



**ГИДРОБИОЛОГИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО при РАН
НАН БЕЛАРУСИ
УКРАИНСКОЕ ГИДРОЭКОЛОГИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО**

**ДРЕЙССЕНИДЫ:
ЭВОЛЮЦИЯ, СИСТЕМАТИКА, ЭКОЛОГИЯ
ЛЕКЦИИ И МАТЕРИАЛЫ ДОКЛАДОВ
I-ОЙ МЕЖДУНАРОДНОЙ ШКОЛЫ-КОНФЕРЕНЦИИ**

Учреждение Российской академии
наук Институт биологии внутренних
вод им. И.Д. Папанина РАН

БИБЛИОТЕКА

ИНВ. № 62358

УДК 594.1(063)

Коллектив авторов. **ДРЕЙССЕНИДЫ: ЭВОЛЮЦИЯ, СИСТЕМАТИКА, ЭКОЛОГИЯ.** Лекции и материалы докладов I-ой Международной школы-конференции. Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина. 28 октября – 1 ноября 2008 г. ООО «Ярославский печатный двор», 2008. – 164 с.

Редакционная коллегия:

доктор биологических наук, профессор *А.А. Протасов*

кандидат биологических наук *Г.Х. Щербина*

доктор биологических наук *А.В. Крылов*

младший научный сотрудник ИБВВ РАН *Е.Г. Пряничникова*

В сборнике представлены лекции и материалы докладов по основным результатам работ, посвященных изучению эволюции, систематики и экологии дрейссенид в водных экосистемах. Для гидробиологов, экологов, зоологов, преподавателей и студентов ВУЗов.

Оргкомитет школы-конференции выражает благодарность администрации Учреждения Российской академии наук Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН за оказанную поддержку в проведении школы-конференции

ISBN 978-5-98406-011-0

© 2008 г. Учреждение Российской академии наук Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, макет, оформление, верстка
© Коллектив авторов, текст
© ООО «Ярославский печатный двор»

*Подписано в печать 13.10.2008. Формат 60х90/8
Бумага офсетная. Тираж 200 экз. Заказ №1325*

*Отпечатано в ООО «Принтхаус»
150000, Россия, г. Ярославль, ул. Свободы, 12Б, (4852) 73-04-74, 30-49-80
e-mail: printhouse-yar@yandex.ru, print_house-06@inbox.ru*

РОЛЬ ДНЕПРОПЕТРОВСКОЙ ГИДРОБИОЛОГИЧЕСКОЙ ШКОЛЫ В ИЗУЧЕНИИ БИОЛОГИИ ДРЕЙССЕНЫ И РАЗВИТИИ ТЕХНИЧЕСКОЙ ГИДРОБИОЛОГИИ

Дворецкий А.И., Байдак Л.А.

НИИ биологии Днепропетровского национального университета

г. Днепропетровск, пр. Гагарина, 72

dvoretska.list.ru

Описан вклад днепропетровской гидробиологической школы в изучение биологии дрейссены и развитие технической гидробиологии. Подчеркивается, что изучение биологии и экологии дрейссены днепропетровскими гидробиологами проводилось в связи с необходимостью разработки практических мер борьбы с биообрастанием гидротехнических сооружений.

Днепропетровская гидробиологическая школа внесла заметный вклад в изучение биологии дрейссены и развитие технической гидробиологии. Исследования днепропетровских гидробиологов по изучению биологии и экологии дрейссены проводилось, в основном, с целью разработки методов борьбы с биообрастанием дрейссеной гидротехнических сооружений. Своим зарождением и дальнейшим развитием днепропетровская гидробиологическая школа тесно связана с основанием в августе 1927 г., после принятия правительственного постановления, поддержавшего инициативу заведующего кафедрой ботаники Днепропетровского университета профессора-альголога Дмитрия Онисифоровича Свиренко (5 XI 1888 – 26 XI 1944 гг.) Днепропетровской государственной гидробиологической станции; специализированной научно-исследовательской организации, нацеленной на гидробиологическое изучение водохранилища, которое, в конце 20-х – начале 30-х годов XX ст., планировалось создать на порожищем участке Днепра.

Согласно планам электрификации ГОЭЛРО, будущее водохранилище, как составная часть Днепропетровского гидроэнергетического комплекса, должно было появиться в результате строительства плотины гидроэлектростанции в районе Кичкаса (г. Запорожье). Повышение на 37 м уровня воды в Днепре, одновременно и затопило бы толщей воды днепропетровские пороги (выход на поверхность скальных образований Украинского кристаллического щита), создававшие на протяжении многих столетий непреодолимые препятствия судоходству по Днепру и создало бы условия для вращающей, под действием силы падающей воды, турбин, вырабатывающих электроэнергию. Планировалось также использовать будущее водохранилище для водоснабжения индустриального Приднепровья, ведения рыбного хозяйства и т. д.



Основатель Днепропетровской гидробиологической станции профессор Д.О. Свиренко

Однако, при всех названных преимуществах, перепрофилирование плотины русла Днепра, коренным образом изменило бы гидрологический режим на его порожищем участке. Из проточного (реофильного) гидрологический режим превратился бы в застойный (стагнофильный). Появление нового водоёма стало бы непрогнозируемым и непредвиденным воздействием человека на окружающую природную среду. Сейчас, после многих трагических техногенных катастроф, в широких кругах общественности существует глубокое понимание необходимости взвешенного и осторожного подхода к природной среде, особенно при мощных воздействиях человека на природу. Профессор же Д. О. Свиренко, ещё в 20-е годы XX ст., предложил, в связи с планирующимся началом строительства Днепропетровского гидроузла, провести предварительную прогнозную оценку возможных результатов воздействия столь масштабного строительства на природу, а для этого – вначале изучить (зафиксировать) состояние природно-сбалансированной экосистемы порожищного участка

Днепра до начала гидростроительства (реофильный гидробиологический комплекс), а после перепрофилирования Днепра плотиной, отслеживать процессы превращения реофильного комплекса в комплекс стагнофильный. При этом логично возникал вопрос о необходимости создания специализированной научно – исследовательской организации для проведения таких работ. Ею и должна была стать Днепропетровская государственная гидробиологическая станция. 22 мая 1928 года сотрудники станции на собственных лодках провели первый экспедиционный выезд по акватории будущего водохранилища. Этот день стал днём начала исследовательской работы Днепропетровской гидробиологической станции.

Строительство Днепрогэса началось 8.XI.1927 г. закладкой в тело будущей плотины символического кубометра бетона. В 1931 г. водохранилище стало постепенно заполняться водой; были затоп-

ДК 594.1(063)

Коллектив авторов. **ДРЕЙССЕНИДЫ: ЭВОЛЮЦИЯ, СИСТЕМАТИКА, ЭКОЛОГИЯ.** Лекции и материалы докладов I-ой Международной школы-конференции. Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина. 28 октября – 1 ноября 2008 г. ООО «Ярославский печатный двор», 2008. – 164 с.

Редакционная коллегия:

доктор биологических наук, профессор *А.А. Протасов*
кандидат биологических наук *Г.Х. Щербина*
доктор биологических наук *А.В. Крылов*
младший научный сотрудник ИБВВ РАН *Е.Г. Пряничникова*

В сборнике представлены лекции и материалы докладов по основным результатам работ, посвященных изучению эволюции, систематики и экологии дрейссенид в водных экосистемах. Для гидробиологов, экологов, зоологов, преподавателей и студентов ВУЗов.

Оргкомитет школы-конференции выражает благодарность администрации Учреждения Российской академии наук Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН за оказанную поддержку в проведении школы-конференции

ISBN 978-5-98406-011-0

© 2008 г. Учреждение Российской академии наук Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, макет, оформление, верстка
© Коллектив авторов, текст
© ООО «Ярославский печатный двор»

Подписано в печать 13.10.2008. Формат 60х90/8
Бумага офсетная. Тираж 200 экз. Заказ №1325

Отпечатано в ООО «Принтхаус»
150000, Россия, г. Ярославль, ул. Свободы, 12Б, (4852) 73-04-74, 30-49-80
e-mail: printhouse-yar@yandex.ru, print_house-06@inbox.ru

РОЛЬ ДНЕПРОПЕТРОВСКОЙ ГИДРОБИОЛОГИЧЕСКОЙ ШКОЛЫ В ИЗУЧЕНИИ БИОЛОГИИ ДРЕЙССЕНЫ И РАЗВИТИИ ТЕХНИЧЕСКОЙ ГИДРОБИОЛОГИИ

Дворецкий А.И., Байдак Л.А.

НИИ биологии Днепропетровского национального университета

г. Днепропетровск, пр. Гагарина, 72

dvoretskia.list.ru

Описан вклад днепропетровской гидробиологической школы в изучение биологии дрейссены и развитие технической гидробиологии. Подчеркивается, что изучение биологии и экологии дрейссены днепропетровскими гидробиологами проводилось в связи с необходимостью разработки практических мер борьбы с биообрастанием гидротехнических сооружений.

Днепропетровская гидробиологическая школа внесла заметный вклад в изучение биологии дрейссены и развитие технической гидробиологии. Исследования днепропетровских гидробиологов по изучению биологии и экологии дрейссены проводилось, в основном, с целью разработки методов борьбы с биообрастанием дрейссеной гидротехнических сооружений. Своим зарождением и дальнейшим развитием днепропетровская гидробиологическая школа тесно связана с основанием в августе 1927 г., после принятия правительственного постановления, поддержавшего инициативу заведующего кафедрой ботаники Днепропетровского университета профессора-агролога Дмитрия (Онисифоровича) Свиренко (5 XI 1888 – 26 XI 1944 гг.) Днепропетровской государственной гидробиологической станции; специализированной научно-исследовательской организации, нацеленной на гидробиологическое изучение водохранилища, которое, в конце 20-х – начале 30-х годов XX ст., планировалось создать на порожищем участке Днепра.

Согласно планам электрификации ГОЭЛРО, будущее водохранилище, как составная часть Днепропетровского гидроэнергетического комплекса, должно было появиться в результате строительства плотины гидроэлектростанции в районе Кичкаса (г. Запорожье). Повышение на 37 м уровня воды в Днепре, одновременно и затопило бы толщей воды днепропетровские пороги (выход на поверхность скальных образований Украинского кристаллического щита), создававшие на протяжении многих столетий непреодолимые препятствия судоходству по Днепру и создало бы условия для вращения, под действием силы падающей воды, турбин, вырабатывающих электроэнергию. Планировалось также использовать будущее водохранилище для водоснабжения промышленного Приднепровья, ведения рыбного хозяйства и т. д.



Основатель Днепропетровской гидробиологической станции профессор Д.О. Свиренко

Однако, при всех названных преимуществах, перегораживание плотиной русла Днепра, коренным образом изменило бы гидрологический режим на его порожищем участке. Из проточного (реофильного) гидрологический режим превратился бы в застойный (стагнофильный). Появление нового водоёма стало бы непрогнозируемым и непредвиденным воздействием человека на окружающую природную среду. Сейчас, после многих трагических техногенных катастроф, в широких кругах общественности существует глубокое понимание необходимости взвешенного и осторожного подхода к природной среде, особенно при любых воздействиях человека на природу. Профессор же Д. О. Свиренко, ещё в 20-е годы XX ст., предложил, в связи с планирующимся началом строительства Днепропетровского гидроузла, провести предварительную прогнозную оценку возможных результатов воздействия столь масштабного строительства на природу, а для этого – вначале изучить (зафиксировать) состояние природно-сбалансированной экосистемы порожищного участка

Днепра до начала гидростроительства (реофильный гидробиологический комплекс), а после перегораживания Днепра плотиной, отслеживать процессы превращения реофильного комплекса в комплекс стагнофильный. При этом логично возникал вопрос о необходимости создания специализированной научно – исследовательской организации для проведения таких работ. Ею и должна была стать Днепропетровская государственная гидробиологическая станция. **22 мая 1928 года** сотрудники станции на собственных лодках провели первый экспедиционный выезд по акватории будущего водохранилища. Этот день стал днём начала исследовательской работы Днепропетровской гидробиологической станции.

Строительство гидроузла началось 8.XI.1927 г. закладкой в тело будущей плотины символического куста. С 1931 г. водохранилище стало постепенно заполняться водой; были затоп-

лены первые два нижние днепровские пороги. В связи с этим проводятся экспедиции днепропетровских гидробиологов. В марте 1932 г. вода в верхнем бьефе водохранилища поднялась на 44 метра над уровнем моря и затопила 16000 га земли на 110 км выше плотины, а 10 октября 1932 г. Днепровская гидроэлектростанция была открыта. Исследование процессов, происходящих в новом водоеме – Днепровском водохранилище, опубликованные в семи довоенных томах научных трудов НИИ гидробиологии, позволили днепропетровской гидробиологической школе, выдвинуть и обосновать положение о коренных изменениях гидрологического режима порожистого участка Днепра, вызванных сооружением плотины Днепрогэса, которые в свою очередь, обусловили значительные изменения количественного и качественного состава водной флоры и фауны акватории Днепровского водохранилища: фито- и зоопланктона, бенто- и ихтиофауны водохранилища. В новом водоеме, в результате изменения гидрологического режима, создались оптимальные условия для появления и массового размножения организмов-вселенцев, таких как, двусторчатый моллюск *Dreissena polymorpha* (Pall.). Массовое размножение дрейссены, за короткое время, расселившейся по акватории водохранилища, впервые было отмечено П.А. Журавлем в работе «О состоянии некоторых представителей фауны *Mollusca* и *Crustacea* в водохранилище Днепрогэса», опубликованной в «Вестнике Днепропетровской Гидробиологической станции», т.II (2), 1937 г. «*Dreissena polymorpha* на порожистом участке до изменения встречалась сравнительно редко. Незначительное развитие дрейссены на порожистом участке до изменения объясняется как своеобразными условиями этой части реки, так и условиями жизни этого моллюска. В водохранилище Днепрогэса, начиная с 1932 г., дрейссена развивается в заметном количестве. Особенно значительное развитие в первый год (1932) наблюдалось в затопленных поймах и балках (Малышевка, Вольнянка, Вольная, Плоско-Осокоровка, Вороная). Кроме того, дрейссена попадает и в водопровод гидростанции. Чтобы избежать перебоев в работе гидростанции через загрязнение трубопроводов раковинами дрейссены, управлению Днепрогэса приходится вести борьбу путем установления специальных фильтров, а также путем периодической и своевременной очистки секций водопроводов. В вопросе негативного влияния дрейссены на гидросооружения нужно в ближайшее время провести специальные исследования на Днепрельстане. Эти исследования должны помочь в применении более эффективных средств борьбы».

Д. Стайер (1999) отмечает, что перемещение видов – вселенцев (alien species) стало одним из наиболее распространенных, наиболее значимых и необратимых факторов антропогенного влияния на природные сообщества и экосистемы.

Интенсивное развитие промышленного комплекса Приднепровья в 50-60-х гг. XX ст., вызвало дальнейшее увеличение промышленного водопотребления; до сотен тысяч кубометров в час возрос расход воды на крупнейшей в Европе теплоэлектростанции – Приднепровской ГРЭС. Помехи, создаваемые организмами-обратателями, стали принимать угрожающий характер. Требовалась быстрая, эффективная и экономически выгодная разработка методов борьбы. Каких-либо контактов, между производственниками и гидробиологами, в то время не существовало. Очистку агрегатов на производстве, проводили, в основном, механически. В свою очередь, изучение биообрастаний гидробиологами, слабо ориентировалось на запросы практического производства. В 1957 г. руководство РЭУ «Днепрэнерго» (г. Запорожье), обратилось в НИИ гидробиологии Днепропетровского университета, с просьбой об оказании квалифицированной помощи по этим вопросам.

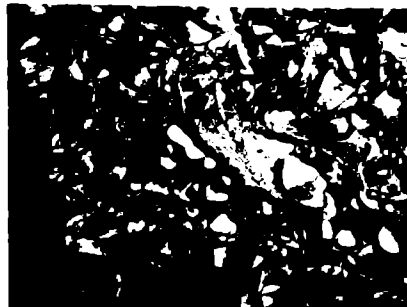
С 1958 г. координацию и практическую реализацию работ по технической гидробиологии в НИИ гидробиологии Днепропетровского университета, возглавил **Иван Павлович Лубинов**. С этого времени, органично сочетая различные методы, работы стали проводиться по трем направлениям:

- 1) традиционные, для НИИ гидробиологии, экспедиционные обследования гидробиологии Днепровского водохранилища, теперь были сориентированы на углубленное изучение биологии и экологии организмов-обратателей.

- 2) моделирование экологических процессов в сообществах биообрастаний, сочеталось со стендовыми испытаниями по защите различных материалов от обрастания.

- 3) результаты экспериментально-производственных испытаний методов, способов и средств защиты гидросооружений, активно внедрялись в практику производства.

Успешная разработка стратегий защиты гидросооружений от биообрастаний требовала вначале проведения тщательного и глубокого гидробиологического обследования фауны биоценозов обрастания гидросооружений; в первую очередь, систем технического водоснабжения промышленных предприятий Приднепровья (Приднепровской ГРЭС, водозаборов Днепропетровского металлургического завода имени Петровского, Днепровского металлургического завода им.Дзержинского, Карнауховского водозабора, водозаборов в Самарском заливе и т.д.). НИИ гидробиологии Днепропетровского университета становится одним из центров становления и развития в Украине пресноводной технической гидробиологии.



Обрастание дрейссеной полиморфной (речной) гидросооружений на акватории Днепровского водохранилища.

Техническая гидробиология – отрасль прикладной гидробиологии, которая исследует биологические помехи в гидротехнических сооружениях (биообрастание); повреждение гидросооружений водными организмами (биокоррозия); вопросы питьевого, технического водоснабжения и очистки сточных вод и разрабатывает методы и способы защиты гидросооружений от негативного биовоздействия. Название «техническая гидробиология» введено в 1938 г. Я.Я. Никитинским.

Вода, являясь средой зарождения жизни, плотно заселена живыми организмами, воздействующими на все, погруженные в водную среду, объекты человеческой деятельности. На 1 м² дна плавучего маяка обитает от 40 до 80 кг мидий, устриц, морских желудей и других организмов-обрастателей; на 1 м² подводной части корабля, вес обрастания может составлять от сотен граммов до десятков килограммов, достигая в общем, для большого корабля, нескольких десятков тонн. Это приводит к снижению скорости корабля, повышению расхода горюче-смазочных материалов, ускорению износа машин, и оборачивается громадным ущербом. Мировая военно-морская литература изобилует примерами негативного влияния обрастания кораблей на действия флотов. Например, американские военные аналитики, высказывают обоснованное мнение, что победе над Японией, в ходе II мировой войны, США, во многом обязаны, применению в ВМС США, более качественных средств борьбы с обрастаниями кораблей.

Пока не была разработана единая терминология для организмов-обрастателей: их всех объединяли в одну большую группу – бентос. В 1924 г. А.Л. Белинг вводит термин «перифитон», под которым подразумевает организмы, поселяющиеся на помещённых человеком в водоём, предметах. В настоящее время известны 614 растительных и 1360 животных вида – обрастателя.

