історично в гідробіології склався двобічний підхід щодо поняття угруповань [35]. За концепцією К. Мебіуса, угруповання гідробіонтів характеризується максимальною кількістю біотичних зв'язків. Роботи ж С. Петерсена вказують на те, що для угруповань водних безхребетних властиве мінімальна кількість зв'язків між членами ценозів, які індивідуально відповідають змінам факторів середовища. У водних екосистемах угруповання гідробіонтів можуть мати максимальну, середню та мінімальну кількість біотичних зв'язків, тому було введено поняття біоценотичного МР-градієнта (за першими літерами прізвищ Mobius, Petersen) [34]. Угруповання розташовують за ними відповідно наступним характеристикам (таблиця).

Таблиця – Характерні ознаки угруповань при розташуванні в МР-градієнті [34]

М-полюс	Р-полюс
Домінуюча форма реально і суттєво модифікує середовище для інших членів угруповання.	Домінант за своїм впливом на середовище не відрізняється від інших членів ценозу
Домінуюча форма визначає домінування біотичних зв'язків.	Існування ценозу зумовлюється факторами абіотичної природи.
Стабільність домінуючої форми визначає стабільність всього ценозу, загибель домінанта – катастрофа для угруповання.	Зміна домінанту має характер флуктуацій.
Домінуюча форма – К-стратег.	Домінуюча форма – r-стратег

Характеристика М-ценозів дуже схожа до визначення консорції. Відповідно, М-угруповання можна розглядати з точки зору консортивного підходу, тоді як для Р-ценозів це поняття застосовувати не доцільно.

Якщо розташувати розглянуті типи угруповань у МР-градієнті, видно, що тип А – належить до Р-ценозів, Б – займає проміжне положення, групи В і Г – належать до М-полюсу [34]. Ценози первинної та вторинної агрегованості домінанту притаманні популяції дрейсени, де разом з нею представлені й інші організми: амфіподи, личинки волохокрильців, олігохети, гастроподи. Тут уже чітко проявляються основні характеристики дрейсени як популяції, яка здатна модифікувати середовище, змінювати просторову структуру угруповань. Тому поняття «консорція» доцільно застосовувати тільки для тих типів угруповань перифітону, де популяція дрейсени виступає явним домінантом, який своєю життєдіяльністю зумовлює розвиток та формування популяцій інших організмів.

Дослідження макрзообентосу каналів річок України показали, що внаслідок домінування дрейсени значно збільшувалися показники чисельності та біомаси інших донних безхребетних. Так, у каналі Дніпро-Донбас чисельність бентосних безхребетних без дрейсени складає 5474 екз/м², біомаса – 3,2 г/м²; в угрупованнях дрейсени ці показники становлять 17400 екз/м² та 26,5 г/м² відповідно [12]. У Північно-Кримському каналі в місцях без дрейсени чисельність донної фауни становила 5083 екз/м², з дрейсеною – 19783 екз/м², біомаса – 85,5 та 297,3 г/м² відповідно [7]. Крім того, збільшувалися показники видового

різноманіття за індексом Шеннона в ценозах дрейсени порівняно з угрупованнями, де вона відсутня – 1,28 біт/екз. та 2,72 біт/екз. відповідно [7]. Всього разом із дрейсною зустрічалось понад 120 таксонів безхребетних [22, 34]. Але кількість масових видів, яких знаходили в ценозах дрейсени з представленістю 50%, значно зменшувалась.

Аналізуючи ядро консорції дрейсени у водоймах, які мають різні широтні координати, слід зазначити, що угруповання цього двостулкового молюска відрізняються за видовим складом консортів [22]. Так, комплекс типових для північно-західних водойм організмів змінюється на понтокаспійські види в південних водоймах. При поширенні свого ареалу в північному напрямку, дрейсена поступово змінювала свій історичний природний комплекс супутніх організмів, де в нових екологічних умовах провідну роль відігравали види-аборигени.

Також, угруповання дрейсени, маючи різний таксономічний склад консортів, характеризувалися схожою трофічною структурою консорцій у різноманітних водоймах. У багатьох випадках понад 90% безхребетних консортів за біомасою належить до групи фітодетритофагів-фільтраторів. Друге місце, як правило, займають збирачі, яких приваблюють осажені дрейсенами завислі речовини. У складі ценозів дрейсени зменшується представленість хижаків та всеїдних збирачів-ковтачів [22].

Дослідження консорції дрейсени виявили тісний позитивний кореляційний зв'язок між чисельністю та біомасою дрейсени і присутністю деяких безхребетних консортів (ізоподи *Asellus aquaticus* L. – $r = 0,7$ [36], олігохети *Aulodrilus limnobius* Bretscher – $r = 0,98$, *Limnodrilus hoffmeisteri* Claperede – $r = 0,98$, личинки хірономід *Psectrocladius* gr. *psilopterus* Kieffer – $r = 0,99$) [37]. Вивчаючи вплив поселень дрейсени на диференціацію донної макрофауни, було відзначено, що разом із цими молюсками найчастіше зустрічаються такі безхребетні, як *A. aquaticus*, *Micropendipes* gr. *chloris* Meigen, *Helobdella stagnalis* L., *Limnochironomus* gr. *nervosus* Staeger [38]. Роботи, проведенні на каскаді дніпровських водосховищ, свідчили, що до поселень дрейсени мають схильність такі види амфіпод, як *Dikerogammarus haemobaphes* (Eichwald) та *D. villosus* Sow. [39].

Результати досліджень макрзообентосу, проведених на Північно-Кримському каналі [7], показали, що друзи дрейсени заселяються в цьому водотоці певним комплексом організмів. У них набувають масового розвитку ті види тварин, які без дрейсени зустрічаються досить рідко. У першу чергу слід відзначити амфіподу *D. haemobaphes*, чисельність якої на три порядки вища в консорційних угрупованнях з дрейсною порівняно з ділянками, що не зайняті цими молюсками.

Для поселень дрейсени також характерні олігохети, нематоди, п'явки, амфіподи, ізоподи, личинки хірономід, волохокрильців, бабок, однокорінь та черевоногі молюски. Таким чином, присутність у водоймі поселень дрейсени значно підвищує видове різноманіття та наявність безхребетних макрзообентосу, особливо тих, які є цінними кормовими об'єктами для риб [1, 7].

3 ТРОФІЧНІ ЗВ'ЯЗКИ

За В.М. Беклемішевим [3] консорція характеризується наявністю прямих ценотичних зв'язків детермінанта з консортами. Всі типи таких взаємодій об'єднуються в чотири головні групи: трофічні, топічні, фабричні та форичні. Доцільно розглянути взаємовідносини організмів, пов'язаних з дрейсною з позицій саме такого підходу.

У консорції дрейсени переважають організми які тим, чи іншим чином енергетично залежать від функціонування детермінанту. Раніше було доведено велике значення морських молюсків-фільтраторів (мідій) як потужного біофільтру, що створює нове середовище для існування інших організмів [31]. Екологічним аналогом мідій у прісних водоймах є дрейсена, яка за типом живлення є активним фільтратором-седиментатором. За своєю фільтраційною активністю дрейсена посідає одне з провідних місць серед прісноводних безхребетних бентосу та перифітону. Так, у Сасикському водосховищі всі двостулкові молюски бентосу, серед яких домінує дрейсена, пропускають через себе за рік $9,22 \cdot 10^9$ м³ води, що дорівнює 18,4 об'ємам водосховища [40]. За іншими даними [41] маса води, яка відповідає об'єму оз. Лукомського – охолоджувача ТЕС – профільтровується популяцією цих молюсків менше ніж за 60 діб, тоді як у водоймі-охолоджувачі Чорнобильської АЕС менше ніж за одну добу дрейсена пропускає через себе 1/5-1/6 частину всього об'єму водойми [42]. У Північно-Кримському каналі популяція дрейсени здатна профільтровувати до 2,7 тис. л/м² за одну добу [26].

Для дрейсени встановлено, що фільтраційна активність молюсків займає 70% часу протягом доби [43]. Для цих фільтраторів необхідно розрізняти два типи раціону: фізіологічний, коли оцінюються поживні асиміляційні потреби, та екологічний, коли йдеться про загальну кількість відфільтрованої з води речовини [30]. В евтрофних водоймах за своїми абсолютними показниками екологічний та фізіологічний раціони можуть значно відрізнятися один від одного. Так, для дрейсени Північно-Кримського каналу екологічний раціон перевищує фізіологічний у 8-11 разів, у каналі Дніпро-Донбас – у 5,3 раза [44-45].