На протяжении 1961–1973 гг., проф. П.А. Журавлем, В.И. Золотаревой, Ю.К. Гайдаш и др. было отмечено 57 видов и форм организмов, таких как моллюски дрейссена, губки, гидры, пиявки, мшанки, ракообразные, личинки стрекоз, поленок, ручейников и т.д. В биоценозах обрастаний, в основном, преобладали: дрейссены, личинки ручейников, мшанки. Среди них находили также и многие другие организмы (высшие ракообразные, моллюски, пиявки и др.). Обрастания в верхнем бьефе плотины Днепрогэса, на 90,4–98,1% состояли из дрейссены. В летний период обрастания достигали 6–12 кг/м², при плотности – до 819543 экз/м². Дрейссена обитает, в основном, на литорали и сублиторали (т. е. на глубинах до 10–12 м.), более глубоко (20–50 м.), встречается редко. У берегов дрейссены больше (23000–60128 экз/м²), чем на открытой акватории (13925–36751 экз/м²); от верховья к плотине их количество возрастает (209776–235224 экз/м²). Первые личинки дрейссены появляются в начале мая (при температуре воды 13,4 °C) и обнаруживаются до конца ноября; при максимуме в июне-июле.

Исследования фауны биообрастаний стали теоретической основой для разработки методов защиты гидросооружений. Эта работа была направлена (в соответствии с принципами «предохранение сооружений от обрастания», а «не борьба с моллюском» (Жидин, 1946), на «отпугивание», поражение или уничтожение организмов-обрастателей, непосредственно на гидросооружениях, а не на всей акватории водоёма. Разработки гидробиологов, в практику внедрялись, совместно с производственными Днепроэнерго, Приднепровской ГРЭС, Днепровской ГЭС, Днепронетровского металлургического завода имени Петровского, Научно-исследовательского и опытно-конструкторского института автоматизации черной металлургии (НИИАчермет). Исследование закономерностей сезонной динамики жизнедеятельности фауны биоценозов позволили разработать практические рекомендации по

срокам очистки защитных сеток водоводов, (дважды в год: в конце июля и в октябре-ноябре), что по оценке проинженеров, стало важным подспорьем в борьбе с дрейссеной.

Практические работы по защите гидросооружений от биообрастания начались разработкой в 1958-1961 гг. защитного электрофильтра, использующего электрический переменный ток промышленной частоты. Известковая раковина защищает тело велигера от поражения током; с открытыми створками велигер, погибал под действием напряжения 225-250 В/см, с закрытыми 380-400 В/см. При воздействии в течении 0.02-0.1 сек., электрошока напряжением 380 вольт, отмечалась полная гибель личинок дрейссены (велигеров).

Использование катодной защиты в борьбе с зоокомпонентами биообрастаний, началось с лабораторных опытов 1962 г. При плотности катодного тока 10 A/m^2 и выше дрейссены погибали за несколько часов. При меньшей плотности ($0.1-0.5 \text{ A/m}^2$) гибель наступала через 7-10 сут (Лубянов и др., 1965). Эти исследования были продолжены в противодрейсеновых опытах на трубопроводах Приднепровской ГРЭС. По центру циркуляционного водовода ГРЭС диаметром 2-2.2 м был смонтирован стальной стержень-анод диаметром 32 мм и длиной 50-87 м. В течение двух недель анодная плотность тока составляла 5.4 A/m^2 , катодная - 0.078 A/m^2 . В последующие восемь недель анодная плотность тока была увеличена до 10.8 A/m^2 , плотность катодного тока доведена до 0.156 A/m^2 .

При осмотре осенью трубопроводов было установлено, что в зоне катодной защиты на каждом из трёх участков площадью по 1 м^2 находилось незначительное количество дрейссены: от 2 до 34 экз. сеголетков; на участках, находящихся вне зоны катодной защиты - 200-400 экз. разновозрастной дрейссены. Катодную защиту водоводов следует непрерывно применять в период массового развития и поселения основных компонентов обрастания (с мая по октябрь).

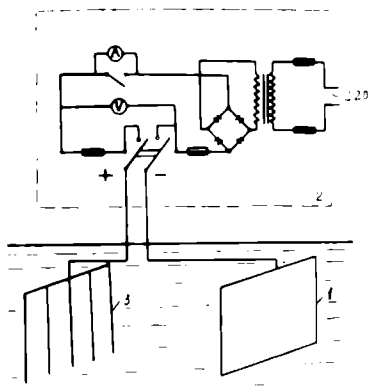
Катодная защита гидросооружений и систем технического водоснабжения от фауны биообрастания и коррозии, показала высокую экономическую эффективность для систем водоснабжения с расходом воды в 160-200 тыс. $\text{м}^3/\text{час}$ и получила широкое признание у практиков.

Исследования по борьбе с личинками дрейссены, с помощью электрогидравлического эффекта (ЭГЭ), (т.е. мощного (10-20 кВ) электрического разряда в воде), проводились на специально сконструированной установке. Явление кавитации жидкости, происходящее во время электрического разряда, вызывало разрыв личинок и их гибель. В дальнейшем, расширив эти исследования, проводилось изучение воздействия ЭГЭ не только на зоокомпоненты обрастания, но и на микробиологические процессы и химизм днепровской воды.

Вначале, в лабораторных условиях, а затем в цехе водоснабжения Днепропетровского металлургического завода им. Петровского проводилось изучение воздействия на личинок дрейссены, ультразвука (Лубянов и др., 1965). Наибольшая степень поражения, была отмечена при интенсивности ультразвука от 2 до 6 Вт/см² и экспозиции от 3 сек до 2-3 мин. Расстояние между кварцевой пластиной и объектом составляло 13-14 см; эффект обнаруживался и на расстоянии 25 см от излучателя. Оставшиеся в живых, личинки погибали, через 1-2 суток. У личинок разрушались раковины; в результате явления кавитации, створки отделялись друг от друга; происходили и другие необратимые изменения в реснично-фильтрационном аппарате, биссусных железах и иных жизненно-важных органах. Применение ультразвука может обеспечить защиту систем водоснабжения, каналов, трубопроводов от массового поселения и развития в них организмов-обрастателей. В сотрудничестве с Днепропетровским филиалом Института автоматики АН УССР сотрудники НИИ гидробиологии провели экспериментально-производственные испытания воздействия ультразвука на личинок дрейссены в движущемся, со скоростью 0.01м/сек, потоке воды. Исследования показали, что ультразвук мощностью 1.91 Вт/см² поражает личинок дрейссены в среднем на 91.2%.

С 1967 г. Нороха Ю.М., Емен Г.П., Баздеркина С.А. начали изучение влияния бактериофлоры на разрушение стали разных марок (на водозаборе металлургического завода им. Г.И. Петровского и в районе водозабора Приднепровской ГРЭС).

Экспериментально было показано, что с возрастанием общей численности микроорганизмов в среде, и соответственно на поверхности стали, увеличивается потеря массы стали. Наиболее интенсивна биокоррозия стали в летний период ($0.23-0.28 \text{ г/м}^2 \cdot \text{ч}$), минимальные величины ее разрушения зимой ($0.04-0.09 \text{ г/м}^2 \cdot \text{ч}$). Установлено, что в естественных и искусственных пресноводных экосистемах в коррозионных процессах преобладающими формами микроорганизмов являются кокки. По степени уменьшения разрушения при биокоррозии стали располагаются в следующей последовательности: Ст.20; Ст.3; Ст.5; Ст.45.



Общая схема катодной защиты: 1 – защищаемая поверхность; 2 – установка катодной защиты;
3 – аноды.



И.П. Лубянов с Ю.М. Норохов при разработке метода катодной защиты гидросооружений.



Г.П. Фоменко.

Показано, что дегидрогеназная активность бактериофлоры на стальных пластинах больше, чем в водной среде, на стали без покрытия больше, чем на образцах с покрытием; увеличение дегидрогеназной активности микроорганизмов согласуется с повышением средней скорости коррозии стали. Установлено, что глубины повреждения на стали при биокоррозионном разрушении распределены по нормальному закону, это позволило по основным параметрам нормального закона распределения прогнозировать глубины на металле при биокоррозии, рационально решать технические проблемы при строительстве и эксплуатации гидросооружений.

Результаты исследований днепропетровской гидробиологической школы по вопросам защиты гидросооружений от биообрастания и биокоррозии, получили широкое признание у практиков. Действие метода катодной защиты гидросооружений демонстрировалось на протяжении 1966–1970 гг. на Украинской республиканской выставке передового опыта и достижений народного хозяйства в павильоне «Энергетика», на международной выставке в Лейпциге, в 1971 г. на ВДНХ СССР, в павильоне АН СССР «Биология». Результаты исследований докладывались на многих совещаниях и научных конференциях, таких как: «I съезд Всесоюзного гидробиологического общества»; «Совещание по биологии дрейссены и защите гидротехнических сооружений от ее обрастания, Тольятти, 1965»; «Научно-техническое совещание по защите от коррозии гидротехнических морских и речных сооружений, Баку, 1971»; «Научно-техническое совещание по коррозии и защите промышленного оборудования, подземных коммуникаций и сооружений, Баку, 1972»; «II всесоюзный симпозиум по биологическим повреждениям и обрастаниям материалов, изделий и сооружений, М., 1972»; «III съезд Всесоюзного гидробиологического общества, Рига, 1976»; «I Всесоюзная конференция по биоповреждениям, М., 1978»; «IV съезд Всесоюзного гидробиологического общества, Киев, 1981»; «II Всесоюзная конференция по биоповреждениям, Горький, 1981»; «VI съезд Украинского микробиологического общества, Киев, 1984»; «III Всесоюзная конференция по биоповреждениям, М., 1987»; «Всесоюзная научно – практическая конференция по защите металлоконструкций гидротехнических сооружений от коррозии, Челябинск, 1987». Также результаты исследований днепропетровских гидробиологов по этим вопросам, описаны в: книге «Биологические повреждения строительных и промышленных материалов»; АН СССР, М., 1973 (статья Лубянова И.П., Емец Г.П., Норохи Ю.М.); «Методика исследования биокоррозии стали» АН СССР, М., 1979; журнале «Защита металлов», 1985 (статья Лубяновой В.И., Емец Г.П.); книге «Защита от коррозии и кавитационной эрозии конструкций и оборудования гидроэлектростанций», 1974 (статья Емец Г.П., Норохи Ю.М.); книге «Гидробиология каналов СССР и биологические помехи в их эксплуатации», К.: «Наукова думка», 1976 (статья Лубянова И.П., Емец Г.П.); книге «Эффективность и коррозионная стойкость с/х зданий и сооружений», изд-во Саратовского университета.

В работах по использованию электротока (катодная защита; электрогидравлический эффект и т.д.) и ультразвука и на сегодняшний день приоритет сохраняется за работами коллектива И.П. Лубянова.

Подводя итоги, необходимо отметить, что различные предприятия для защиты своих гидросооружений применяют, наиболее подходящие, в каждом конкретном случае, средства защиты. На водоводах питьевого назначения чаще всего используют хлорирование; на тепловых и атомных электростанциях – термический способ; в оросительных каналах – минеральные удобрения и т. д.

О важности поднятых вопросов, говорит отдельный пункт в приказе министерства энергетики РФ «Об утверждении правил технической эксплуатации электрических станций и сетей Российской Федерации» от 19 июня 2003 года, о вопросах защиты гидросооружений от обрастания. В пункте 3.4.6. этих правил говорится «При обрастании систем технического водоснабжения (поверхностей грубых решёток, конструктивных элементов водоочистных сеток, водоприемных и всасывающих камер и напорных водоводов) моллюском, дрейссеной или другими биорганнизмами должны применяться необрастающие покрытия, производиться промывки трактов горячей водой, хлорирование охлаждающей воды, поступающей на вспомогательное оборудование, с поддержанием дозы активного хлора 1.5–2.5 мг/дм³ в течение 4–5 сут. 1 раз в мес. В проекте федерального закона Российской Федерации «О безопасной эксплуатации гидросооружений и гидротехнического оборудования электрических станций», говорится «Борются с дрейссенами хлорированием воды и окраской сооружений ядовитыми для личинок дрейссены красками; применяют катодную защиту гидротехнических сооружений и разрабатывают возможности применения ультразвука для борьбы с личинками».

Список литературы

Вісник Дніпропетровської гідробіологічної станції. Т. I. Під редакцією проф. Д. О. Свіренка. Дніпропетровське. 1929.

- Вісник Дніпропетровської гідробіологічної станції. Т. II. Під редакцією проф., чл. - кореспондента АН УРСР Д. О. Свіренка. Дніпропетровськ. 1937.
- Вісник Дніпропетровської гідробіологічної станції. Т. III. Дніпровське водосховище (гідробіологічне дослідження). Під редакцією проф., чл.-кореспондента АН УРСР Д. О. Свіренка. Дніпропетровськ. 1938.
- Вісник Дніпропетровської гідробіологічної станції. Т. IV. Дніпровське водосховище (гідробіологічне дослідження). Під редакцією проф., чл.-кореспондента АН УРСР Д. О. Свіренка. Дніпропетровськ. 1938.
- Вісник Дніпропетровської гідробіологічної станції. Т. V. Дніпровське водосховище (гідробіологічне дослідження). Під редакцією проф., чл.-кореспондента АН УРСР Д. О. Свіренка. Дніпропетровськ. 1939.
- Вісник Дніпропетровської гідробіологічної станції. Т. VII. Дніпровське водосховище (гідробіологічне дослідження). Під редакцією проф., чл.-кореспондента АН УРСР Д. О. Свіренка. Дніпропетровськ. 1941.
- Вестник научно-исследовательского Института Гидробиологии. Т. VIII. Авторефераты. Под редакцией профессора, д-ра Г.Б.Мельникова. Днепрпетровск. 1948.
- Вестник научно – исследовательского института гидробиологии. Т. IX. Посвящается прогнозам гидробиологического режима Каховского водохранилища. Издательство Киевского государственного университета им. Т. Г. Шевченко. К. 1952.
- Вестник научно – исследовательского института гидробиологии. Т. X. По вопросам гидробиологии и рыбного хозяйства прудов Днепровской области. Издательство Киевского государственного университета им. Т. Г. Шевченко. К. 1953.
- Вестник научно – исследовательского института гидробиологии. Т. XI. По вопросам гидробиологии и рыбного хозяйства Днепровского водохранилища после его восстановления. Издательство Киевского государственного университета им. Т. Г. Шевченко. 1955.
- Вестник Днепровского научно – исследовательского института гидробиологии. Т. XII. По вопросам гидробиологии и рыбного хозяйства Днепра на участке Кременчуг-Днепродзержинск в связи со строительством Днепродзержинской ГЭС. Издательство Харьковского ордена Трудового Красного Знамени государственного университета имени А.М.Горького. Харьков. 1960.
- Научный сборник научно – исследовательского института гидробиологии «Экспериментальная гидробиология». Т. XIII. Издательство Днепровского государственного университета. 1968.
- Научный сборник научно-исследовательского института гидробиологии и кафедры ихтиологии и гидробиологии «Днепродзержинское водохранилище». Т. 15. Днепрпетровск. 1971.
- Сборник научных статей «Техническая гидробиология». Т. 16. Днепрпетровск. 1975.

ROLE OF THE DNIPROPETROVSK HYDROBIOLOGICAL SCHOOL IN STUDYING BIOLOGY OF *DREISSENA POLYMORPHA* AND IN DEVELOPMENT OF TECHNICAL HYDROBIOLOGY

Dvoretzky A.I., Baydak L.A.
Research Institute of Biology
Dnepropetrovsk National University

The contributions of the Dnepropetrovsk hydrobiological school to studying biology of *Dreissena polymorpha* and to development of technical hydrobiology are described. It is emphasized, that studying of biology and ecology of *Dreissena polymorpha* by Dnepropetrovsk hydrobiologists was carried out in connection with necessity of development of practical measures for struggle with biofouling of hydraulic engineering constructions.

УДК 591.1

ИЗ ОПЫТА ИССЛЕДОВАНИЙ ПОПУЛЯЦИЙ И СООБЩЕСТВ ДРЕЙССЕНЫ

Протасов А.А.

Институт гидробиологии НАН Украины, Киев-210, пр. Героев Сталинграда, 12, 04210, Украина.
protasov@bignir.net

Представлен обзор исследований двух видов дрейссены (*Dreissena polymorpha*, *Dreissena bugensis*) в рамках гидробиологических исследований в различных типах водоемов. Рассмотрены методические аспекты отбора проб, наблюдений, в том числе подводных. Рассмотрены особенности пространственное его распределения дрейссены в условиях техногенных водоемов, а также типизация хорологической структуры ее поселений. Рассмотрена типизация сообществ дрейссены и дана характеристика типов. Рассмотрены подходы и методики

исследований фенотипической структуры популяций дрейссены. Обсуждаются вопросы феногеографии и формирования локальных субпопуляционных групп дрейссены.

Вселение дрейссены в континентальные водоемы ознаменовало появление в них новой для пресных вод экomorфы. Дрейссена может образовывать совершенно новый для пресных вод тип хорологической структуры сообществ. Её появление в том или ином водоеме определяет появление нового элемента в сообществе планктона (велигер), нового эдификатора в сообществах перифитона и бентоса, которому практически нет равных среди пресноводных гидробионтов по интенсивности модификации среды. В плане эволюции пресноводных экосистем вселение дрейссены можно рассматривать как явление того же порядка, что и появление в пресноводных водоемах личинок насекомых. Вселение дрейссены стало одним из наиболее важных факторов «маринизации» сообществ континентальных водоемов. Инвазии дрейссены в исторический период имели существенное значение для деятельности человека, связанной с водопользованием, использованием биоресурсов континентальных вод.

Следует оговориться, что исследования популяций и сообществ дрейссены в большей части наших работ не было основной целью. Мы исследовали сообщества перифитона и бентоса в различных водоемах, но в силу того, что во многих из них дрейссена играла важнейшую роль, исследования касались популяций и сообществ именно этих организмов. Более или менее обширными были исследования в водохранилищах, реках, озерах, водоемах технического назначения. В процессе работы использовали те или иные методы и подходы, некоторые из них были традиционны, другие – оригинальны или модифицированы. Данное сообщение посвящено обзору наших исследований дрейссены, проводимых в рамках различных гидробиологических работ.

Методики наблюдений и отбора проб

Определенная специфика методик исследований дрейссены связана с особенностями её биологии, жизненной формы, экomorфы и ценоэкomorфы, пространственной структуры поселений, значительным обилием.

Методики исследований дрейссены, как и других организмов перифитона можно разделить на наблюдения и сбор проб с извлеченных из воды различных предметов, подводные наблюдения и отбор проб, постановка и снятие для исследования экспериментальных субстратов с различными свойствами и различной экспозицией. Отбор проб бентоса проводится дистанционными методами с поверхности, при помощи различных дночерпателей. Также используется володазная техника для прямых наблюдений, отбора проб, постановки экспериментов *in situ*.

Для отбора проб и фиксации результатов наблюдений при подводных исследованиях нами были разработаны некоторые приспособления (Протасов и др., 1982). Особенностью предложенной конструкции скребка для отбора проб перифитона является острый угол ножа, что позволяет срезать, а не соскабливать обрастание. Скребок может применяться при небольшом обилии дрейссены для отбора проб с площади в несколько десятков см². Условием качественного отбора проб является достаточно ровная поверхность субстрата. При большой биомассе, в поселениях на различных поверхностях (металл, бетон) отбор проб проводится с помощью коробчатого пробоотборника (площадь отбора 0.01 м²). Этот же пробоотборник может использоваться и как володазный дночерпатель на мягких грунтах. При неоднородном поселении дрейссены пробы отбираются в местах полного покрытия субстрата с дальнейшим учетом визуальных или более точно определяемых показателей покрытия. Для учета друз дрейссены на дне и отбора проб под водой используется рамка квадратной или треугольной формы со стороной 0.5 м, которая может быть разбита на сектора меньшей площади.

Для фиксирования подводных наблюдений используется пластиковая карта-планшет размером 30х40 см, на которой закреплены глубиномер, компас, термометр, сделана разметка для измерений. Записи под водой производятся простым карандашом. Используется пиктографическая форма описания распределения организмов, в частности дрейссены на выбранной трансекте. Также отмечаются характеристики местообитания, условия и параметры отбора проб.

Данные полевых наблюдений переносятся на стандартные карточки картотеки сообществ дрейссены, формируется электронная база данных.

За период исследований собрана большая коллекция раковин дрейссены из различных водоемов для исследований изменчивости формы раковины и рисунка. Моллюски сохраняются в сухом состоянии после фиксации формалином. В соотношении размеров особей как в природной популяции (от 5 мм до максимальной размерной группы с шагом в 5 мм) раковины поштучно наклеиваются на прямоугольнички из плотной бумаги с отверстием. На эти индивидуальные этикетках отмечен № моллюска в выборке, через отверстие вся выборка нашивается на леску в виде так называемых «бус», в

которых каждая особь может быть легко просмотрена и при этом не нарушается последовательность размерного состава. Также нанизывается общая для выборки этикетка. Для просмотра рисунка раковины целесообразно их смачивать.

Исследования дрейссены в водоемах разного типа

Основной объем исследований проведен нами на водоемах, испытывающих влияние тепловых и атомных электростанций. Это были либо искусственные технические водоемы (охладители Криворожской и других ТЭС, Чернобыльской, Запорожской, Хмельницкой, Южно-Украинской АЭС), либо участки водохранилища (район Трипольской ТЭС на Каневском водохранилище, Ладыжинское водохранилище на р. Южный Буг), либо естественные озера, включенные в систему охлаждения ТЭС (Конинские озера в Польше).

Наиболее существенным фактором, определяющим распределение и обилие дрейссены в таких водоемах это – температура воды, которая в районе сброса может превышать в летний период 40 °С. В водоемах с высокой термической нагрузкой (охладитель Запорожской, Южно-Украинской АЭС) по нашим данным в настоящее время дрейссена отсутствует. Критической температурой, при которой происходит быстрое отмирание поселений дрейссены является температура 32–33 °С. Устойчивые сообщества перифитона с доминированием *Dreissena polymorpha* Pallas в охладителе ЧАЭС наблюдались при температуре до 27 °С (Protasov, Afanasuyev, 1986). В зоне сброса подогретых вод наблюдается термическая стратификация. В этих условиях в нижних более холодных слоях дрейссена может проникать довольно близко к зоне сброса. В водоеме первичного охлаждения Конинской ТЭС на переливной плотине наблюдали поселения дрейссены *D. polymorpha* на глубине буквально в несколько см под поверхностным слоем с температурой 30 °С.

В сезонном аспекте в охладителях отмечено своеобразное явление формирования дрейссенных поселений в каналах подогретых сбросных вод в осенне-зимний период, которые затем отмирают при повышении температуры и замещаются другими более термофильными сообществами.

Водоемы-охладители представляют собой замкнутые водные объекты с определенным термическим градиентом, определенным расположением сброса подогретых вод и водозабора, в которых перенос личинок течением практически ничем не ограничен. Для сравнения особый интерес представляют системы из нескольких водоемов, в каждом из которых складывается свой термический режим в зависимости от удаленности от сбросов подогретых вод. Такой системой являются пять Конинских озер общей площадью 13 км² (Слесинское, Микожинское, Гославское, Лихенское, Патновское) в Средней Польше, которые служат охладителем двух тепловых электростанций.

Дрейссена (*D. polymorpha*) была встречена здесь в разнообразных условиях при температуре летом не более 32 °С (Protasov et al., 1994; Синицына и др., 1999). Своеобразным субстратом для её поселений были раковины крупного моллюска-вселенца *Sinanodonta woodiana* Lea. В целом преобладали дрейссенные сообщества бентические, количество антропогенных твердых субстратов для перифитона в озерах ограничено. В лотических условиях – Петровицкий канал, подводящий канал Конинской ТЭС – обилие дрейссены было максимальным – 15 кг/м². Сравнение размерного состава дрейссены из системы озер и связанного с ними канала из р. Варта в оз. Гопло показало, что в канале преобладали моллюски размером 21–30 мм, с максимальным размером 35 мм. В Конинских озерах максимальная длина моллюсков не превышала 26–30 мм. Доминировали мелкие особи. Таким образом, в Конинских озерах подтверждается общее правило снижения размеров особей в подогреваемых водоемах.

В сообществах с доминированием дрейссены по мере усиления влияния подогрева (наиболее подогреваемыми были оз. Патновское и Лихенское, наименее – Слесинское) отмечено упрощение трофической структуры. Количество видов детритофагов-собирателей снижалось с 22 до 9, фильтраторов – с 9 до 6. Однако, по сравнению с внешним для системы каналом сообщества дрейссены были гораздо богаче.

Для водоема-охладителя Южно-Украинской АЭС было характерно достаточно значительное развитие дрейссены (*D. polymorpha*) в начальный период его эксплуатации. На плотине поселения дрейссены в виде друз на камнях распространялись до глубины около 8 м. В районе сброса подогретых вод дрейссена отмечалась только на глубине около 7–8 м, то есть глубоко под слоем подогретой воды. В летний период 1986 г термическая нагрузка на водоем сильно возросла (температура на сбросе достигала 40 °С) дрейссена отмечена была только на плотине на глубине 8 м. В последующие годы при относительно невысоких температурах популяция частично восстанавливалась, однако в дальнейшем полностью элиминировалась.

В охладителе Хмельницкой АЭС дрейссена отсутствовала более 10 лет его эксплуатации, была занесена (предположительно из Ладыжинского водохранилища на р. Южный Буг) в 2002–2003 гг. Популяция бурно развивалась, в течение двух сезонов были заселены практически все пригодные для

прикрепления субстраты. В подводном канале АЭС биомасса ее превышала в некоторых местах 35 кг/м². Развитие дрейссены привело к существенным биологическим помехам в работе оборудования АЭС.

Хорология поселений дрейссены

Часто поселения дрейссены не совсем точно называют колониями, подчеркивая способность её к большим скоплениям. Однако, это не колонии в смысле совместно обитающих одновидовых особей с определенной их дифференциацией по тем или иным функциям. Поселения дрейссены относятся как к агрегациям, то есть скоплениям организмов, образовавшихся под действием в основном абиотических факторов, так и к конгрегациям – скоплениям биотической природы. Очевидно, что между этими типами не существует жесткой границы. Образование конгрегаций приводит как к усилению внутривидовой конкуренции из-за высокой плотности организмов, так и к улучшению условий питания, защиты от хищников для поселений в целом (Мантейфель, 1980).

Абиотические факторы – течение, влекомые наносы, содержание в воде сестона, освещенность, а также биотические взаимодействия с другими организмами определяют обилие и его динамику различных по хорологии поселений дрейссены. В благоприятных условиях увеличение биомассы не происходит хаотически, в виде простого накопления особей на определенной площади, а с формированием такой пространственной структуры поселений, при которой снижается внутривидовая конкуренция и может более нормально получать доступ к пище и кислороду максимальное количество особей.

На основании наблюдений, в том числе и подводных нами было выделено 4 основных хорологических типа поселений дрейссены (Протасов, Афанасьев, 1984). Самая маленькая концентрация моллюсков наблюдается в разрозненных поселениях. Каждая особь прикрепляется биссусом к основному субстрату, между собой особи не скреплены. Иногда на субстрате наблюдается смыкание особей, появляются слабо выраженные агрегации в виде пятнистых поселений. Этот тип поселений отмечается либо в пионерных сообществах при малом обилии оседающих личинок, либо в экстремальных условиях. Например, отмечался в реке на перекатах, где были высокие скорости течения, периодическое значительное повышение мутности. Отдельные особи, небольшие скопления укрывались в гидродинамической тени за выступами камней. Такой тип поселений отмечен также в условиях напряженного термического режима вблизи сброса подогретых вод, где большая часть дрейссены элиминируется, остаются лишь отдельные особи. Биомасса в таких поселениях может достигать сотен граммов на м². Разрозненные поселения характерны для перифитона и практически не встречаются в бентосе.

Большая плотность и обилие дрейссены отмечается в следующем типе поселений, который назван «щеткой». Биомасса здесь может достигать сотен и тысячи граммов на м². Для него характерно прикрепление особей не только к основному субстрату, но и друг к другу. При этом поселения остаются одно или двухъярусными. Практически все особи находятся в равных условиях относительно доступа к пище и кислороду. Щеткообразный вид поселений определяют сифональные концы раковин, направленных от субстрата. При минимальной ярусности в щетках максимально используется площадь субстрата. Такой тип поселений встречается в достаточно молодых сообществах, отмечается как постоянный тип поселений на боковых сторонах камней на каменной отсыпке дамб в водоемах-охладителях в зонах слабого подогрева.

Следующий хорологический тип поселений – дружки. Они представляют собой компактные образования, в которых особи имеют механическое скрепление биссусом друг с другом. Связь с основным субстратом осуществляют немногочисленные особи. Образование дружек в бентосе связано с заселением случайных предметов, раковин других моллюсков, то есть имеет локальную природу. Причины образования дружек в перифитоне, где имеется более или менее однородный субстрат для поселения не совсем очевидны. Очевидно, именно здесь проявляются конгрегационные свойства поселений. Биомасса дрейссены в поселениях этого типа может достигать килограммов на м².

В очень благоприятных условиях, в частности в каналах с умеренным течением на твердых объектах формируются поселения типа «агрегаты дружек». Такие поселения могут сплошным покровом занимать сотни и тысячи квадратных метров откосов и дна. Биомасса может достигать десятков кг/м². Агрегаты дружек встречаются не только в перифитоне, но и на плотных грунтах (песок, слабо заиленный песок). Однако, по нашим наблюдениям, всегда должен присутствовать фактор течения. При сплошном покрытии дна они формируют зоогенную перифиталь и молодь дрейссены оседает уже на поверхность раковин взрослых моллюсков.

Нами была сделана количественная оценка «упакованности» моллюсков в поселениях разного типа как отношение суммарного объема всех моллюсков к описанному объему поселения. Она возрастала от разрозненных поселений к дружкам. Для разрозненных поселений она была около 0.2–0.3,

для щеток – около 0.4, для друз – около 0.7. Однако в агрегатах друз упакованность снижалась до 0.3–0.4, что свидетельствует о рыхлости поселений, в которых особи нижних слоев также могут получать доступ к питанию и кислороду.

Разные хороволожеские типы поселений представляют собой сложные ценоэкоморфы, особый тип адаптаций (Протасов, 1994). Следует также отметить, что хороволожеская структура поселений дрейссены является также важным фактором формирования сообщества в целом, так как сопутствующие организмы поселяются и на поверхности раковин и между ними. В целом поселение дрейссены создает сложный своеобразный биотоп.

Существует определенная динамика структуры и переход от одних типов поселений к другим. Пионерные группировки представляют собой разрозненные или пятнистые поселения, при увеличении плотности вероятно образование щеток, на которых могут образоваться друзы. Иницировать образование друз может также наличие отдельных «точечных» субстратов, вроде фрагментов древесины, камешков, раковин да ие. В основании друзы всегда можно найти какой-то первоначальный для оседания пионерных особей субстрат. Агрегаты друз образуются при смыкании отдельных друз и дальнейшем оседании молоди. Следует отметить, что в сплошных поселениях почти всегда можно выделить отдельные друзы, таким образом, создается первичная (друзы) и вторичная (агрегаты) пространственная структура.

Следующий уровень хороволожеской структуры – это структура поселений в биотопе. При традиционных исследованиях «с поверхности», например, при отборе днотерпательных проб с плавсредств пространственная структура поселений в пределах целого биотопа остается, как правило, за пределами исследования и может быть лишь условно «реконструирована» по фрагментарным пробам. При подводном исследовании (частично – при извлечении твердых субстратов с обмыванием) можно наблюдать определенные закономерности формирования плановой и объемной пространственной структуры. Под первой мы понимаем распределение организмов, их агрегаций и конгрегаций на плоскости. Объемная структура включает ярусность и стратификацию поселений.

Обилие дрейссены в зависимости от ориентации поверхности субстрата

Неоднократно наблюдалось, что дрейссена формирует обильные поселения на боковых, нижних поверхностях. Особенно хорошо это можно видеть на камнях, где верхняя поверхность бывает практически свободна от прикрепленных моллюсков. Однако, это характерно для малой глубины, с глубиной покрытие субстратов возрастает, и поселения моллюсков занимают поверхности с любой ориентацией. Таким образом, можно сделать заключение, что в выборе поверхности оседающими личинками, а затем при формировании поселений основное значение имеет освещенность (отрицательный фототаксис) и гравитационный фактор. С последним связан режим осаджения взвесей, очевидно, что горизонтальные поверхности, обращенные вверх более интенсивно покрываются осадками.

Для проверки гипотезы были поставлены эксперименты по заселению экспериментальных субстратов – прозрачных стекол и стекол с прокладкой из фольги между ними (экспозиция 1 месяц в летний период). В отличие от таких организмов перифитона как гидры, личинки хирономид, дрейссена более интенсивно заселяла нижние поверхности, независимо от их освещенности (табл. 1)

Таблица 1. Численность дрейссены и других организмов перифитона на прозрачных и непрозрачных экспериментальных субстратах

Гидробионты	Прозрачные, верхняя сторона	Прозрачные, нижняя сторона	Непрозрачные, верхняя сторона	Непрозрачные, нижняя сторона
<i>Dreissena polymorpha</i>	6010	99230	6730	191600
Chironomidae	8820	8580	15930	7260
<i>Hydra sp.</i>	3170	35730	12610	23590

Сообщества дрейссены – это сообщества бентоса и перифитона, в которых доминирование этого моллюска составляет 50 и более %. Исследования показали, что во многих водоемах Украины, Беларуси, Польши, европейской части России такие сообщества широко распространены и играют существенную роль в гидросистемах.

Вместе с дрейссеной в сообществах встречено более ста видов беспозвоночных. Однако выделить группу видов, которые постоянно встречались с дрейссеной, составляли постоянное ядро сообщества не удалось. Часто встречались совместно с дрейссеной некоторые личинки хирономид, ручейников, пиявки, гаммариды. Например, в сообществе *Dreissena bugensis* в водоеме ЧАЭС в 2002 г. отмечено 62 вида и группы беспозвоночных, обычно количество видов несколько более 30.

Если относительная численность дрейссены в сообществах может быть от единиц % до 99%, то относительная биомасса почти всегда значительна, более 90%. В связи с этим разнообразие по численности может быть достаточно высоким, разнообразие по биомассе обычно очень низкое (табл. 2)

Таблица 2. Структурные показатели сообществ дрейссены в водоеме ЧАЭС в летний период 1979-1981 и 2002 гг.

Сообщество	Год исследования	Количество видов	N	B	N _н	N _б
<i>Dreissena polymorpha</i>	1979	36	274000±628	12094±3464	1.10	0.04
<i>Dreissena polymorpha</i>	1980	30	1231000±91544	10854±2896	0.58	0.03
<i>Dreissena polymorpha</i>	1981	14	363600±171260	16745±3541	2.42	0.04
<i>Dreissena polymorpha</i> + <i>Pristina aequisetia</i> + <i>Dero obtusa</i>	1979	28	176250±8812	1090±320	2.01	0.01
<i>Dreissena polymorpha</i> + <i>Nais</i> sp.	1980	28	302650±135144	3802±419	2.20	0.07
<i>Dreissena polymorpha</i> + <i>Acanthocyclops</i> sp.	1981	11	28160±16900	674±282	1.20	0.12
<i>Dreissena bugensis</i> + <i>Nais breitscheri</i> + <i>Gammaridae</i> juv.	2002	63	52550±7253	5995±909	3.39	0.31
<i>Dreissena bugensis</i>	2002	19	76162±12455	10545±1260	2.81	0.27

Примечание: N – численность, экз/м², B – биомасса, г/м², N_н – разнообразие по численности, бит/экз, N_б – разнообразие по биомассе, бит/г.

На основании анализа сходства кривых рангового распределения, общей биомассы, пространственной структуры сообществ выделено 6 их типов (Протасов, 1989, 1994).

Сообщества с наибольшим видовым разнообразием, наименьшими показателями биомассы, практически линейным (без сколько ни будь выраженного доминанта) ранговым распределением – это сообщества пионерные, на экспериментальных субстратах с малой экспозицией, на временных субстратах (табл. 3). Биомасса в них очень мала, порядка сотен миллиграммов – граммов/м². При этом разнообразие достаточно высокое – единицы бит/г, что свидетельствует о высокой выравненности, при том, что богатство видов и форм низкое. Пространственная структура очень проста: одноярусные поселения на первичном субстрате. В перифитоне это ювенильные сообщества на мало заселенном субстрате. В бентосе – это сообщества, где дрейссена только начинает колонизацию имеющихся субстратов.

Таблица 3. Характеристики типов сообществ с доминированием дрейссены

Тип	N _б	B	Видовое богатство	Тип поселений дрейссены
1	0.5-1.0	0.3-10.0	7-16	разрозненные
2	0.1-1.0	100.0-1000.0	10-20	разрозненные
3	0.01-0.02	1000.0	15-20	шетки, друзы, 100% покрытие
4	0.001-0.04	10000-35000	30-40	агрегаты друз
5	1.0	100-1000	15-20	единичные особи или друзы совместно с другими организмами
6	0.01-1.0	10-100	5-10	одиночные поселения

Примечание: B – биомасса, г/м², N_б – разнообразие по биомассе, бит/г.

Сообщества второго типа встречаются в широком диапазоне условий: в реках, охладителях, при различном течении и температуре. По сравнению с 1 типом здесь происходит довольно значительное увеличение биомассы, в основном за счет дрейссены. Тем не менее, доминирование её не столь велико, чтобы изменить характер кривых рангового распределения, они все еще близки к прямой (в полулогарифмическом масштабе). Агрегированность доминирующей по биомассе дрейссены не имеет еще существенного значения, этот тип сообществ может быть назван типом неагрегированного доминанта.