Відомо, що вода, яка пройшла через фільтраційний апарат дрейсени, майже повністю звільнюється від мінеральних та органічних завислих речовин [30]. Завислі речовини, що потрапили в мантийну порожнину дрейсени, сортуються та аглютинуються слизом. Частина їх внаслідок травлення засвоюється моллюском (асимільована їжа). Незасвоєні залишки цієї частини – фекалії, виводяться з мантийної порожнини дрейсени через анальний сифон. Завислі речовини, які не потрапили до травної системи, склеєні слизом у так звані аглютинати або псевдо фекалії, викидаються з мантийної порожнини через зябровий (дихальний) сифон [32]. Таким чином, дрейсени виконують важливу екологічну функцію у водоймах – за рахунок біоседиментаційної активності осаджують із води велику кількість завислих речовин. Так, у Північно-Кримському каналі за рік дрейсною вилучається з води 21,2 кг/м² органічних речовин, із яких 1,7 кг мінералізується під час життєдіяльності, а 19,5 кг осаджується в аглютинатні комплекси, осідають на дно, де й залучаються до трофічних ланцюгів живлення. Загальна кількість останніх в перерахунку на весь водний об'єкт за рік складає близько 8879 т [26]. У каналі Дніпро-Донбас за сезон (квітень-жовтень) цими моллюсками трансформовано у донні відклади в цілому по каналу 24150 т органічних речовин [46]. В Учинському водосховищі впродовж травня – жовтня дрейсною переведено в осад у вигляді аглютинатів та фекалій 1736,2 г/м² завислих речовин [32]. У Кучурганському водосховищі за добу дрейсною осаджується 130 т завислих речовин, що складає 15% загальної маси сестону всієї водойми [47]. Слід також зазначити, що, наприклад, в Сасикському водосховищі сукупна кількість седиментованих дрейсною в донні відклади органічних речовин порівнянна із величиною чистої первинної продукції планктону (понад 20%) [39].

З метою отримання кількісних характеристик швидкості процесів деструкції органічних речовин у каналах, де масовим організмом є дрейсена, було проведено серію експериментів на моделях водотоків [48]. Встановлено, що деструкція органічних речовин в присутності дрейсени відбувається в середньому в 1,5 разів інтенсивніше, ніж без неї.

Досліди, проведені на мідях, показали, що вони виділяють у воду вільні амінокислоти, вуглеводи, вітаміни та збагачують її розчинною органічною речовиною [49]. Такі властивості, напевно, характерні й для дрейсени. Але це питання потребує більш детального дослідження.

Таким чином, двостулкові моллюски дрейсени виступають важливою ланкою між двома підсистемами – планктоном та бентосом. Здійснюючи транспорт органічних речовин із водної товщі в донні відклади, вони сприяють процесам самоочищення водних екосистем і значно збільшують кормові ресурси зообентосу в цілому.

Біоседиментаційна активність дрейсени полягає в основі детритного ланцюга живлення бентосних безхребетних, до яких належать личинки комах, черви, ракоподібні та інші організми. Було встановлено, що поживна цінність осаджених дрейсною завислих речовин значно підвищується в процесі аглютинації [32]. У дослідях при вирощуванні личинок хірономід на кормах різноманітної поживної цінності (з використанням мічених атомів) було показано, що, ослизнюючись у мантийній порожнині моллюсків, завислі речовини збагачуються мікрофлорою. Слиз, багатий на кислі полімукосахариди, є дуже сприятливим середовищем для розвитку бактерій. Перевагу аглютинованих кормів можна пояснити також тим, що детрит у них стає більш сприятливим для засвоєння під впливом травної дії екзоферментів мукоцитів двостулкових моллюсків [50].

За даними [30], дослідження проведені на озері Миколайському (Польща), показали, що кількість осадженого дрейсною сестону перевищує поживні потреби личинок хірономід у 7,7 раза, а всі організми бентосу споживають тільки 16% від загальної кількості відфільтрованих речовин. Таким чином, загальні поживні потреби донних тварин у цьому озері можуть бути повністю забезпечені за рахунок фільтраційної діяльності дрейсен. Тому в консорціях дрейсени переважають організми сестоно- та детритофаги, для яких аглютинати дрейсени мають велику поживну цінність.