Для третьего типа характерно низкое разнообразие, значительное доминирование дрейссены. Здесь уже намечается перелом в кривой рангового распределения и выделение четкого доминанта по биомассе. Габитус сообществ в перифитоне определяют поселения дрейссены в виде шесток, друз на щетках. Наблюдается почти полное (до 100%) покрытие субстрата. Поскольку в этом типе сообществ впервые наблюдается образование пространственно сложных конгрегаций, он может быть назван типом первично агрегированного доминанта. В бентосе не могут формироваться поселения типа щеток, поэтому здесь этот тип связан с формированием отдельных друз, которые при их относительно небольшой плотности могут не очень сильно влиять на сообщества мягких грунтов.

В сообществах четвертого типа наибольшая биомасса, до нескольких десятков $\text{кг}/\text{м}^2$. Доминирование дрейссены выражено сильно, разнообразие по биомассе очень низкое. Однако в довольно богатом (десятки видов) «субсообществе» сопутствующих видов выравненность довольно высока, кривая рангового распределения для этих видов имеет пологий вид. В этом сообществе происходит нарушение тенденции снижения разнообразия всего сообщества с увеличением биомассы дрейссены и её доминирования. Разнообразие может быть выше, чем в третьем типе сообществ. Это связано с достаточно высоким богатством всего сообщества и высокой выравненностью других видов. Эти сообщества «вторично агрегированного доминанта» распространены в условиях искусственных водотоков с умеренным течением, встречаются в обрестаниях гидросооружений.

Сообщества пятого субдоминантного типа встречаются в некоторых реках, здесь, как, например, в реке Южный Буг субдоминантом в сообществах выступает губка. Такие же группировки со значительным развитием губок отмечены нами на гидросооружениях в охладителе Хмельницкой АЭС. В бентосе к этому типу сообществ можно отнести сообщества, в которых дрейссена обитает на равнинных двусторонках. Разнообразие в таких сообществах достаточно высокое при низкой и умеренной биомассе.

Довольно широко этот тип был представлен в Конинских озерах. Соотношение биомассы дрейссены и моллюсков, на которых она обитала, составляло 0.05–1.50, то есть на некоторых особях масса дрейссены бала в полтора раза больше ее живого субстрата.

Разнообразие сообществ дрейссены пятого типа с субдоминантом в Конинских озерах позволило выделить (Синицына и др., 1999) три подтипа (табл. 4).

В профундали озер и при значительном заилинии твердых субстратов в каналах в диапазоне температур от 21 до 30 °C в сообществах дрейссены в соотношении потоков энергии было: 58.0–62.0% – доля фильтраторов и 36.2% – доля детритофагов-собираателей (Tubificidae, Corophiidae, Gammaridae) от суммарной величины потока энергии $190.22 \pm 8568 \text{ кДж}/\text{м}^2 \cdot \text{сут}$.

Таблица 4. Характеристики сообществ дрейссены трех подтипов в Конинских озерах

Показатели	1 подтип (субдоминанты- детритофаги- собираатели)	2 подтип (субдоминант- фильтратор)	3 подтип (субдоминант- хищник)
Температура, °C	21–30	21–32	29
Глубина, м	0.05–8.00	0.4–3.5	0.5
Биомасса ($\text{кДж}/\text{м}^2$)	1552.35	3726.35	1245.97
Деструкция ($\text{кДж}/\text{м}^2 \cdot \text{ч}$)	5.88	9.72	3.68
R/B ч ⁻¹	0.0041	0.0037	0.0030
P/B сут ⁻¹	0.017	0.016	0.014
Ассимиляция $\text{кДж}/\text{м}^2 \cdot \text{сут}$	169.26	279.67	105.98

Примечание: R/B – отношение деструкции к биомассе, P/B-отношение продукции к биомассе.

В сообществах с субдоминантом-фильтратором (другие двусторчатые моллюски, губки) 49–67% потока энергии трансформирует дрейссена, 27.0–49.0% приходится на долю субдоминанта –

фильтратора, доля детритофагов не превышает 7.5%, а хищников – 1%. Величина потока энергии в сообществах дрейссены с субдоминантами-фильтраторами составляет 164.16–291.2 кДж/м²·сут.

В сообществах с субдоминантом – хищником (гидры, турбеллярии, личинки хирономид и трихонтер) показатели деструкции были наименьшими – в 4–5 раз меньше, чем в монодоминантных дрейссенных сообществах.

В экстремальных условиях, например, в зонах сильного влияния подогретых сбросов, где при менее интенсивном влиянии существовали сообщества третьего типа, могут оставаться единичные особи дрейссены. Здесь формируются сообщества с дрейссеной как достаточно формальным доминантом, хотя степень доминирования может быть высокой, что связано скорее со значительной бедностью сообщества. Таким образом, при малом обилии формируется структура доминирования, сходная с четвертым типом.

Увеличение биомассы от типа к типу происходит приблизительно на порядок. В ювенильных сообществах первого типа она составляет граммы на м², в сообществах второго типа – десятки и сотни граммов, третьего – килограммы на м², четвертого – килограммы и десятки килограммов. Переход к следующему типу с биомассой, большей на порядок возможен только на основе новой более сложной пространственной структуры.

Следует отметить, что в сообществах различной структуры доминирующая по биомассе, а также, чаще всего и по деструкции дрейссена играет различную роль в строении этого сообщества, в различной степени играет роль модификатора среды для других организмов. Здесь целесообразно применить положения концепции биоэкологического или МР градиента (Протасов, 1994). Один полюс (Р) этого градиента занимают сообщества с формальным доминантом, в котором взаимосвязи слабы, преобладают абиотические факторы. Это сообщества первых двух и шестого типов. На другом полюсе биоэкологического градиента сообщества М-типа с доминантом, который является реальным эдификатором, формирует характерную пространственную структуру, в различной степени изменяет условия обитания для других организмов. В этом случае сообщество приобретает черты консорциального. К таким можно отнести сообщества 3 и 4 типов.

Консорции, консорциальная структура сообщества. Взаимодействие между элементами сообществ можно разделить на трофические, топические, фабрические и форические (Беклемишев, 1951). Дрейссена в сообществах выступает в различные взаимодействия, однако значительная её роль определяется в первую очередь трофическими и топическими связями. В сообществах 3 и 4 типов ценопопуляция дрейссены становится центром консорции, основу отношений в которой определяют топические связи. Напомним, что эта связь «заключается в том, что отдельные особи одного из партнеров или вся его популяция в целом видоизменяют физические или химические условия среды в сторону, благоприятную или неблагоприятную для другого партнера» (Беклемишев, 1951, с.5). Кроме взаимодействий через среду обитания существуют и прямые взаимосвязи в обитаемом пространстве, что позволяет расширить трактовку топических отношений (Протасов, 2006). Дрейссена представляет собой такую жизненную форму, которая существенно модифицирует условия среды для других организмов. Важное значение имеет то, что локальные поселения и популяции дрейссены достигают значительной численности. Дрейссена воздействует на характер целой водной экосистемы, а не только на «ближайшие» сообщества перифитона или бентоса. В первую очередь это происходит за счет мощной фильтративной активности. В своих расчетах фильтрации мы пользовались зависимостью её от потребления кислорода, предложенной А.Ф. Алимовым (1981). Расчет потребления кислорода проводится, как известно, с учетом размерно-массовой структуры популяции и температуры. Изменения последней имеют большое значение в водоемах, подверженных техногенному влиянию, поэтому при тех же биомассе моллюсков их метаболизм и фильтрация могут значительно различаться.

Дрейссена топически связана с поселяющимися на её раковинах организмами, её сложные пространственно поселения дают убежище многочисленным подвижным животным. Прямые трофические связи определяются накоплением в поселениях псевдофекалий и фекалий дрейссены.

Фенотипическое разнообразие. Изменчивость дрейссены отражена в названии одного из видов – «polymorpha». Наш опыт исследования изменчивости формы и рисунка раковины *Dreissena polymorpha* начался с зарисовок раковин моллюсков из различных водоемов. Далее возник вопрос о необходимости упорядочения и классификации этого разнообразия. В отличие от Г.И. Бючичо (1994), которая рассматривала фенотип признака рисунка раковины как «целостные образы», мы выделили элементарные фены рисунка раковины (Протасов, Горпинчук, 1997), исходя из которого рисунок раковины состоит из определенного сочетания элементов (рис. 1). Рисунок формируется по двум основным направлениям по радиальному и по дуге, а также в виде пятен. По этим направлениям формируются элементы рисунка – дуговидный (G) и радиальный (I). Разнообразные «смещения» ду-

говидного по радиусам приводят к формированию волнообразного (J), зигзагообразного (F), лучевого (K) элементов. Учитывали разделение типов рисунка или окраски по радиальной границе (признак E) и крупный рисунок типа «шевро» (H). Скульптура раковин выступала отдельным признаком как ростовая (M) и другого происхождения (N). Изменчивость формы определяли по нескольким признакам: раковина низкая (h_1 – отношение длины к высоте > 2), раковина высокая (h_2 – отношение длины к высоте < 1.5), тулоносовая раковина (k_1 – расстояние от переднего конца раковины до перпендикуляра от самой высокой точки раковины до основания $< 25\%$ длины), клиновидная раковина (расстояние от переднего конца до медиального сечения $> 50\%$ длины). Также учитывали билатеральную асимметрию и наличие специфических особенностей, например, клювовидный передний конец раковины, абдоминальный прогиб и т.п.

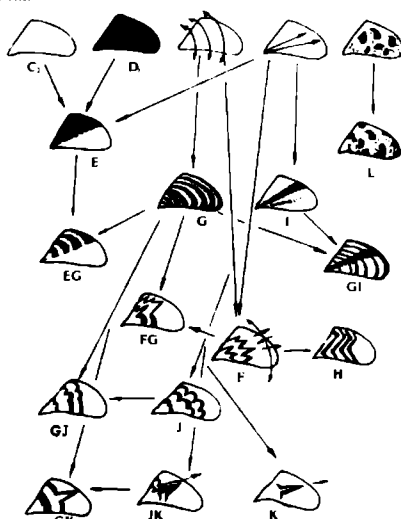


Рис. 1. Схема формирования фенотипов рисунка и скульптуры раковин дрейсены

Общий тон окраски раковин дрейсены варьирует достаточно сильно (серый, желеновато-серый, охристый, бурый и др.) однако эти вариации более свойственны различным водоемам и редко встречается варьирование окраски в одном водоеме. Сочетание более светлых и темных полей создает определенный рисунок, в котором темные или светлые элементы доминируют. На раковине могут преобладать темный рисунок над светлым фоном, либо – наоборот, могут встречаться совершенно светлые без рисунка либо темные раковины. Таких вариантов сочетаний тона окраски было выделено семь: светлая раковина без рисунка (C_2), светлая раковина со светлым рисунком (C_2D_0), преобладание светлого фона (C_2D_1), равные доли светлого фона и темного рисунка (C_1D_1), преобладание темного рисунка (C_1D_2), темный рисунок на темном фоне (C_0D_2), темная раковина (D_2). Для оценки степени интенсивности окраски был предложен коэффициент меланизации K_m (Protasov, 1998), который рассчитывается как сумма частот градаций меланизации, то есть увеличения темного окрашивания:

$$K_m = \sum (p_i/a_i), \text{ где:}$$

p_i – частота встречаемости в выборке градаций a_i увеличения темных элементов окраски. Для $C_2 - a_i = 0$, $C_2D_0 - 0.17$, $C_2D_1 - 0.33$, $C_1D_1 - 0.50$, $C_1D_2 - 0.67$, $C_0D_2 - 0.83$, $D_2 - 1$.

Показатель для популяции теоретически может быть от 0 до 1, т.е. от наличия только светлых или только темных особей, что обозначает отсутствие изменчивости. Практически же минимальные значения, отмеченные нами были 0.341 (от Волги), 0.411 (от Савы). Это касается полностью темных раковин, то здесь существует определенная опасность приписывать темные раковины к темным популяциям.

Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Павлова РАН

на них соединений железа, которые образуются в гипоксических условиях. Такие раковины в значительном количестве отмечались в бентосе Каневского водохранилища, водоема ХАЭС и других. Для того, чтобы обнаружить под этим слоем рисунок, следует обрабатывать их щавелевой кислотой. Этот «артфакт» может быть использован как маркер напряженного кислородного режима в определенных участках водоема.

Для иллюстрации изменчивости интенсивности окраски раковин дрейссены (*D. bugensis*) приведем данные по пяти районам водоема ЧАЭС (табл. 5). Исследования были проведены в 2002 г, во второй летний сезон после остановки АЭС. Хотя подогрев и циркуляция отсутствовали, в бывших районах минимального подогрева (1), слабого подогрева (2), умеренного подогрева (3), сильного подогрева (4), и максимального подогрева (5) существовали определенные различия в интенсивности окраски раковин дрейссены.

Таблица 5. Частоты градаций преобладания светлого (С) фона или темного (D) рисунка и коэффициента меланизации раковин *Dreissena bugensis* в перифитоне из пяти районов водоема ЧАЭС.

Район	C ₂	C ₂ G	C ₂ D ₁	C ₁ D ₁	C ₁ D ₂	D ₂ G	D ₂	K _м
1	-	0.0309	0.1447	0.4536	0.2680	0.1031	0.0094	0.5542
2	-	0.0515	0.1347	0.5052	0.2062	0.1031	-	0.5207
3	0.0202	0.0909	0.0818	0.4343	0.2929	0.0808	-	0.5226
4	-	0.0606	0.0703	0.3737	0.3131	0.2121	0.0101	0.6031
5	-	-	-	0.2449	0.3673	0.3878	-	0.6904

Как следует из полученных данных, в районе, ранее испытывавшем больший подогрев, преобладали более темноокрашенные моллюски.

Изменчивость формы. Значительно уклоняющиеся от «нормальной» формы раковины фиксировали на качественном уровне при визуальной оценке, для количественного сравнения был предложен (Протасов, 2004) коэффициент формы, K_ф, который рассчитывали по формуле:

$$K_v = ((L - h - d) / 3) \pi / Lhd$$

где: L – длина, h – высота, d – толщина (ширина) раковины моллюска.

Коэффициент построен на соотношении описанного объема условной раковины с тремя измерениями, равными средней арифметической из длины, высоты, ширины и реального описанного объема. Этот коэффициент вернее называть коэффициентом объемной формы K_ф. Определенная сложность его применения состоит в том, что он не учитывает особенностей соотношений размеров: формально при соотношении длина: высота: толщина раковины = 2:1:1, что близко к реальному, мы получаем такое же значение коэффициента (1.185) как и при соотношении 1:2:1, что мало реально. Кроме того, он зависит от соотношений всех трех измеряемых параметров, поэтому сходные значения можно получить при различающихся отношениях длина – высота, высота – толщина раковины. Однако, на практике весьма полезно сравнение с некоторой типичной или «стандартной» формой, для которой существует вполне конкретное значение коэффициента. Более просто проследить за соотношением двух измерений, поэтому целесообразно упростить коэффициент до коэффициента профильной формы, K_м:

$$K_m = ((L + h) / 2) \pi / Lh$$

Несмотря на указанные недостатки коэффициентов, их применение позволяет довольно тонко проследить особенности изменчивости в различных водоемах или участках одного водоема. Нами проведены исследования на популяциях дрейссены бугской в разных водоемах, в частности в водоеме ЧАЭС.

Описанный объем раковин является функцией трех главных размеров – длины, высоты и ширины. Сравнение этого объема у раковин двух размерных групп (табл. 6) показывают, что объем их у мелких особей (6–10 мм) довольно значительно снижается от зоны 1 к зоне 5, а у крупных особей (16–20 мм) существенных изменений не отмечено. Заметим при этом, что здесь район 3 выделяется наименьшими объемами раковин у крупных моллюсков. Коэффициент вариации (CV) описанного объема был достаточно высоким – от 17.6 до 47.2. Коэффициент вариации показателя K_м был значительно ниже, причем для крупных особей ниже, чем для более мелких. Возрастание K_м на фоне уменьшения объема свидетельствует о том, что закономерно изменялись соотношения размеров по основным осям. Длина моллюсков в крайних районах (1 и 5) мало различались (9.42–9.33 мм для мелких и 19.27–18.68 мм для крупных, соответственно). Однако высота и толщина раковин для мелких особей в разных районах различались достоверно и в зоне 1 были больше. Высота раковин в рай-

оне 1 была 5.66 ± 0.16 мм, в зоне СРД – 4.44 ± 0.16 мм, толщина соответственно – 4.23 ± 0.14 и 3.76 ± 0.14 мм.

Таблица 6. Описанный объем раковин (V_0 , мм³) и коэффициент объемной формы ($K_{об}$) для двух размерных групп *Dreissena bugensis* в перифитоне различных районов водоема ЧАЭС

Размерные группы	Район	V_0					$K_{об}$				
		M	CD±	m	CV	cv±	M	CD±	m	CV	cv±
6–10 мм	1	236.29	60.71	17.52	25.69	4.92	1.197	0.061	0.017	5.08	1.03
	2	193.47	91.35	30.45	47.21	9.25	1.259	0.082	0.027	6.05	1.53
	3	170.99	29.74	6.65	17.39	2.67	1.271	0.076	0.017	5.99	0.94
	4	185.96	47.75	10.67	25.68	3.81	1.277	0.068	0.015	5.35	0.84
	5	160.34	49.76	12.36	30.84	4.99	1.295	0.064	0.016	5.00	0.88
16–20 мм	1	1858.64	352.52	78.82	18.97	1.03	1.191	0.033	0.0075	2.81	0.44
	2	1629.29	403.19	90.15	24.74	1.53	1.186	0.031	0.0069	2.64	0.42
	3	1368.11	306.56	68.55	22.41	0.94	1.195	0.043	0.0096	3.59	0.56
	4	1823.40	289.7	64.78	15.89	0.84	1.173	0.026	0.0058	2.21	0.35
	5	1724.38	304.40	68.06	17.65	0.89	1.188	0.039	0.0088	3.31	0.52

У малоразмерных особей при сравнении выборок из районов 1 и 5 изменение формы раковин происходило таким образом, что соотношение длины к высоте возрастало, раковины были более низкими. Это показывает коэффициент профильной формы, значения которого для района 1 были 1.066, для района 5 – 1.144. Для особей размерной группы 16–20 мм $K_{об}$ мало изменился: 1.191 в районе 1 и 1.125 в районе 5.

Таким образом, предложенные коэффициенты позволяют довольно тонко определять различия в морфометрической изменчивости раковин дрейссены, коэффициенты могут быть использованы и для исследования популяций других моллюсков.

Фенотипическая дифференциация субпопуляционных групп. Целостность популяций дрейссены поддерживается постоянным пополнением их оседающими из планктона личинками, которые приносятся токами воды из других районов. В связи с этим, в замкнутых водоемах фенотипическая структура популяций должна быть достаточно однородной. Так, в водоеме-охладителе ЧАЭС в популяции дрейссены, вселившейся туда в 2002–2003 гг., до настоящего времени не отмечено каких-либо существенных различий в фенотипах в тех или иных участках водоема.