Встановлено, що дрейсена при освоєнні нових територій або заселенні нових субстратів докорінним чином змінює трофічну структуру ценозів гідробіонтів. Виконуючи роль потужного фільтратора, ці моллюски вступають в конкурентні трофічні відносини з іншими (аборигенними) організмами з таким самим типом живлення (мохуватками, личинками хірономід, безхребетними зоопланктону) і впливають на зменшення їх чисельності у водоймах. Так, наприклад, в Учинському водосховищі зона розповсюдження дрейсени збіглася з біотопом, який займала популяція *Gliptotendipes paripes* Edwards (личинки хірономід, фільтратори-седиментатори). Зі збільшенням біомаси дрейсени чисельність та територія розповсюдження (життєвий простір) цих личинок значно зменшились, і через декілька років вони зовсім не зустрічались у водосховищі [32]. Також із роками збільшилась кількість організмів-детритофагів, які живляться осадженими дрейсенами органічними речовинами.

Треба відзначити, що біоценотичні зв'язки в консорції дрейсени є взаємодіями. Моллюски внаслідок життєдіяльності сприяють живленню консортів. Останні ж, виконують роль санітарів шляхом утилізації накопиченої між особинами дрейсени осадженої органічної речовини [7].

Слід зауважити, що в консорції дрейсени поряд з енергетичною залежністю багатьох безхребетних через осаджені дрейсною органічні речовини, існують й інші трофічні зв'язки цього моллюска-детермінанта з видами-консортами.

Відомо, що дрейсена як фільтратор-седиментатор утворює спрямований потік води, у якому, крім сестону, також знаходиться дрібний зоопланктон [26]. Він полегшує живлення багатьом хижим видам безхребетних, які розташовуються у напрямку току води, перехоплюючи звідти дрібних ракоподібних, коловороток, інфузорій тощо. З іншого боку, стулки дрейсени обростають різними видами перифітонних водоростей, якими живляться різноманітні організми-збирачі (амфіподи, ізоподи, личинки хірономід). Хижих тварин приваблює також велика кількість молоді дрейсени та інших безхребетних.

4 ТОПІЧНІ ЗВ'ЯЗКИ

Моллюски р. *Dreissena* належать до колоніальних тварин. У водоймах вони, як правило, утворюють поселення різної просторової структури. Запропоновано таку типізацію таких агрегацій: розрізненні поселення, щитки, друзи, агрегати друз [33]. При розрізненому поселенні дрейсени, склад населення всього ценозу якісно і кількісно не змінюється, оскільки зв'язок між окремими особинами моллюсків відсутній. Поселення дрейсен, коли окремі особини зникаються та їх щільність збільшується, і де кожен моллюск зв'язаний бісусом безпосередньо із субстратом, відповідає їх ступеню агрегації типу «щитки». Компактна група моллюсків, де окремі особини з'єднані бісусом між собою, утворюють агрегацію у вигляді друз. Зв'язок друзи із субстратом здійснюється за рахунок прикріплення невеликої кількості особин. Друзи формуються шляхом послідовного багатопшарового поселення моллюсків один на одного. Близько розміщені друзи при збільшенні своїх розмірів зникаються в агрегати друз. Існування останнього типу поселення можливе тільки в умовах достатньої швидкості течії води, що зумовлює винос метаболітів і надходження поживних речовин [34].

Внаслідок того, що особини дрейсен у популяції мають суттєві розміри та здатні формувати складні структурні угруповання, ще більших розмірів (до 10-50 см), вони значно змінюють просторову структуру субстрату, який стає багатопшаровим з лабіринтами ходів між окремими особинами дрейсен. У друзах відбувається зміна багатьох факторів середовища: швидкості течії води, освітленості, кисневого режиму, хімічного складу води тощо. Усе це створює дуже вигідний і привабливий біотоп, який утворює велику кількість різноманітних сховищ для поселення цілого ряду рухливих та прикріплених безхребетних тварин [22]. Поселення дрейсен у вигляді друзи дають можливість топичного існування багатьом представникам зообентосу. Така топична залежність від друзи моллюсків характерна для таких гідробіонтів, як амфіподи, ізоподи, личинки хірономід, бабки, волохокрильці, олігохети, нематоди та водні напівтвердокрилі. Деякі організми використовують дрейсену як субстрат для прикріплення: гідри, личинки хірономід (р. *Tanytarsus*) та личинки волохокрильців, які розташовують свої хатки безпосередньо на стулках моллюсків. У консорції дрейсени слід виділити ще один важливий та унікальний момент – топично пов'язані між собою представники самого виду-детермінанту, дорослі особини стають субстратом для прикріплення власної молоді. Нічого подібного в наземних угрупованнях немає [7].