В Конинских озерах (общая площадь пяти озер 13 км²), которые вместе с небольшим прудом первичного охлаждения (0.75 км²) образуют систему охлаждения двух тепловых электростанций большое разнообразие условий и биотопов, существующая там популяция дрейссены едина благодаря циркуляции вод по каналам между водоемами. Для исследования фенотипической структуры популяции, выявления определенной неоднородности провели исследования на 44 станциях (Протасов, 2002). Всего в системе озер отмечено около 150 фенотипов дрейссены. Однако было установлено, что преобладали две группы фенотипов с волнообразным рисунком (фен J) и фенотипы с дугообразным рисунком (G), причем их преобладание было в обратной друг к другу зависимости (рис. 2). Соотношение частот фенотипов CDGJK, CDGJ, CDJ, CDJK к сумме частот фенотипов CDGK, CDG, DG, DGK применяли для дальнейшего анализа как показатель J/G. В элементах озерной системы частоты отдельных фенотипов довольно сильно различались. Например, частота фенотипа CDGJK в подводящем канале Конинской ТЭС была 0.264, а озерах – от 0.426 до 0.527. Для фенотипа CDG, соответственно – 0.267 и 0.174–0.234. Из десяти элементов системы (озера, пруд и каналы) в трех – подводящий канал Конинской ТЭС, Петровицкий и Можеславский каналы – усредненный для всего элемента показатель J/G был меньше 1, то есть фенотипы группы дуговидных фенов преобладали над волнообразными. В отдельных участках озер существовали зоны с различной представленностью фенотипов. Кроме того, в выделенных цепочках станций по циркуляционным потокам воды были выделены зоны с преобладанием разных фенотипов. Например, оказалось, что северная часть оз. Лихеньского вместе с Петровицким каналом входит в зону G-фенотипов, а то время как средняя и южная – в зону J-фенотипов, что согласуется с разделением циркуляционного потока. На основании полученных данных удалось выделить три типа распределений частот фенотипов.

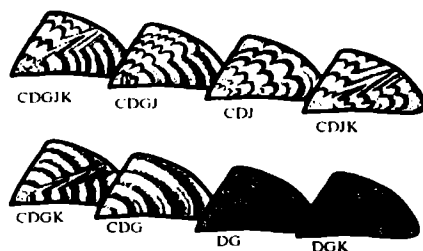


Рис.2. Доминирующие фенотипы в Конинских озерах.

Феногеография дрейссены. Собранный нами материал, а также любезно предоставленный А.Ю.Каратаевым позволил нам провести сравнение фенотипов дрейссены (*Dreissena polymorpha*) на значительном участке ареала в его европейской и американской частях (Протасов, 2000). Был проведен анализ фенотипической структуры популяций на основании 16 выборок из водоемов Беларуси, Украины, Польши, Чехии, Нидерландов, Франции, Германии, Швейцарии, Италии, Греции, Канады и США.

Общий тон окраски раковин был мало изменчивым признаком. Рисунок формировался в основном из элементов от темно-охристого до оливоково-черного цвета на светлом охристом или сером фоне. В пределах одной выборки (одного водоема) по тону окраски раковин изменчивости практически не отмечено.

В большинстве популяций преобладали раковины с рисунком, в котором практически одинаково представлены темный рисунок и светлый фон (CD_1). Выделялась своей светлой раковинной популяцией из оз. Волви (Греция), здесь был наименьший коэффициент меланизации – 0.341. Из фонов рисунка наибольшие частоты встречаемости были у дуговидного (G) – до 0.653, волнообразного (J) – до 0.312, лучевидного (K) – до 0.310. В североамериканских популяциях в среднем частота дуговидного элемента рисунка была выше, чем в европейских – 0.591 ± 0.057 против 0.443 ± 0.060 . В то же время в европейских (исключение – оз. Волви) была выше частота фена K – 0.224 ± 0.083 против 0.112 ± 0.023 .

Следует отметить, что при всем многообразии возможных сочетаний фенов только 6 таких сочетаний или фенотипов можно выделить как наиболее распространенные. Это CDGJK, CDGJ, CDJ, CDJK, CDGK, CDG. В некоторых популяциях отмечено значительное преобладание одного фенотипа, например в оз. Маарсвеен отмечено значительное доминирование фенотипа CDGJK, в американских популяциях – CDG.

В американских популяциях значительно преобладали фенотипы дуговидного рисунка, а в наиболее северных европейских – волнообразного, соотношение J/G в первых и южных европейских было меньше 1 (табл. 7).

Таблица 7. Соотношение фенотипов в популяциях при расположении их с севера на юг

Водоем	Страна	J/G
Оз. Инско	Польша	2.70
Оз. Ханча	Польша	1.45
Оз. Маарсвеен	Нидерланды	4.14
Оз. Боденское	Германия	0.69
Оз. Гарда	Италия	0.80
Оз. Эри	Канада	0.67
Оз. Уайт Стар	США	0.46

Таким образом, фенотипические характеристики популяций дрейссены определенным образом изменяются в пределах ареала. Выявлена тенденция возрастания частот фена дуговидного элемента рисунка к югу, а лучевого – наоборот – к северной части ареала. Судя по рисуночному фенотипу, североамериканская дрейссена имеет происхождение из южных водоемов Европы.

Совместное обитание двух видов дрейссены. В ряде водоемов, в которых проводили исследования обитали два вида – *Dreissena polymorpha* и *Dreissena bugensis*. Они всегда обитали в смешанных поселениях, только в охладителе Криворожской ТЭС наблюдались некоторые особенности лока-

дизации: первый вид обитал в перифитоне (на бетонный облицовке плотины, каменной отсыпке дамбы), второй – встречался в бентосе.

В водоеме ЧАЭС (2002 г.), водохранилищах Днепра и перифитоне, и в бентосе два вида встречались совместно, при этом доминирование дрейссены бугской было значительным.

Так, в перифитоне водоема ЧАЭС численность дрейссены бугской достигала 90000 экз/м², а полиморфной – всего 5220 экз/м², наибольшая отмеченная биомасса различалась также значительно: 14173 и 774 г/м², соответственно. В среднем численность полиморфной составляла около 8% от численности бугской, биомасса – 3.6%. Важно отметить, что из 16 станций исследования только на одной не была обнаружена *D. polymorpha* то есть нигде не происходило её полного вытеснения. В то же время, показатели обилия двух видов не были тесно скоррелированы, коэффициенты корреляции для численности составили 0.384, для биомассы – 0.439. Доля биомассы *D. polymorpha* в суммарной двух видов возрастала от зоны 5 (бывшая зона максимального подогрева) к подводящему каналу, кроме того, обилие их различалось на разных глубинах.

Численность обоих видов на глубине 0.5 м была ниже, чем на 2 м. Численность *D. polymorpha* на глубине 0.5 м была 1036±379 экз/м², на глубине 2 м – 3085±429 экз/м². Для *D. bugensis* эти показатели, соответственно, были 16090±2027 и 39857±9545 экз/м². Следует отметить, что на глубине 0.5 м численность *D. polymorpha* очень сильно варьировала на отдельных станциях исследования (CV=115.7%), для глубины 2 м у *D. bugensis* варибельность численности была ниже (36.7%).

Сходные закономерности отмечены и для биомассы. Биомасса *D. polymorpha* на глубине 0.5 и 2 м различалась недостоверно – 202.6±80.7 и 33.9±89.9 г/м², соответственно. Биомасса *D. bugensis* на глубине 0.5 м была в 1.8 раз ниже, чем на глубине 2 м (5740.0 ±876.4 и 10106.7±1226.6 г/м², соответственно). Варибельность биомассы у *D. polymorpha* была выше, значения CV для этого вида составили 71.8–125.9%, а для *D. bugensis* – 32.1–47.8%. Таким образом, в целом по водоему популяция *D. polymorpha* в перифитоне была не только менее обильной, чем *D. bugensis*, но и более разнородной по обилию.

Размерная структура популяций двух видов дрейссены существенно различалась. Особи мелких *D. bugensis* достигали 29 мм, в то время как максимальный размер *D. polymorpha* не был выше 17 мм. О различиях в размерной структуре ценопопуляций дрейссены в перифитоне свидетельствуют показатели разнообразия, рассчитанные по индексу Шеннона для размерных групп (шаг размерной группы 2 мм). В подводящем канале отмечено 4 размерные группы *D. polymorpha* (11–17 мм), при определенном доминировании размерной группы 11 мм (42%), индекс Шеннона равен 1.78 бит/размерную группу. В зоне 1 на глубине 2 м происходит увеличение разнообразия, далее от зоны 3 разнообразие после возрастания опять снижается: около 50% занимали особи размером 5 мм. Довольно сходная картина отмечена и для ценопопуляции *D. bugensis* на этой же глубине. Поскольку количество размерных групп достигало у *D. bugensis* 13, показатели индекса Шеннона превышали 3 бит/разм. группу.

Исследования зообентоса в водоеме ЧАЭС показали, что оба вида встречались на глубинах 3–5 м, на глубине 10 и более м дрейссениды отсутствовали (табл. 8). Также как и в перифитоне численность *D. polymorpha* была гораздо меньше, чем *D. bugensis* и составляла от 5 до 10%, биомасса же (по средним данным) была на глубине 5 м в 30, а на глубине 3 м 17000 раз ниже. Однако на отдельных станциях, где два вида встречались совместно, численность полиморфной была в 2050 раз ниже, чем бугской.

Таблица 8. Показатели обилия двух видов дрейссены в бентосе водоема ЧАЭС

Количество станций	Глубина, м		w	N	B	R
6	3	<i>Dreissena polymorpha</i>	1.444± 0.364	59± 107	0.11± 0.008	0.39± 0.006
	3	<i>Dreissena bugensis</i>	565.435± 235.52	2185± 1142	1878.55± 913.68	1464.71± 711.53
7	5	<i>Dreissena polymorpha</i>	93.350± 91.550	219± 179	33.54± 33.46	36.79± 30.50
	5	<i>Dreissena bugensis</i>	501.760± 168.49	2257± 1392	1084.85± 705.11	944.54± 625.23
5	10 и более	дрейссенид нет				

Примечание: w – средняя масса особи, мг, N – численность, экз/м², B – биомасса, г/м², R – деструкция, дж/м² час.

Исследования на Каневском водохранилище показали, что *Dreissena bugensis* здесь также преобладала по обилию над полиморфной.

В перифитоне численность первой составляла 54–97, биомасса – 82–98% суммарных показателей двух видов дрейссены, в бентосе – 63–99 и 93–99% соответственно. Однако, соотношение численности и биомассы *D. bugensis* и *D. polymorpha* в сообществах сильно колебалось на различных участках. На русловом участке Днепра в пределах г. Киева численность *D. bugensis* в перифитоне была в 27 раз выше, чем *D. polymorpha*, а на участке выше водозабора Трипольской ГРЭС – всего в 1.5 раза. В бентосе же колебания этого показателя составили от 3 (в заливе, в районе Киева) до 100 раз (русловой участок в пределах г. Киева). Преобладание *D. bugensis* над *D. polymorpha* по биомассе в перифитоне составляло 10–47 раз, а в бентосе – более 580 раз.

Размерная структура популяций дрейссены различалась как на станциях, так и в различных экологических группировках. В популяции *D. bugensis* в перифитоне отмечено 7 размерных групп от 1 до 35 мм, а в популяции *D. polymorpha* – только 5: от 1 до 25 мм, причем самые крупные особи отмечены только в районе г. Житомира, то есть очень локально, и их доля составляла 0.3% общей численности. Размерная структура *D. bugensis* в бентосе была представлена 6 группами: от 1–5 до 25–30 мм, на верхних участках (в районе Киева) к к наименьшая, так и наибольшая размерные группы не зарегистрированы. По численности доминируют размерные группы 6–10 и 11–15 мм. Размерная структура *D. polymorpha* была представлена лишь 4 группами: от 1 до 20 мм, при доминировании тех же размерных групп.

На участках выше сброса подогретых вод Трипольской ГРЭС в перифитоне по численности в популяции *D. bugensis* преобладала размерная группа 6–10 мм, а в бентосе – 11–15 мм, ниже сброса наблюдалась обратная картина. В районе г. Житомира отмечено некоторое смещение доминирования в более крупноразмерную часть спектра: в перифитоне преобладали моллюски размерной группы 11–15 и 16–20, а в бентосе – 11–15 мм.

Для интегральной оценки размерной структуры сообществ популяции дрейссены был использован индекс Шеннона, по которому рассчитывали размерно-частотное разнообразие. Практически на всех станциях для обоих видов отмечена следующая закономерность: в перифитоне разнообразие размерной структуры было выше, чем в бентосе. Так, для *D. bugensis* на участке выше сброса ГРЭС в перифитоне индекс Шеннона составлял 2.37, а в бентосе – 1.79 бит/разм. группа, а для *D. polymorpha* соответственно – 1.50 и 0.50, ниже сброса – 2.44, 2.31 и 0.96, 0.92 бит, соответственно.

Выводы. Дрейссена, которая в континентальных водоемах сейчас представлена в основном двумя видами формирует разнообразные по структуре сообщества в бентосе и перифитоне. При совместном обитании двух видов (*D. polymorpha*, *D. bugensis*) не происходит полного вытеснения первого, однако механизмы как конкурентных, так и симбиотических отношений между этими видами практически не исследованы. Изучение фенотипического разнообразия показало определенные закономерности изменчивости, как в отдельных водных объектах, так и в пределах больших участков ареала. Целесообразно проведение сравнительных исследований изменчивости на уровне морфологических, биохимических и генетических показателей. Фенотипические признаки (рисунка, формы) являются более доступными и достаточно информативными. Роль дрейссены в формировании и функционировании сообществ исследована еще недостаточно. Сообщества дрейссены представляют собой весьма показательный объект для исследований общих экологических закономерностей функционирования сложных сообществ, построенных по консорциальному типу. Наконец, остаются мало разработанными экологические основы, практические методы регулирования численности популяций дрейссены. Дрейссена может использоваться как биологический ресурс. Возможно, некоторые результаты наших работ будут способствовать углублению дальнейших исследований.

Список литературы

- Ализов А. Ф. Функциональная экология пресноводных двусторчатых моллюсков. Л.: Наука. 1981. 248 с.
Беклемишев В. Н. О классификации биоценологических (симфизиологических) связей // Бюлл. МОИП. Отд. Биол. 1951. Т. 56. вып. 5. С. 3–30.
Бюченко Г. И. Полиморфизм и географическая изменчивость // Дрейссена полиморфа: систематика, экология и практическое значение. М.: Наука. 1994. С. 56–66.
Мантейфель Б. П. Экология поведения животных. М.: Наука. 1980. 220 с.
Протасов А. А. Классификация сообществ пресноводного перифитона // Гидробиол. журн. 1989. Т. 25. №6. С. 3–9.
Протасов А. А. Пресноводный перифитон. Киев: Наукова думка. 1994. 307 с.

- Протасов А.А. Изменчивость признаков рисунка, скульптуры и формы раковин *Dreissena polymorpha* Pallas в Европейской и Североамериканской частях современного ареала // Вестник зоологии. 2000. Т. 34. №6. С. 57–64.
- Протасов А.А. Фенотипическое разнообразие популяции *Dreissena polymorpha* в озерной системе, используемой в качестве охладителя // Вестник зоол. 2002. Т. 36. №4. С. 23–33.
- Протасов А.А. Некоторые особенности фенотипической структуры популяции *Dreissena bugensis* Andr. в водоеме-охладителе Чернобыльской АЭС // Эколого-функциональные та фауністичні аспекти дослідження моллюсків, їх роль у біоіндикації стану навколишнього середовища. Житомир: Волинь. 2004. С. 158–160.
- Протасов А.А. О топических отношениях и консортивных связях в сообществах // Сибирский экол. журн. 2006. № 1. С. 97–103.
- Протасов А.А., Стародуб К.Д., Афанасьев С.А. Водолазный метод исследования пресноводного перифитона // Гидробиол. журн. 1982. Т. 18. №4. С. 91–93.
- Протасов А.А., Афанасьев С.А. О пространственных типах поселений дрейссены в водоеме-охладителе Чернобыльской АЭС // Журн. общей биологии. 1984. №2. С. 282–287.
- Протасов А.А., Горпинчук Е.В. О фенотипической структуре популяций *Dreissena polymorpha* (Pallas) // Гидробиол. журн. 1997. Т. 33, №2. С. 21–32.
- Синицына О.О., Протасов А.А., Здановский Б. Типизация сообществ дрейссены на примере Конинских озер // Международная научная конференция "Озерные экосистемы: биологические процессы, антропогенная трансформация, качество воды". Минск – Нарочь, 20–25 сентября 1999 г. БГУ. Минск, 1999. С. 77–78.
- Protasov A.A. Shell colour intensity as a phenotypic characteristics of populations of *Dreissena polymorpha* // Russian J. Ecology. 1998. V.29 (6). P. 431–434.
- Protasov A.A., Afanasjev S.A. Structure of periphytic communities in cooling pond of nuclear power plant // Int.Revue ges. Hydrobiol. 1986. N 3. P. 335–346.
- Protasov A., Afanasjev S., Sinitcyna O., Zdanowski B. Composition and functioning of benthic communities // Archives of Polish Fisheries. 1994. V.2 (2). P. 257–284.

FROM EXPERIENCE OF RESEARCHES OF POPULATIONS AND COMMUNITIES OF DREISSENA

Protasov A.A.

Institute of Hydrobiology of NAS of Ukraine, Kiev-210, Geroyev Stalingrada avenue. 12, 04210, Ukraine.
protasov-a@bismir.net

The review of researches of two species of Dreissenidae (*Dreissena polymorpha*, *Dreissena bugensis*) in long-term hydrobiological researches in various types of reservoirs is presented. Methodical aspects of sampling, supervision, including underwater are considered. The features of spatial distributions of *Dreissena* in the conditions of technogenic reservoirs, and also typization of horological structures of its settlements are considered. Typization of *Dreissena* communities and the characteristic of types is considered. Approaches and techniques of researches of phenotypic structures of populations are considered. Questions of phenogeography and local *Dreissena* subpopulation groups formations are discussed.

СОВРЕМЕННОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ, СТРУКТУРА И СРЕДООБРАЗУЮЩАЯ РОЛЬ ДРЕЙССЕНИД В ВОДОЕМАХ СЕВЕРО-ЗАПАДА РОССИИ И ЗНАЧЕНИЕ МОЛЛЮСКОВ В ПИТАНИИ РЫБ-БЕНТОФАГОВ

Щербина Г.Х.

Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанова РАН, Борск, Россия
ggorya@ibw.voroslavl.ru

Изучено современное распространение дрейссенид и их роль в экосистеме некоторых водоемов Северо-запада России. Исследована средообразующая роль *D. polymorpha* в речном участке Горьковского водохранилища и в экспериментальных мезокосмах объемом 1,5 м³ и 15 м³. В биоценозе дрейссены водохранилища и в экспериментальных мезокосмах, где биомасса дрейссены была наибольшей, наблюдалось максимальное обилие и видовое разнообразие макробеспозвоночных, особенно пиявок, полихет, ракообразных и гетеротопных насекомых. Показано, что помимо средообразующей роли и очистке вод, велика роль дрейссенид в питании многих рыб-бентофагов, особенно плотвы. Изучена сезонная динамика питания плотвы в Волжском плесе Рыбинского водохранилища и роль полиморфной дрейссены в питании различных размерных групп плотвы оз. Плещеево. Установлено, что в водоемах бассейна Верхней Волги плотва переходит на потребление дрейссены при достижении размера более 15 см.

Dreissena polymorpha (Pallas, 1771), до последних веков державшаяся в средних и нижних частях рек Причерноморья, Прикаспия и Приаралья, в XIX веке "двинулась победным шествием по Европе" и заселяет сейчас практически всю Европу, кроме северных районов, где температуры для нее слишком низки (Дрейссена..., 1994, с. 5).

Ф.Д. Морлухай-Болтовской (1965, стр. 3) отмечал, что в "новообразующихся водохранилищах дрейссена появляется быстро, расселяясь, главным образом, личинками, и часто развивается в массах, благодаря обилию удобных субстратов и замедлению, по сравнению с рекой, течения". Кроме того, он высказал предположение, что в будущем возможно появление дрейссены, путем случайного заноса, в бассейн Тихого океана и в западном полушарии. Это предположение сбылось через двадцать лет. Во второй половине 80-х годов нынешнего столетия американские исследователи наблюдали массовое развитие *D. polymorpha* в Великих озерах, реках и водоемах их бассейнов (Griffiths et al., 1991; Hebert et al., 1991; Stayer, 1991). Более того, после интродукции дрейссены в Великие озера она стала быстро заселять все водоемы Северной Америки (Johnson, Carlton, 1994).

В настоящее время *D. polymorpha* наиболее изученный вид из пресноводных беспозвоночных. Только в период с ее первого описания как зоологический вид до 1973 г. различным вопросам биологии, распространению, обрантанию гидротехнических сооружений и мер борьбы с ним, паразитофауне и другим вопросам было посвящено 1972 публикации на 19 языках (Лиманова, 1964; 1978). Основные результаты по биологии, систематике, морфологии и экологии полиморфной дрейссены представлены в монографии (Дрейссена..., 1994). Такое пристальное внимание к дрейссене вызвано большой ролью, которую этот моллюск играет в экосистемах пресных вод. Вселяясь в водоем, дрейссена, как правило, быстро увеличивает свою численность, изменяет и впоследствии определяет структуру гидробиоценоза. Двойная роль дрейссены в водоемах общеизвестна. С одной стороны, обрастание моллюсками гидротехнических сооружений, рыбозащитных решеток и водоводов является источником разного рода биопомеи, с другой – являясь по способу питания фильтратором-седиментатором, дрейссена осветляет воду, изымая из нее огромное количество минеральных и органических взвесей, и служит пищевым объектом для многих птиц и моллюскоядных рыб. Кроме того, будучи чувствительной к недостатку кислорода и загрязнению, дрейссена может служить удобным объектом мониторинга, особенно при изучении накопления тяжелых металлов и органических загрязнителей.

В процессе своей жизнедеятельности дрейссена пропускает через фильтрационный аппарат огромное количество воды, которая в значительной степени освобождается от органической и минеральной взвесей. Часть отфильтрованной взвеси утилизируется моллюсками, неусвоенные остатки склеиваются слизью в комки и хлопья и выбрасываются из мантийной полости в виде агглютинатов. Продукты жизнедеятельности дрейссены (агглютинаты и фекалии) представляют собой легко усвояемую пищу для многих макробеспозвоночных – детритофагов собирателей и детритофагов глотателей (Львова и др., 1980; Монаков, 1998). Следует так же отметить, что многие беспозвоночные используют друз дрейссены в качестве убежищ, тем самым становятся менее доступными для бентосоядных рыб. Соответственно, в местах скопления дрейссены формируется специфическое сообщество гидробионтов, что и послужило поводом для выделения в водоемах одного из наиболее продуктивных биоценозов – биоценоза *D. polymorpha*. Вселяясь в водоем, дрейссена существенно влияет не только на структуру донных сообществ, но и на экосистему водоема в целом. Наиболее яркий пример – вселение дрейссены в затрофное оз. Лукомльское, в результате которого существенно снизилась биомасса зоопланктона, на порядок повысилась продуктивность донных сообществ и начался процесс деэтрофирования (Ляхнович и др., 1983). Сходная картина наблюдалась при вселении дрейссены в оз. Нарочь (Остапеня, 2007). В связи с этим, во многих странах дрейссене изучают с целью более полного и рационального использования ее положительных особенностей, сведя к минимуму отрицательные.

Не смотря на огромное влияние, которое дрейссениды оказывает на экосистему различных водоемов бассейна Верхней Волги, основное внимание при изучении было уделено ее питанию (Михеев, 1966; Михеев, Сорокин, 1966), паразитофауне дрейссены (Куперман и др., 1994; Попова, 1999; Тютин и др., 2004) и ее размерно-возрастной и количественной структуре в составе перифитонных (Скальская, 1984, 2000) и донных (Орлова, Щербина, 2002) сообществ. Имеются сведения об увеличении темпа роста и упитанности плотвы в Рыбинском водохранилище и оз. Плещеево после вселения в них *D. polymorpha* (Поддубный, 1966; Касьянов, Изюмов, 1995), но отсутствовали количественные данные по роли дрейссены в питании плотвы и других моллюскоядных рыб. Так же отсутствовали какие-либо экспериментальные исследования о средообразующей роли дрейссенид и использующих беспозвоночными ее друз в качестве убежищ от рыб-бентофагов.

Все вышезложенное указывает на то, что наименее изученными сторонами биологии и экологии дрейссены являются экспериментальные исследования по их средообразующей роли и количественной оценке значения моллюсков в питании рыб-бентофагов, и, прежде всего основного потребителя дрейссены – плотвы.

Настоящая работа представляет собой многолетние исследования, проведенные автором в период с 1981 г. по 2005 г. в различных водоемах Северо-Запада России. Некоторые вопросы по средообразующей роли дрейссены в Горьковском водохранилище (Щербина, 2003; Перова, Щербина, 2003) и в экспериментальных мезокосмах объемом 1.5 м³ (Щербина, 2001) подробно изложены ранее. Частично опубликованы данные о роли дрейссены в питании плотвы оз. Плещеево и Рыбинского водохранилища (Shcherbina, Buckler, 2006). В данной статье основное внимание будет уделено не опубликованным данным или тем сведениям, которые были получены автором в последующий период.

Материал и методика

Сбор материала по современному распределению дрейссены проводили на экспедиционных судах ИБВВ им. И.Д. Паланина РАН в период с 1986 по 2005 гг., в Ивановском, Угличском, Рыбинском и Горьковском водохранилищах (рис. 1). Донные пробы (по 3 на каждой станции) отбирали с помощью модифицированных дночерпателей ДАК-100 (1/100 м²) и ДАК-250 (1/40 м²). Отобранный грунт с друзами дрейссены промывали через сито с размером ячеек 220–240 мкм. Для оценки размерной структуры донных поселений дрейссены всех особей из проб, собранных на каждой станции, измеряли штангенциркулем с точностью до 0.1 мм. Из друз дрейссены и остатков ила выбирали всех макробеспозвоночных и фиксировали в 8% формалине. Всего за период исследований собрано и обработано около 1000 проб макробиоценоза.

В оз. Вишневецком пробы собирали в 1981–1982 гг. дночерпателем ДАК-250 на заиленном ракушечнике, где расположен биоценоз *Dreissena polymorpha*. На стандартных станциях пробы отбирали в период с мая по сентябрь через 7–10 сут., а на общих станциях три раза в год – весной, летом и осенью. Всего собрано и обработано 96 проб макробиоценоза.

Структуру макробиоценоза биоценоза *D. polymorpha* в оз. Плещеево изучали летом и осенью 1996 г. Отбор проб осуществляли дночерпателем ДАК-100, на глубинах 4.5, 5.5, 7 и 9 м по три пробы на каждой глубине. Всего собрано и обработано 24 пробы макробиоценоза.

Для установления средообразующей роли дрейссены в естественных условиях, на русле речного участка Горьковского водохранилища было установлено 11 станций. Пробы отбирали весной и летом 1992 г. На каждой станции было отобрано дночерпателем ДАК-100 по 3 пробы, состоящие из двух подъемов дночерпателя каждая. На всех станциях грунты были представлены слабо заиленными песками, что позволяло сравнительно точно оценить влияние продуктов жизнедеятельности дрейссены на структуру макробиоценоза. Число видов, среднюю численность и биомассу основных групп макробеспозвоночных рассчитывали отдельно для проб, где друзы дрейссены присутствовали и без них. Всего собрано и обработано 66 проб макробиоценоза.

С целью установить характер воздействия различных плотностей поселений дрейссены на приоритетные структурные характеристики макробиоценоза в экспериментальных условиях и сравнить полученные результаты с состоянием биоценоза дрейссены в водоеме, в 1991 г. были проведены экспериментальные исследования в лотках объемом 1.5 м³. Для приближения условий обитания дрейссены в эксперименте к таковым в природе на дно каждого лотка (площадь 2.5 м²) укладывали сначала суглинок толщиной около 3 см и заливали небольшим слоем воды (20 см). Затем из биоценоза дрейссены (расположенного на глубине 4.5–5 м) Волжского плеса Рыбинского водохранилища, дночерпателем (площадь сечения 1/40 м²) отбирали ил и закладывали в лотки. В каждый лоток помещали одинаковое количество грунта – по 20 дночерпателей. Таким образом, в экспериментальные лотки вместе с илом, попадали характерные для биоценоза дрейссены макробеспозвоночные (хинономиды, олигохеты, моллюски, пиявки и др.), которые ниже будут называться аборигенами. Отобранный в водохранилище грунт размещали равномерно на площади 2.5 м², в связи с чем концентрация макробеспозвоночных в экспериментальных лотках была в 5 раз меньше, чем в биоценозе дрейссены Волжского плеса Рыбинского водохранилища. Одновременно со сбором грунта, здесь же, из дночерпателей и драг выбирали разновозрастные друзы дрейссены, которые равномерно размещали в лотках из расчета 0.5 и 1.5 кг/м², уровень воды доводили до нормы (около 60 см). Всего было установлено три варианта в шести повторностях каждый:

Вариант К – контроль, помещали только ил из биоценоза дрейссены

Вариант Д+0.5 – помещали ил и друзы дрейссены из расчета 0.5 кг/м²

Вариант Д+1.5 – помещали ил и друзы дрейссены из расчета 1.5 кг/м²

Следует отметить, что лотки были размещены вблизи прудов и малых рек Шумовка и Суножка. За время проведения исследований в них отложили кладки имаго некоторых гетеротопных беспозвоночных (хируномид, хаборид, поленок и др.). Потомство этих животных в дальнейшем будут называться вселенцами. Для равномерного распределения привезенных с илом беспозвоночных и вселения в мезокосмы гетеротопов было отведено 2 нед, после чего приступили к отбору проб во всех 18 лотках. Макрозообентос в мезокосмах отбирали еженедельно в период с 16 июня по 7 августа 1991 г. специально созданным для этих целей штанговым дночерпателем с площадью захвата грунта 25 см², по 4 выемки в каждом лотке. Для сравнения структуры макрозообентоса в лотках с максимальной плотностью поселений дрейссены (1.5 кг/м²) с таковой в природе проводили сбор проб макрозообентоса в Волжском плесе, откуда завозили ил в мезокосмы. Пробы отбирали дночерпателем ЛАК-100 (площадь сечения 1/100 м²) на трех станциях в начале (17 июня), середине (15 июля) и конце (7 августа) эксперимента, по 2 подъема на каждой станции. Таким образом, в экспериментальных лотках каждого варианта и в биоценозе дрейссены Волжского плеса водохранилища за одну съемку изымали одинаковую площадь грунта – 600 см². Всего за период исследований в экспериментальных лотках проведено восемь сборов (включивших в себя 144 пробы макрозообентоса), в биоценозе дрейссены Волжского плеса водохранилища – три сбора (9 проб).

С целью установления влияния дрейссены и различных возрастных групп окуня на структуру доинных макробеспозвоночных в 1993 г. были проведены экспериментальные исследования в мезокосмах объемом 15 м³. Подготовка мезокосм к эксперименту была сходная с таковой в 1991 г. Учитывая что площадь бетонных бассейнов составляла 16 м², т.е. была почти в 6 раз больше чем площадь лотков в 1991 г., в каждый бассейн укладывали одинаковое количество грунта – по 120 дночерпателей.

Всего было установлено 5 вариантов (по три повторности каждый):

Вариант К – в бассейны помещали только ил

Вариант ГО – помещали ил и 12 экз. годовиков окуня

Вариант ЛО – помещали ил и 1100 экз. личинок окуня

Вариант ГО+Д – помещали ил, 12 экз. годовиков окуня и дрейсену из расчета 0.75 кг/м²

Вариант ЛО+Д – помещали ил, 1100 экз. личинок окуня и дрейсену из расчета 0.75 кг/м².

В вариантах с дрейссеной (IV и V) по всей площади дна бассейна равномерно укладывали 12 кг разновозрастных личинок дрейссены. Ранее нами было установлено (Шербина, 2001), что основу численности и биомассы макрозообентоса в экспериментальных мезокосмах на протяжении значительного периода составляли хируномиды и особенно их полициклические представители. Число вылетевших видов хируномид определяли путем сбора с поверхности воды экзвивев куколок, с последующей их идентификацией до вида. Кроме количества вылетевших в каждом варианте видов хируномид и динамики их вылета, рассчитывали введенный нами впервые индекс вылета хируномид (d), который представлял собой отношение суммы всех вылетевших в каждой повторности видов хируномид, собранных в данном варианте в течение всего периода эксперимента (W) к общему числу вылетевших в данном варианте видов (S): $d = W/S$. Частоту встречаемости (P, %) каждого вида определяли отношением числа проб, где вид обнаружен к общему числу отобранных проб. К постоянным видам относили виды, частота встречаемости которых составляла более 50%. Как и в эксперименте 1991 г. всех макробеспозвоночных разделяли на аборигенов и вселенцев.

Макрозообентос в бассейнах отбирали еженедельно в период с 21 мая по 11 августа 1993 г. штанговым дночерпателем с площадью захвата грунта 25 см², по 8 выемок в каждом бассейне. Отобранный грунт промывали через сито с размером ячеи 220-240 мкм. Макробеспозвоночных из проб выбирали живыми и фиксировали в 8% формалине. Всего за период исследований в экспериментальных бассейнах собрано и обработано 192 пробы макрозообентоса. Экзвивев куколок хируномид собирали сачком со всей поверхности воды каждого бассейна один раз в неделю и фиксировали в жидкости Удманса. Всего собрано и обработано 132 пробы, содержащие более 3500 экз. экзвивев куколок. Камеральную и статистическую обработку собранного материала по макрозообентосу проводили по общепринятой гидробиологической методике (Методика..., 1975).

Роль дрейссены в питании различных размерных групп плотвы *Rutilus rutilus* изучали в начале июня 1996 г. в оз. Плещеево, через десять лет после вселения в озеро *D. polymorpha*. Материал собирали в составе комплексной экспедиции сотрудников Института биологии внутренних вод РАН. Сбор и первичная обработка материала проведены стандартными методами (Методическое пособие..., 1974). При камеральной обработке содержимое кишечников просматривали полностью и выбирали из них все пищевые компоненты. Всего проанализировано содержимое 85 кишечников плотвы, 21 из которых оказались пустыми. Массу потребленных беспозвоночных восстанавливали по бентосным пробам, собранным в биоценозе дрейссены оз. Плещеево одновременно с материалом по

питанию рыб. Пробы отбирали дночерпателем ДАК-100 (площадь захвата грунта $1/100 \text{ м}^2$), по два подъема на каждой станции. Всего собрано и обработано пять проб макрозообентоса. Всех проанализированных рыб разделили на 7 размерных групп с интервалом в 3 см: I – 12–15 см; II – 15.1–18 см; III – 18.1–21 см; IV – 21.1–24 см; V – 24.1–27 см; VI – 27.1–30 см; VII – 30.1–33 см.

Сезонную динамику интенсивности питания плотвы изучали в период с 1997 по 2003 гг. в Волжском плесе Рыбинского водохранилища. Лов рыбы осуществляли активными орудиями лова – неводом и удочкой. Всего проанализировано содержимое 582 кишечника плотвы, 198 из которых оказались пустыми.

Результаты и их обсуждение

Современное распределение и роль дрейссены в исследованных водоемах

В район Верхней Волги дрейссена попадала неоднократно в течение 20 века, но массового размножения достигла здесь лишь после сооружения Рыбинского водохранилища (Овчинников, 1954). В Ивановском водохранилище *Dreissena polymorpha* впервые отмечена в 1953 г. (Фенюк, 1959). В Рыбинском водохранилище она обнаружена впервые в 1954 г. и уже в 1968 г. дрейссена расселилась по всем плесам водохранилища (Рыбинское водохранилище..., 1972). Значительно быстрее проходил процесс расселения *D. polymorpha* в Горьковском водохранилище, где она уже на второй год существования водоема (1956 г.) стала массовым видом (Мордухай-Болтовской, 1961). К началу 90-х годов *D. polymorpha* доминировала в донных сообществах русловых участков речных плесов и на плотных грунтах глубоководной зоны озерной части водохранилищ на глубине от 4 до 9 м, а на отдельных станциях Рыбинского и Горьковского водохранилищ биоценоз дрейссены обнаружен на глубине 18–22 м. (Волга и ее жизнь, 1978; Щербина и др., 1997; Перова, Щербина, 1998, 2003; Щербина, 2002, 2003).

D. bugensis (Andrusov) впервые отмечена в Рыбинском водохранилище в 1997 г. (Orlova et al., 2000). Осенью 2000 г. бугская дрейссена впервые обнаружена в Угличском и Горьковском водохранилищах. Как было установлено в 2000 г. (Орлова, Щербина, 2002) *D. bugensis* доминировала в центральной части Угличского и в Волжском плесе Рыбинского водохранилища, где ее численность и биомасса значительно превосходили аналогичные показатели у *D. polymorpha*. Небольшая численность и биомасса бугской дрейссены зарегистрирована на некоторых станциях Центрального плеса Рыбинского и в речной части Горьковского водохранилища. На остальных станциях существенно преобладала *D. polymorpha* (рис. 1).

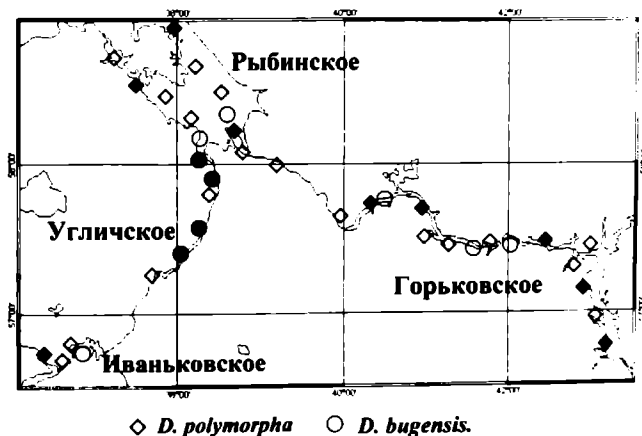


Рис. 1. Распределение двух видов дрейссен в верхневолжских водохранилищах в 2003–2005 гг. Закрашенные символы – район максимальной численности и биомассы дрейссены.