5 ФАБРИЧНІ ЗВ'ЯЗКИ

Фабричні зв'язки між двома видовими популяціями, що входять до складу одного біоценозу, виникають у зв'язку з тим, що особини однієї з популяцій використовують як матеріал для середовищеутворюючої діяльності або живих особин популяції іншого виду або їхні частини, мертві залишки, продукти життєдіяльності. За функціональним використанням новоутворене середовище існування (субстрат, споруди та інше) може призначатися для захисту особини, для хижацтва та збереження поживних запасів. Прямі фабричні зв'язки виникають тільки в тому випадку, коли до складу споруди або субстрату поряд з іншими матеріалами входять продукти життєдіяльності представників інших видів [3].

У консорції дрейсени виявлено такі види фабричних зв'язків, де моллюски надають матеріал (залишки стулок, бісусні нитки) для побудови хаток личинкам хірономід та волохокрильців.

6 ФОРИЧНІ ЗВ'ЯЗКИ

Дрейсена переноситься на консортах (моллюски, амфіподи, личинки волохокрильців), які тим самим сприяють її розселенню [22]. Форичні взаємодії також можна розглядати і в іншому аспекті. Дрейсена має у своєму розвитку планктонну стадію – велігер. Це дозволяє їй дуже швидко розповсюджуватись у водоймі, освоюючи всі придатні для життя субстрати. Утворюючи там нові друзи та агрегати друз, вона сприяє розселенню специфічного комплексу гідробіонтів. Багато ракоподібних, червів, личинок комах тільки в тому випадку досить швидко стають масовими представниками зообентосу у водоймах, коли популяція цих безхребетних вступає в тісні біоценотичні зв'язки з популяцією дрейсени [12].

Узагальнюючи наведений матеріал, треба відзначити, що для консорції дрейсени, серед чотирьох типів прямих ценотичних зв'язків, найголовнішим все ж є трофічні взаємодії, тому що саме через енергопостачання навколо дрейсени як виду-едифікатора формується ядро супутніх організмів.

Так, дослідження, проведені на каналах Сіверський Донець-Донбас, де дрейсена до останнього часу не зустрічалась, та Дніпро-Донбас, де популяція цих моллюсків існує із початку створення водотоку, було підтверджено висновок щодо переваги трофічних зв'язків над іншими [12]. Берегові схили цих каналів покриті щебенем. Дрібні камінці як і поселення дрейсени являють собою багатомірну розріджену структуру. Але комплекси гідробіонтів, що формуються на цих майже ідентичних за структурою субстратах, зовсім різні. Середні показники чисельності та біомаси макрзообентосу каналу Дніпро-Донбас складають 17,4 тис. екз./м² та 26,5 г/м² відповідно, а в каналі Сіверський Донець-Донбас вони значно нижчі (5074 екз./м² та 3,2 г/м²). Просторова гетерогенність щебеневого субстрату не виявляє значного впливу на кількісні показники розвитку гідробіонтів, тоді як роль дрейсени як функціонального ядра консорції не підлягає сумніву. Таким чином, вважається, що топічний аспект має певне значення, але головною для утворення консорції є все ж таки енергетична залежність безхребетних від популяції дрейсени, бо тільки це зумовлює їх значний кількісний та якісний розвиток.

Останнім часом двостулкові моллюски роду *Dreissena* стали домінуючими організмами в складі біоценозів багатьох водойм та водотоків України. У першу чергу це стосується басейнів наших великих річок – Дніпра, Дністра і Дунаю. Вони є дуже впливовим, біотичним фактором формування якісних характеристик поверхневих вод та їх продукційного потенціалу. Тому вивчення біології та екології дрейсени та її консорцій у водоймах і водотоках України є перспективним напрямом гідроекологічних досліджень, який сприятиме розробці науково-обґрунтованих методів її інтродукції та забезпечить стійку кормову базу для риб.