При обследовании тех же станций в 2003 г. было установлено, что *D. bugensis*, по-прежнему, доминирует в Волжском плесе Рыбинского водохранилища, где на ее долю приходится более 95% от общей численности и биомассы дрейссенид. В Угличском водохранилище ее доля, по сравнению с 2000 г., значительно снизилась и возросла доля *D. polymorpha* (табл. 1).

Таблица 1. Средняя численность, биомасса и индивидуальная масса дрейссенид на двух станциях Угличского водохранилища в различные годы

Характеристика	<i>D. polymorpha</i>		<i>D. bugensis</i>		Гибриды*	
	2000 г.	2003 г.	2000 г.	2003 г.	2000 г.	2003 г.
Устье р. Мелведица						
Численность, экз./м ²	500	4800	4100	4033	–	183
	10.9	52.3	89.1	45.7	–	2.0
Биомасса, г/м ²	165	2855	9465	4890	–	158
	1.7	36.1	98.3	61.9	–	2.0
Средняя индивидуальная масса, мг	330	595	2309	1212	–	863
Устье р. Нерль						
Численность, экз./м ²	750	1950	4900	4600	–	250
	13.3	28.7	86.7	67.6	–	3.7
Биомасса, г/м ²	508	1320	10253	4553	–	240
	4.7	21.6	95.3	74.5	–	3.9
Средняя индивидуальная масса, мг	677	677	2092	990	–	960

Примечание. Над чертой – абсолютное значение численности и биомассы, под чертой – процент от общей численности и биомассы. ** – впервые гибридные особи были обнаружены при проведении биохимического анализа двух видов дрейссенид, отобранных в Волжском плесе Рыбинского водохранилища в 2000 г. (Андреева и др., 2001).

Если в 2000 г. популяция бугской дрейссены состояла в основном из особей в возрасте 2-х и более лет и сеголетки встречались единично (Орлова, Щербина, 2002), то в 2003 г. 63–66% от общей численности приходилось на молодь размером 2–10 мм, вследствие чего средняя индивидуальная масса *D. bugensis* уменьшилась в два раза (табл. 1).

Таким образом, за три прошедших года ареал распространения *D. bugensis* не расширился, а ее доля на некоторых станциях существенно снизилась. Следует отметить, что в 2000 г. основу Угличской популяции бугской дрейссены составляли особи в возрасте 4–5+ (Орлова, Щербина, 2002), в 2003 г. около 50% от общей численности *D. bugensis* приходилось на сеголеток. Популяция *D. polymorpha* в оба периода наблюдений состояла из особей в возрасте от 0+ до 4+.

В 2003 г. в Ивановском водохранилище в районе д. Свердлово на глубине 4.1 м впервые обнаружена одна особь *D. bugensis* размером 18 мм. Таким образом, в настоящее время бугская дрейссена зарегистрирована во всех верхневолжских водохранилищах. Максимальная ее численность (11550 экз./м²) и биомасса (9405 г/м²) отмечены в 2004 г. в районе станции Глебово Волжского плеса Рыбинского водохранилища, где ее доля на большинстве станциях плеса, по-прежнему, составляет 95–99% от общей численности дрейссенид. При изучении размерно-возрастной структуры дрейссенид в верхневолжских водохранилищах в 2000 г. было сделано предположение что бугская дрейссена размножается один раз в 2–3 года (Орлова, Щербина, 2002). Как показали четырехлетние исследования двух видов дрейссенид на трех станциях Волжского плеса в 2005–2008 гг. бугская дрейссена размножается один раз в два года, в то время как размножение полиморфной происходит ежегодно (устное сообщение Приличниковой Е.Г.).

Только в Ивановском водохранилище средняя численность и биомасса *D. polymorpha* за период с 1992 по 20003 гг. снизилась соответственно с 3800 экз./м² до 1873 экз./м² и с 4660 г/м² до 3640 г/м². В остальных водоемах средняя биомасса и численность дрейссенид продолжает увеличиваться, хотя частота ее встречаемости остается на прежнем уровне (табл. 2). В настоящее время наибольшая средняя численность (4704 экз./м²) и биомасса (7250 г/м²) полиморфной дрейссены отмечена в оз. Плещеево, где она образует биоценоз *D. polymorpha* на глубинах от 1.2 до 9 м. В верхневолжских водохранилищах *D. polymorpha* сначала поселялась на затопленной древесине, камнях и прочих субстратах, в последующий период успешно освоила слабо заиленные пески и другие плотные грунты, образовала на них дружки, состоящие из разновозрастных особей. Как правило, дружки занимают довольно значительную площадь, формируя своеобразный и наиболее продуктивный в водоемах биоценоз *Dreissena polymorpha* (Волков, 1978; Бентос Учинского в-ща, 1980; Щербина, 1993; Дрейссена..., 1994 и др.). Верхняя граница биоценоза дрейссены во многом зависит от сработки уровня воды

в водоеме, т.к. моллюск совершенно не выносит высыхания. В Рыбинском и Ивановском водохранилищах устойчивая верхняя граница биоценоза *D. polymorpha* ограничена глубиной 4–4.5 м, в то время в Горьковском водохранилище устойчивые биоценозы дрейссены существуют на глубине от 2 м и более.

Таблица 2. Средняя численность (N) и биомасса (B) дрейссены в различных водоемах бассейна Центрально-запада России в разные годы.

Год	B, г/м ²	N, экз./м ²
Рыбинское водохранилище		
1980	594±182.3	795±396
1990	1341.8±284.5	1645±560
2000	1142.8±327.3	1386±448
2004	2307.4±692.3	2435±714
2005	2125.8±631.2	3060±964
Горьковское водохранилище: Озерная часть		
1981	332.2±111.5	209±70
1995	687.7±320.9	923±324
2000	617.1±321.2	1092±383
Речная часть		
1992	3105.6±1369.2	2256±672
2000	3820.5±1201.3	5833±1575
2005	3947.5±1062.7	4540±1403
Ивановское водохранилище		
1992	4660.1±1714.9	3800±1193
2000	3370.3±1030.5	1904±601
2003	3640.3±1219.4	1873±558
Угличское водохранилище		
2000	10195.5±768.4	5125±568
2003	7008±803	7908±998
Озеро Виштынецкое		
1966	41±17	19±7
1981	1268.4±387.8	4920±1317
Озеро Плещеево		
1989	877.1±265.4	2317±683
1996	4705.3±1411.6	7250±2176

Следует так же отметить, что при тралении донным тралом в 2000–2003 гг. бугская дрейссена попадала при забросе трала на некоторые станции Моложского и Шекснинского плесов, но при изучении распределения дрейссены в 2005–2007 гг. молодь бугской дрейссены в указанных плесах не была обнаружена. По-видимому, самой северной границей ее распространения является Центральный плес Рыбинского водохранилища, где найдены немногочисленные особи бугской дрейссены в районе устья р. Ухры и станции Наволок (рис. 1).

В Горьковском водохранилище в 2000 г. были обнаружены единичные особи бугской дрейссены в районе г. Плес, а через 5 лет бугская дрейссена была отмечена на двух станциях ниже г. Костромы в районе впадения теплых вод из Шачинского залива и в районе г. Плес, где ее доля по сравнению с 2000 г. возросла почти в три раза (рис. 2). Таким образом, хотя доля бугской дрейссены постепенно возрастает на некоторых станциях Горьковского водохранилища, ее роль здесь значительно меньше, чем в проточных участках Угличского и Волжском плесе Рыбинского водохранилища.

До вселения дрейссены в оз. Плещеево биомасса макрозообентоса в профундали озера была ничтожна (0.8–1.7 г/м²) и состояла из биомассы хирономид (54%) и олигохет (46%) (Баканов, 1983). На многих глубоководных станциях донные организмы макробеспозвоночных не были обнаружены. Моллюски пизидины, характерные для серых илов многих водоемов, в профундали отсутствовали. Это связано с тем, что в марте – апреле в глубоководной зоне оз. Плещеево наблюдался дефицит кислорода и периодически появлялся сероводород (Федорова, 1967), который весьма губителен для большинства донных животных. Основная причина дефицита кислорода в конце подледного периода и появления сероводорода – по-видимому, поступление в профундаль озера в осенний период отмерших растительных остатков, на разложение которых расходуется кислород.

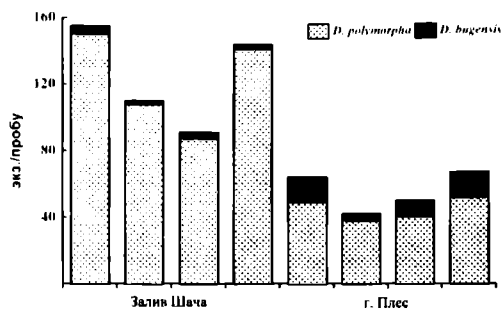


Рис. 2. Структура численности дрейсенид на двух русловых станциях речного участка Горьковского водохранилища в 2005 г.

В оз. Плещеево *D. polymorpha* впервые обнаружена в 1984 г. и через год расселилась в больших количествах по всему водоему (Жгарева, 1992). В последующий период в озере шло формирование биоценоза дрейсены – увеличивалась плотность моллюска на единицу площади дна и возрастала его средняя индивидуальная масса. С июля 1989 г. по июль 1996 г. средняя биомасса дрейсены увеличилась в 6 раз, а средняя индивидуальная масса – в >2 раза (табл. 3).

Таблица 3. Многолетние изменения некоторых характеристик дрейсены в оз. Плещеево.

Характеристика	июль 1989 г.*	май 1990 г.*	май 1991 г.*	октябрь 1991 г.*	июль 1996 г.	октябрь 1996 г.
Численность, экз./м ²	2317	4033	3429	4233	5270	7250
Биомасса, г/м ²	877.1	1522.3	1381.7	2315.2	4523	4705.3
Длина особи, мм **	3-25 12.3	3-27 13.4	3-30 15.2	3-28 12.5	3-35 19.3	3-30 16.4
Масса особи, мг**	4-1990 378.5	4-2270 377.5	5-3390 402.9	4-2670 546.9	5-5820 858.4	4-3385 649.0
Частота встречаемости в зообентосе, %	15	30	35	30		

Примечание: "*" – по данным А. И. Баканова, "**" – над чертой минимальная и максимальная величины, под чертой – средняя.

Всего в составе макрозообентоса биоценоза дрейсены оз. Плещеево в 1996 г. обнаружено 44 вида, из которых наиболее широко представлены хирономиды (17 видов), олигохеты (13), моллюски и пиявки (по 5 видов). Летом зарегистрировано 24 вида, осенью видовое разнообразие выше – 39 видов. С частотой встречаемости ≥50% летом отмечено 10 видов, осенью – 19. Летом 100%-ная встречаемость отмечена у одного вида – *Psammoryctides barbatus* (Grube), осенью у пяти – *Limnodrilus hoffmeisteri* Claparede, *Potamothenrix hammoniensis* (Michaelsen), *Helobdella stagnalis* (L.), *Dicrorhynchus lobiger* Kieffer и *Polypedium tuberculatum* (Meigen). На всех станциях на дрейсену приходилось >95% общей биомассы макрозообентоса. Летом число видов на станциях колебалось от 8 до 14, осенью – от 17 до 21 (рис. 3).

Индекс видового разнообразия Шеннона изменялся летом от 1.15 до 1.54 бит/экз., в среднем 1.41 бит/экз. Осенью аналогичные показатели значительно выше – от 1.61 до 3.45 и 2.36 бит/экз. соответственно. В среднем численность донных макробеспозвоночных осенью в 2 раза выше, чем летом, причем большие величины численности в осенний период характерны для всех основных групп макрозообентоса.

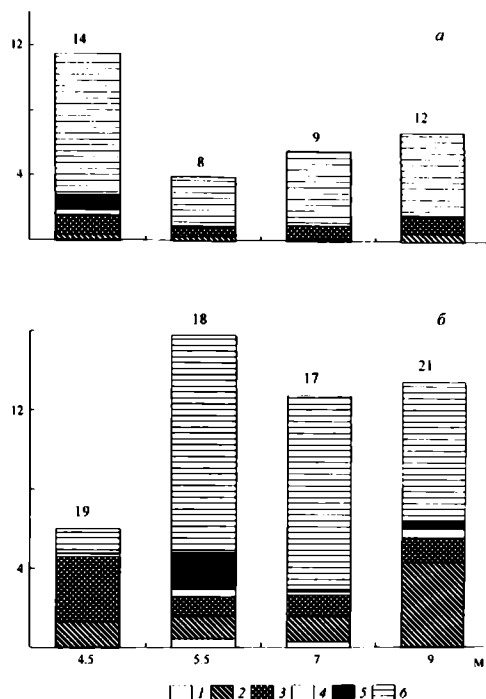


Рис. 3. Численность основных групп макрозообентоса в биоценозе дрейссены оз. Плесеево летом (а) и осенью (б) 1996 г. Цифры над столбиками – общее число обнаруженных на данной глубине видов. 1 – моллюски (без дрейссены), 2 – хирономиды, 3 – олигохеты, 4 – пиявки, 5 – ракообразные, 6 – дрейссена.

Исследование глубоководной зоны озера осенью 1996 г. показали, что, по сравнению с серединой 80-х годов XX столетия, биомасса макрозообентоса возросла более чем на порядок (до 9–20 г/м²) и появились моллюски из сем. *Pisidiidae* (устное сообщение А. И. Баканова). Все это свидетельствовало об улучшении кислородного режима в профундали озера, особенно в зимний период. Основная причина происшедших изменений – фильтрационная деятельность дрейссены. Перехватывая значительную часть органического вещества, она препятствует его поступлению в профундаль озера, тем самым, снижая процесс эвтрофирования данной зоны. Следует отметить, что площадь зарастания макрофитами в 1996 г., по сравнению с 1982–1985 гг., понизилась с 3.1 до 2.2 км² (устное сообщение В.Г. Папченкова). Это связано, по-видимому, с массовым развитием в озере *Dreissena polymorpha*, которая составляет значительную конкуренцию фильтраторам. Потребляя бактериодетрит и фитопланктон, дрейссена способствует понижению содержания в воде биогенных элементов, необходимых для развития погруженных гидрофитов, на долю которых в оз. Плесеево приходится 90% абсолютно сухой массы макрофитов озера (устное сообщение В.Г. Папченкова).

Пониженные видовое богатство и количественные показатели макрозообентоса биоценоза дрейссены оз. Плесеево летом вызваны, по-видимому, минимальной продуктивностью фитопланк-

тона в этот период (Костина, 1992). Соответственно снижается интенсивность питания моллюска и в меньших количествах осаждаются на дно агглютинатов и фекалий – основной пищи для многих детритофагов – глотателей и собирателей. Осенью в результате отмирания и разложения макрофитов и повышения продуктивности фитопланктона концентрация пищи в придонных слоях возрастает, что создает благоприятные условия для питания моллюска. При увеличении концентрации пищи у дрейссены наступает избыточное питание, вследствие чего на дно осаждаются больше агглютинатов и фекалий (Михеев, Сорокин, 1966; Михеев, 1967). Высокая масса осаждаемых на дно продуктов жизнедеятельности дрейссены осенью способствовала существенному увеличению видового богатства, индекса видового разнообразия и количественных характеристик макрозообентоса в этот период. Косвенным подтверждением улучшения трофических условий для дрейссены в осенний период служит увеличение индекса сапробности Пантиле-Букк. Летом его значение на различных глубинах варьировало от 1.95 до 2.13 (в среднем 2.04), осенью – от 2.05 до 2.34 (2.15).

Точное время проникновения дрейссены в оз. Виштынецкое установить не удалось, но, видимо, совпадает с моментом появления дрейссены в бассейне Балтийского моря в начале XIX века (Гасюнас, 1959). Первые находки друз дрейссены были обнаружены в 1966 г., когда ее средняя биомасса составляла около 40 г/м² (Мордухай-Болтовская и др., 1971). При изучении роли дрейссены в составе макрозообентоса донных сообществ оз. Виштынецкого в 1981–1982 гг. было установлено, что основная часть разновозрастных друз расположена на биотопе заиленного ракушечника озера, на глубине от 4 до 9–13 м. Характерным для данного биотопа является наличие большого количества пустых раковин дрейссены, численность которых изменялась от 1.92 до 31.72 тыс. шт/м². Пустые раковины дрейссены служат субстратом для прикрепления осевших личинок; по мере их роста к ним прикрепляются более молодые особи, образуя разновозрастные колонии-друзы. Хотя на отдельных станциях число пустых раковин составляло около 15 тыс. шт./м², живые моллюски здесь отсутствовали, вследствие сильного заиления танатоценоза. Максимальная численность (27720 экз./м²) и биомасса (5080.8 г/м²) отмечены на ст. 40, расположенной в северо-западной части озера недалеко от истока р. Писса. На этой станции выше проточность, течением выносятся взвесь, здесь же отмечены и наибольшие средние за сезон численность и биомасса дрейссены в оба года наблюдений. Минимум численности и биомассы зарегистрированы на станциях 37 и 29, т.е. на станциях, наиболее подверженных эвтрофированию: ст. 30 – смыв минеральных удобрений с сельскохозяйственных угодий восточного побережья, ст. 35 – влияние вод эвтрофного участка оз. Виштынецкого – Большого залива (рис. 4). О предпочтении дрейссеной мезотрофных водоемов и мезотрофных с признаками олиготрофии над эвтрофными отмечено при анализе распределения дрейссены в озерах Беларуси (Каратаев, 1989).

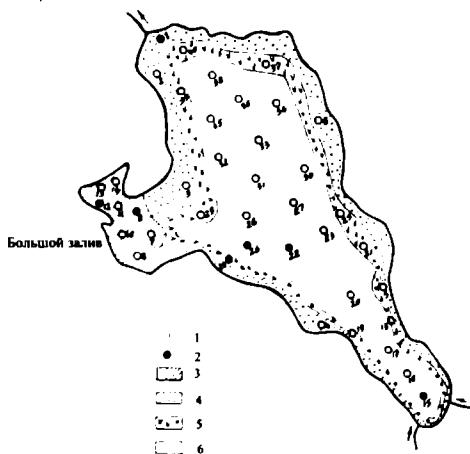


Рис. 4. Схема расположения гидробиологических станций и основных биотопов в оз. Виштынецком. 1 – номера общих гидробиологических станций, 2 – номера продукционных гидробиологических станций. Биотопы озера: 3 – серого ила, 4 – песка с хворой, 5 – заиленного ракушечника, 6 – мелкогалевитового ила.