ВИСНОВКИ

1. Консорція це структурно-функціональна одиниця біоценозу, сукупність популяцій організмів, життєдіяльність яких щільно пов'язана з популяцією виду-детермінанта, що формує ядро консорції. Видом-едифікатором може виступати як автотрофний, так і гетеротрофний організм, який обов'язково формує сприятливі умови існування для консортів та енергозабезпечує їх.
2. Для консорції дрейсени найголовнішими є трофічні взаємодії, серед основних чотирьох типів прямих біоценотичних зв'язків між консортами та детермінантом, тому що саме через енергопостачання навколо дрейсени як виду-едифікатора формується ядро видів-консортів.
3. Консорції дрейсени заселяються однаковим комплексом організмів з домінуючими видами, які при відсутності дрейсени зустрічаються досить рідко. Для поселень дрейсени характерний такий комплекс організмів: амфіподи, ізоподи, олігохети, нематоди, личинки хірономід, волохокрильців, одноденок, бабок, червоногі моллюски та п'явки.
4. Присутність популяції дрейсени у водних екосистемах значно підвищує видове різноманіття та наявність донних безхребетних, пов'язаних із субстратом.
5. З життєдіяльністю дрейсен пов'язані такі функціонально важливі характеристики водних екосистем, як самоочисна здатність та біопродукційний потенціал.
6. Консорції дрейсени мають своєрідні особливості, оскільки при їх формуванні дорослі особини стають субстратом для прикріплення власної молоді, що надає можливість в подальшому утворювати поселення просторової структури у вигляді друзи та агрегатів друз.

ЛІТЕРАТУРА

1. Домбровский К.О. Значение двусторчатых моллюсков в образовании консорций водных беспозвоночных в литорали искусственного эвтрофного озера / К.О. Домбровский // Экология. – 2009. – № 2. – С. 127-132.
2. Використання нетрадиційних біоресурсів внутрішніх водойм на основі підвищення їх біорізноманітності методами культивування та інтродукції / [Харченко Т.А., Ємельянова Л.В., Ляшенко А.В. та інші]. – К.: Інститут гідробіології НАНУ, 2000. – 64 с.
3. Беклемишев В.Н. О классификации биоценологических (симфизиологических связей) / В.Н. Беклемишев // Бюл. МОИП. – 1951. – Т. LVI, вып. 5. – С. 3-30.
4. Раменский Л.Г. О некоторых принципиальных положениях современной геоботаники / Л.Г. Раменский // Ботан. журн. – 1952. – Т. 37, № 2. – С. 181-201.
5. Работнов Т.А. Консорция как структурная единица биоценоза / Т.А. Работнов // Природа. – 1974. – № 2. – С. 26-35.

6. Воронов А.Г. К понятию о консорциях / А.Г. Воронов // Журн. общ. биол. – 1974. – Т. 35, №2. – С. 236-242.
7. Харченко Т.А. О консорциях в водных экосистемах / Т.А. Харченко, А.А. Протасов // Гидробиол. журн. – 1981. – Т. 17, № 4. – С. 15-20.
8. Харченко Т.А. К вопросу о детерминантах консорции / Т.А. Харченко, А.А. Протасов // Гидробиол. исслед. водоемов юго-западной части СССР. – К., 1982. – С. 124-126.
9. Мазинг В.В. Консорции как элементы функциональной структуры биоценоза / В.В. Мазинг // Тр. МОИП. – 1966. – Т. 27. – С. 117-127.
10. Работнов Т.А. О консорциях / Т.А. Работнов // Бюлл. МОИП. Новая серия. Отд. биологии. – 1969. – Т. 74, № 4. – С. 109-116.
11. Работнов Т.А. Некоторые вопросы изучения консорций / Т.А. Работнов // Журн. общ. биологии. – 1973. – Т. 34, № 3. – С. 407-416.
12. Харченко Т.А. Значение вида-эдификатора в образовании консорции водных беспозвоночных в каналах / Т.А. Харченко // Экология. – 1989. – № 6. – С. 63-67.
13. MacArthur R, Wilson E. The theory of island biogeography / R. MacArthur, E. Wilson. – Princeton: Princeton University Press, – 1967. – 203 p.
14. Одум Ю. Основы экологии / Ю. Одум. – М.: Мир, 1975. – 740 с.
15. Бигон М. Экология. Особи, популяції і сообщества: в 2-х т. / М. Бигон, Дж. Харпер, К. Таунсенд; пер. с англ. – М.: Мир, 1989. – 477 с.
16. Работнов Т.А. Фитоценология. – М.: Изд-во Моск. ун-та, 1978. – 384 с.
17. Миркин Б.И. Теоретические основы современной фитоценологии / Б.И. Миркин. – М.: Наука, 1985. – 136 с.
18. Протасов А.А. Концепция жизненных стратегий: к вопросу о значимости видов в сообществах / А.А. Протасов // Морський екологічний журн. – 2009. Т. VIII, № 1. – С. 5-16.
19. Гальцова В.В. Исследование биоценоза мидий на искусственных субстратах в условиях марикультуры в Белом море / В.В. Гальцова, В.Н. Галкина, Э.Е. Кулаковский и др. // Экология обростаний в Белом море: сб. науч. трудов. – Л.: Изд. АН СССР, 1985. – С.76-88.
20. Булавинцев В.И. Консорционная обусловленность распределения почвенных беспозвоночных в лесу / В.И. Булавинцев // Влияние деятельности человека на природные экосистемы. – М., 1980. – С. 190-194.
21. Царик И.В. Популяционно-консортивный анализ биогеоценозов / И.В. Царик // Журн. общ. биологии. – 1988. – Т. 49, № 4. – С. 455-463.
22. Дрейссена *Dreissena polymorpha* (Pall.) (*Bivalvia*, *Dreissenidae*). Систематика, экология, практическое значение. – М.: Наука, 1994. – 241 с.
23. Каратаев А.Ю. Личиночная стадия развития *Dreissena polymorpha* в оз. Лукомском – водоем-охлодители ТЭС / А.Ю. Каратаев // Вестн. Белорус. ун-та. – 1981. – Сер. 2, №3. – С. 54-59.
24. Протасов А.А. Структура сообществ дрейссены в перифитоне пресных вод / А.А. Протасов, С.А. Афанасьев, А.Е. Слепнев // Вид в ареале. Биология, экология и продуктивность водных беспозвоночных. – Минск: Наука і техника, 1990. – С. 166-169.
25. Харченко Т.А. Консорция пресноводной губки в канале Днепр-Донбасс / Т.А. Харченко, А.В. Ляшенко, О.А. Давыдов // Гидробиол. журн. – 1989. – Т. 25, № 2. – С. 31-35.
26. Шевцова Л.В. Донные животные каналов различных природных зон / Л.В. Шевцова. – К.: Наук. думка, 1991. – 220 с.
27. Брайко В.Д. Метаболиты мидий и их роль в модификации микроусловий ценоза обростаний / В.Д. Бойко // Биология моря. – 1979. – Вып. 48. – С. 9-15.
28. Гальцова В.В. Мейофауна и нематоды обростаний на искусственных коллекторах для сбора мидий / В.В. Гальцова // Зоол. журн. – 1982. – Т. 61, вып. 9. – С. 1422-1424.
29. Киселева М.И. Формирование бентосных сообществ в экспериментальных условиях / М.И. Киселева // Биология моря. – 1979. – Вып. 51. – С.28-36.
30. Алимов А.Ф. Функциональная экология пресноводных двустворчатых моллюсков / А.Ф. Алимов. – Л.: Наука, 1981. – 248 с.

31. Воскресенский К.А. Пояс фильтраторов как биогидрологическая система моря / К.А. Воскресенский // Тр. Гос. океаногр. ин-та. – 1948. – 6(18). – С. 55-120.
32. Бентос Учинского водохранилища. – М.: Наука, 1980. – 252 с.
33. Протасов А.А. О пространственных типах поселений дрейссены в водоеме-охладителе Чернобыльской АЭС / А.А. Протасов, С.А. Афанасьев // Журн. общ. биологии. – 1984. – Т. 4, №2. – С. 272-277.
34. Протасов А.А. Пресноводный перифитон / А.А. Протасов. – К.: Наук. думка, 1994. – 308 с.
35. Несис К.Н. Некоторые принципы строения и развития морских сообществ. Общие экологические понятия в приложении к морским сообществам. Сообщества как континуум / К.Н. Несис // Океанология. Биология океана. – М.: Наука, 1977. – Т.2: Биол. продуктивность океана. – С. 5-13.
36. Каратаев А.Ю. Население друз *Dreissena polymorpha* Pallas как специфическое сообщество донных животных / А.Ю. Каратаев, Г.М. Тищенко, И.В. Каратаева // Биология внутр. вод: Информ. бюл., 1983, № 61. – С. 18-21.
37. Афанасьев С.А. Особенности распределения олигохет в перифитоне в связи с пространственной структурой биотопа / С.А. Афанасьев // Водные малощетинковые черви: Материалы VI Всесоюз. симпозиума. – Рига, 1987. – С. 38-41.
38. Wolnomiejski N. The effects of *Dreissena polymorpha* Pall, aggregation on the differentiation of the benthonic macrofauna / N. Wolnomiejski // Zecz. nauk. UMK. – 1970. – №25. – S. 31-39.
39. Емельянова Л.В. Гаммариды литорали днепровских водохранилищ / Л.В. Емельянова. – К.: Наук. думка, 1994. – 144 с.
40. Биопродуктивность и качество воды Сасыкского водохранилища в условиях его опреснения / [Т.А. Харченко, В.М. Тимченко, А.И. Иванов и др.]. – К.: Наук. думка, 1990. – 350 с.
41. Ляхнович В.П. Структура, динамика и продукция *Dreissena polymorpha* Pallas в водоеме-охладителе ТЭС / В.П. Ляхнович, А.Ю. Каратаева, Г.М. Тищенко // Проблемы экологии Прибайкалья: Тез. докл. Рос. респ. совещ., Иркутск, 1979 г. – Иркутск, 1979. – С. 158-159.
42. Протасов А.А. Распределение и роль *Dreissena polymorpha* в перифитоне водоема-охладителя Чернобыльской АЭС / А.А. Протасов, С.А. Афанасьев, О.О. Иванова // Автореф. докл. VII Всесоюз. совещ. по изуч. моллюсков: Моллюски: Систематика, экология и закономерности распределения. – Л., 1983. – С. 220-222.
43. Walz N. The energy balance of freshwater mussel *Dreissena polymorpha* Pallas in laboratory experiments and the lake Constance J. Pattern of activity, feeding and assimilation efficiency / N. Walz // Arch. Hydrobiol. – 1978. – Vol.55, № 1. – P. 83-105.
44. Харченко Т.А. Энергетическое субсидирование и биопродуктивность водных экосистем / Т.А. Харченко, Ю.И. Карпезо // Гидробиол. журн. – 1995. – Т. 31, № 5. – С. 28-32.
45. Шевцова Л.В. К вопросу о роли дрейссены в переработке взвешенных органических веществ Северо-Крымского канала / Л.В. Шевцова, Т.А. Харченко // Гидробиол. журн. – 1981. – Т. 17, № 5. – С. 53-57.
46. Гидробиология каналов Украинской ССР / [О.П. Окснюк, Г.Н. Олейник, Л.В. Шевцова, и др.]. – К.: Наук. думка, 1990. – 240 с.
47. Тодераш И.К. Роль *Dreissena polymorpha* (Pallas) в процессах самоочищения водохранилищ-охладителей ТЭС / И.К. Тодераш, М.З. Владимиров // Вид в ареале. Биология, экология и продуктивность водных беспозвоночных. – Минск: Навука і техника, 1990. – С. 147-150.
48. Харченко Т.А. Деструкция аллохтонного органического вещества в присутствии дрейссены / Т.А. Харченко, А.В. Ляшенко // Гидробиол. журн. – 1985. – Т. 21, № 4. – С. 90-94.
49. Галкина В.Н. Метаболиты мидий (*Mytilus edulis*) в составе растворенного органического вещества морской воды / В.Н. Галкина // Океанология. – 1982. – Т. 22, № 1. – С. 125-130.
50. Львова-Качанова А.А. Осаждение дрейссеной взвеси и использование ее личинками хирономид / А.А. Львова-Качанова, Э.И. Извекова // Комплексные исследования водохранилищ. – М., 1973. – Вып. 2. – С. 130-135.