За два года исследований в фауне заиленного ракушечника обнаружено 78 видов и форм донных макробеспозвоночных, из которых наиболее широко представлены личинки хирономид (33 вида), моллюски (21), олигохеты и пиявки (по 6 видов). Несмотря на такое большое видовое разнообразие, только 11 видов можно отнести к постоянным, т.е. они имели частоту встречаемости более 50%: *Procladius signatus* (Zetterstedt) – 96.3%, *Dreissena polymorpha* и *Neopisidium moitessierianum* (Paladilhe) – по 86.7%, *Microtendipes pedellus* (De Geer) – 77.8%, *Henslowiana henslowiana* (Sheppard) – 74.8%, *Tanyarsus miriforceps* Kieffer – 70.2%, *T. batophilus* (Kieffer) – 68.5%, *Potamotheirus hammoniensis* (Mich.), *Cincina piscinalis* (Mueller) и *Pseudeupera subtruncata* (Malm) – по 56.1%, *Dicrotendipes iritomis* Kieffer – 53.7%. Тридцать два вида (более 50% общего видового состава) были обнаружены в 1–4 пробах, что говорит о их случайном нахождении в данной зоне. Остальные 20 видов являются обычными для макрозообентоса заиленного ракушечника и на отдельных станциях достигали существенного развития.

Dreissena polymorpha составляла на различных станциях биотоп заиленного ракушечника от 7 до 56% общей численности и 94–98% биомассы макрозообентоса, что сказалось и на величине индекса доминирования Арнольди в модификации автора (Щербина, 1993), который равнялся – 72%. Следует отметить, что второе место по величине индекса плотности Арнольди на биотопе заиленного ракушечника занимают личинки *Microtendipes pedellus* – 12.1%. Кроме дрейссены, в данном биоценозе существенная роль по численности принадлежит личинкам хирономид (табл. 4). Олигохеты, пиявки, ракообразные и другие донные беспозвоночные не достигают здесь значительного развития, что дало повод свести их в одну группу – прочие. Хотя численность и биомасса всех четырех групп в разные годы неодинакова, средние за сезон величины различаются незначительно.

Таблица 4. Сезонная динамика численности (Ч, тыс. экз./м²) и биомассы (Б, г/м²) основных групп макрозообентоса на биотопе заиленного ракушечника оз. Виштынецкого в 1981–1982 гг.

Группа животных	Весна		Лето		Осень	
	Ч	Б	Ч	Б	Ч	Б
Дрейссена	1.70±0.56 3.31±2.29	1103.2±355.0 879.31±335.0	2.02±0.66 1.61±0.51	1571.7±458.3 1074.±360	2.56±1.00 0.54±0.13	1066.5±327.1 180±105.2
Остальные моллюски	0.26±0.16 0.52±0.16	12.6±3.6 1.8±0.5	0.16±0.06 0.36±0.13	1.7±0.6 4.6±1.4	0.66±0.23 0.25±0.07	21.7±5.4 4.1±1.2
Хирономиды	0.79±0.21 2.19±0.29	2.8±0.8 5.7±1.6	1.53±0.14 1.57±0.16	2.0±0.4 2.6±0.5	3.16±0.48 3.87±0.82	9.0±1.9 6.0±1.3
Прочие	0.27±0.08 1.69±0.59	2.3±0.7 8.9±2.9	0.5±0.05 0.95±0.13	4.7±0.7 5.2±1.3	1.16±0.36 0.56±0.22	7.1±1.8 1.7±0.5
Общая	3.02±0.57 7.71±3.09	1120.9±355.3 895.7±323.7	4.21±0.51 4.49±0.57	1580.1±458.9 1086.4±333.7	7.54±1.66 4.97±1.18	1104.3±319.2 191.8±101.8

Примечание: Над чертой – средняя арифметическая и ее ошибка по данным за 1981 г.; под чертой – то же самое по данным за 1982 г.

Исключение составляет биомасса дрейссены и остальных моллюсков, которая в 1981 г. оказалась значительно выше, чем в 1982 г. Характеризуя в целом макрозообентос заиленного ракушечника, можно отметить доминирование дрейссены, составляющей в среднем по численности 30–42% и по биомассе 94–98% всего макрозообентоса. Общая численность макрозообентоса в 1982 г. оказалась намного выше, чем в 1981 г., однако биомасса – в 1.7 раза ниже (табл. 4). При рассмотрении сезонной динамики количественной структуры макрозообентоса биоценоза оз. Виштынецкого, было отмечено, что минимальная биомасса хирономид, пиявок, олигохет и ракообразных в оба года наблюдалась летом, а максимальная – осенью. Это связано, как и в оз. Плещеево, с осадением большого количества продуктов ее жизнедеятельности на дно водоема в результате роста продуктивности фитопланктона и разложением макрофитов после завершения их вегетации.

В 1966–1968 гг. общая средневзвешенная биомасса макрозообентоса в оз. Виштынецком составила 18.0 г/м² (Мордухай-Болтовская и др., 1971), а в 1981–1982 гг. аналогичный показатель значительно выше – 90.0 г/м². Общая среднегодовая численность донных животных в 1968 г. равнялась 860 экз./м², а в 1982 г. – 6100 экз./м². Таким образом, за период между двумя исследованиями общая биомасса макрозообентоса увеличилась в 5 раз, а численность в 7 раз. Существенное увеличение численности и биомассы макрозообентоса оз. Виштынецкого вызвано двумя причинами. Во-первых, эвтрофированием водоема, вызванного стоком поверхностных вод с сельскохозяйственных угодий восточного побережья, выносящим в озеро минеральные удобрения из расположенных здесь полей. Во-вторых, бентификацией озера (Zhu et al., 2006), в результате роста численности и биомассы дрейссе-

ны, продукты жизнедеятельности которой значительно улучшают трофические условия для донных беспозвоночных, особенно для детритофагов-собирателей, глотателей и кишечных пиявок. Наиболее сильно эвтрофирование водоема и его бентификация сказались на прибрежной зоне озера, где общая биомасса на песке с харой по сравнению с 1966–1968 гг. увеличилась в 4 раза и на заиленном ракушечнике – в 22 раза. Профундаль озера менее подвержена эвтрофированию, вследствие чего общая биомасса здесь увеличилась всего в 1.5 раза.

Основная причина уменьшения скорости эвтрофирования профундали оз. Виштынецкого – существование в озере биоценоза *Dreissena polymorpha*, расположенного в сублиторали, на глубине от 4–5 до 9–13 м. Располагаясь вокруг озера (рис. 4) и обладая большой фильтрационной способностью (Львова и др., 1980) дрейссена выполняет роль естественного биологического фильтра. Пропуская через мантийную полость взвешенные частицы, она осаждает их в виде агглютинатов и фекалий, создавая прекрасные условия для обитания личинок хирономид и пиявок, которые здесь доминируют по численности и частоте встречаемости, особенно *Procladius signatus*, *Microtendipes pedellus* и *Erpobdella octoculata*. Существенна роль дрейссены в оз. Виштынецком и на биотопе песка покрытого зарослями *Chara aspera* (Dothard et Willd), где на долю моллюска приходится от 20 до 80% общей биомассы. Хотя условия для прикрепления осевших личинок дрейссены по всей прибрежной зоне одинаковые, плотность ее в южной части озера, более эвтрофированной, во много раз выше, чем в северной, что говорит о преимущественном значении трофического фактора при расселении дрейссены в оз. Виштынецком. Отсутствие на песке с харой особой старших возрастных групп вызвано непостоянным существованием данного субстрата; хара к осени на 80–90% разрушается, что приводит к гибели уже осевших сеголеток. Принимая активное участие в самоочищении озера и, являясь кормовым объектом некоторых рыб-бентофагов (плотвы, леща, сига и окуня), дрейссена играет в экосистеме оз. Виштынецкого только положительную роль. Предохраняя от эвтрофирования профундаль водоема (77.7% общей площади), она во многом способствует сохранению численности таких ценных видов рыб, как ряпушка, сиг и налим.

Средообразующая роль *Dreissena polymorpha* в природе

Русловая зона речного участка Горьковского водохранилища оказалась наиболее пригодной для изучения средообразующей роли дрейссены в естественных условиях, т.к. на всем своем протяжении основными грунтами здесь являются слабо заиленные пески. В верхневолжских водохранилищах биоценоз дрейссены, состоящий из разновозрастных друз, обычно образуется на плотных грунтах. Так как друзы всегда располагаются агрегировано, то на некоторых станциях в дночерпатель попадал только заиленный песок, а на других – песок вместе с друзами дрейссены.

В водохранилищах Верхней Волги в биоценозе дрейссены значительную роль играют пиявки, олигохеты, полихеты и ракообразные, которые используют продукты ее жизнедеятельности в качестве корма и строительного материала для трубок-домиков. Многочисленны среди друз дрейссены хищные малоподвижные пиявки из родов *Erpobdella* и *Helobdella*, пищей которым служит молодь олигохет, полихет и хирономид (Лукин, 1976). Весной биомасса макрозообентоса в русловой зоне Горьковского водохранилища в биоценозе дрейссены почти в 2 раза выше, чем на заиленных песках, а численность достоверно не различалась. В летний период эти различия более существенны и составляют соответственно 4 и 11.5 раз (табл. 5).

Таблица 5. Средняя численность (Ч, экз./м²) и биомасса (В, г/м²) основных групп макрозообентоса на русловых станциях речного участка Горьковского водохранилища в 1992 г.

Полихеты		Олигохеты		Пиявки		Ракообразные		Прочие		Общая	
Ч	В	Ч	В	Ч	В	Ч	В	Ч	В	Ч	В
Весна											
125	1.62	1900	2.14	435	8.95	550	6.22	473	4.05	3483	21.91
0	0	3136	9.81	0	0	43	0.27	392	2.98	3571	12.00
Лето											
3260	29.69	3890	6.32	320	3.30	350	0.57	370	4.05	8190	43.93
0	0	1908	3.61	0	0	17	0.02	133	0.18	2058	3.81

Примечание: Над чертой численность и биомасса основных групп в биоценозе дрейссены, под чертой – то же самое на станциях где друзы дрейссены отсутствовали.

Повышенная продуктивность макрозообентоса в летний период связана с возрастанием фильтрационной деятельности дрейссены в летний период, в результате чего на дно осаждаются большие агглютинатов и фекалий, чем в весенний период. Следует также отметить, что на станциях где друзы дрейссены отсутствовали, в составе макрозообентоса было обнаружено от 4 до 12 видов весной и от 2

до 10 видов – летом. На русловых станциях в биоценозе дрейссены число видов было значительно больше, соответственно от 14 до 23 и от 10 до 18 видов.

Таким образом, являясь мощным фильтратором и достигая больших плотностей в исследованных озерах и водохранилищах (максимальная численность в Рыбинском водохранилище 13 тыс. экз./м² и биомасса 12 кг/м²), дрейссена принимает активное участие в процессах самоочищения водоемов, на что указывали многочисленные исследователи (Спиридонов, 1971; Бентос Уччинского..., 1980, Дрейссена..., 1994 и др.). Располагаясь на слабо заиленных плотных грунтах озера, поймы и склоны затопленных рек, дрейссена перехватывает значительную часть органических веществ, препятствуя их осаждению и захоронению в донных отложениях профундали озера и в руслах рек (Бентос Уччинского..., 1980, Щербина, 1993). Продукты жизнедеятельности моллюска (агглютинаты и фекалии) служат отличным кормом для многих детритофагов-собираателей и глотателей (Львова и др., 1980), которые поедаются малоподвижными хищными пиявками. В Рыбинском водохранилище установлена тесная положительная корреляционная зависимость (0,72–0,90) между плотностью дрейссены и численностью олигохет *Limnodrilus hoffmeisteri* и *Potamothrix moldaviensis*; пиявок – *Erpobdella octoculata* и *Helobdella stagnalis* и ракообразных *Gmelinoides fasciatus* и *Asellus aquaticus*. Если в обычных условиях *G. fasciatus* и *Asellus aquaticus* предпочитает зону зарослей и ниже 2–3 м опускается редко, то в биоценозе дрейссены водохранилищ и озер они в массе обнаружены на глубине 6–15 м, где отмечена их максимальная биомасса и численность. Например, максимальная биомасса *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing) (25 г/м²) в Рыбинском водохранилище зарегистрирована на станции Наволок в биоценозе дрейссены на глубине 6 м. Следует так же отметить, что в биоценозе дрейссены исследованных водоемов отмечено повышенное видовое богатство макрозообентоса, которое оказалось наибольшим в Горьковском водохранилище, хотя число обработанных проб в Рыбинском водохранилище и оз. Виштынецком значительно выше (табл. 6).

Таблица 6. Таксономическая структура макрозообентоса биоценоза *Dreissena polymorpha* в исследованных водоемах

Водоем	Число проб	Хирономиды	Моллюски	Олигохеты	Прочие	Всего
Рыбинское водохранилище	97	29	31	24	11	95
Горьковское водохранилище	61	41	40	28	17	126
Иваньковское водохранилище	6	20	8	11	7	46
Озеро Виштынецкое	96	33	21	6	18	78
Озеро Плещеево	24	17	6	13	8	44

Средообразующая роль D. polymorpha в эксперименте

При проведении экспериментальных исследований в 1991 г. было установлено, что различная плотность поселений дрейссены по-разному влияла на структуру донных сообществ мезокосмов объемом 1,5 м³ (D=0,5), особенно в первой половине эксперимента (Щербина, 2001). В мезокосмах с биомассой дрейссены 0,5 кг/м² (D+0,5) и без дрейссены (K) динамика основных групп макрозообентоса, его трофической структуры, доминирующих видов и некоторые другие основные структурные характеристики существенно не различались, но значительно отличались в мезокосмах с биомассой поселений дриу дрейссены 1,5 кг/м² (D+1,5). Причем, в лотках, где дрейссена отсутствовала численность макробеспозвоночных через 2 недели после начала эксперимента возросла в 2,7 раза, в лотках с биомассой дрейссены 0,5 и 1,5 кг/м² – соответственно в 3,2 и 4,0 раза. При чем, во всех трех вариантах основу пика численности макробеспозвоночных составили виды-вселенцы (личинки и куколки хирономид), а в то время как динамика численности аборигенных видов во всех вариантах существенно не различалась (Щербина, 2001).

В 1993 г. за весь период исследований в фауне макрозообентоса экспериментальных мезокосмов обнаружено 112 видов, из которых наиболее широко представлены хирономиды – 48 видов, моллюски – 23 и олигохеты – 21 вид. Максимальное число видов отмечено в вариантах с дрейссеной, а минимальное – в вариантах с рыбами (табл. 7).

Основную роль в увеличении числа видов в вариантах с дрейссеной вносили виды-вселенцы, в то время как число аборигенных видов различалось незначительно. Расчет среднего числа обнаруженных видов так же показал, что в вариантах с дрейссеной его значение достоверно выше, чем в остальных трех вариантах.

Из представленных в таблице 7 структурных характеристик, наибольший интерес представляет число вылетевших видов хирономид и индекс вылета. В количестве вылетевших видов хирономид никаких закономерностей не выявлено, в то время как индекс вылета имеет довольно четкую тенден-

цию к ювенту. Дрейссена в обоих случаях увеличивает его значение на 1.6, в то время как возраст рыб влияет более существенно – на 2.5. Дрейссена увеличивает индекс вылета хирономид благодаря улучшению трофических условий их обитания. Возраст окуня влияет более существенно, потому что личинки окуня не могут питаться куколками во время вылета хирономид, из-за их крупных размеров. Годовики окуня даже в естественных водоемах предпочитают питаться куколками хирономид, которые во время вылета некоторое время вынуждены находится в толще воды, где становятся легкой добычей не только для бентофагов, но и для рыб-планктофагов.

Таблица 7. Структура макрозообентоса в различных вариантах экспериментальных мезокосмов объемом 15 м³

Структурная характеристика	Вариант				
	К	ЛО	ЛО+Д	ГО	ГО+Д
Всего обнаружено видов	69	65	79	61	75
Из них: Хирономиды	36	30	38	29	33
Олигохеты	14	15	15	12	15
Моллюски	15	16	15	13	15
Прочие	4	4	11	7	12
Число аборигенных видов	48	48	48	40	46
Число видов-вселенцев	21	17	31	21	29
Среднее число обнаруженных видов	21±1	21±1	26±1	18±1	25±1
Число вылетевших видов хирономид	22	15	17	10	23
Индекс вылета хирономид, D	3.4	5.5	7.1	3.0	4.6
Число постоянных видов, P ≥ 50%	15	14	17	9	22
Сумма основных структурных характеристик	130.4	120.5	146.1	101	149.6

Примечание: Жирным шрифтом выделены достоверные количественные характеристики.

Следует так же отметить, что в мезокосмах с годовиками окуня без дрейссены большинство структурных характеристик, как правило, меньше, чем таковые с личинками. Такая закономерность на наш взгляд вполне объяснима, так как годовики окуня уже вначале эксперимента – бентофаги, в то время как его личинки в первый месяц эксперимента потребляли в основном зоопланктон и только в дальнейшем донные беспозвоночные стали по биомассе преобладать в их рационе. В бассейнах с годовиками окуня и дрейссеной наоборот, отмечена максимальная сумма основных структурных характеристик (табл. 7). Это связано с тем, что многие крупные беспозвоночные (основная пища годовиков окуня) могут успешно прятаться среди друз дрейссены, тем самым, становясь менее доступными при питании рыб.

Косвенным подтверждением данного предположения является рост доминирующих по численности и биомассе в составе макрозообентоса экспериментальных мезокосмов личинок *Chironomus singulatus*. В обоих вариантах с личинками окуня (ЛО и ЛО+Д) рост средней индивидуальной массы популяции *Ch. singulatus* в период с 29 июня по 11 августа 1993 г. практически не различался и к концу эксперимента личинки IV-го возраста были на стадии предкуколки (рис. 5). Это связано с тем, что личинкам окуня могут быть доступны только младшие возрасты (I или II) популяции хирономид, поедая которые они способствовали росту средней индивидуальной массы личинок *Ch. singulatus*. В мезокосмах с годовиками окуня рост средней индивидуальной массы популяции *Ch. singulatus* по вариантам существенно различался. В бассейнах, где дрейссена отсутствовала (ГО), хотя некоторый рост средней индивидуальной массы и наблюдался, но он был незначителен и, в среднем популяция хирономид к концу эксперимента не достигала состояния предкуколки. Это связано с тем, что годовики окуня в первую очередь выедали более крупных личинок IV-го возраста, тем самым, снижая среднюю индивидуальную массу всей популяции. В бассейнах с дрейссеной личинки наоборот очень быстро росли и через 3 недели достигали состояния предкуколки. Несомненно, что основная причина такого быстрого роста личинок – хорошие трофические условия в мезокосмах с дрейссеной и возможность взрослым личинкам использовать друз дрейссены в качестве убежищ. О хороших трофических условиях в бассейнах с годовиками окуня и дрейссеной (ГО+Д) свидетельствует повторное отложение кладок популяцией *Ch. singulatus*, в результате чего средняя индивидуальная масса личинок к концу эксперимента продолжала снижаться (рис. 5, А).

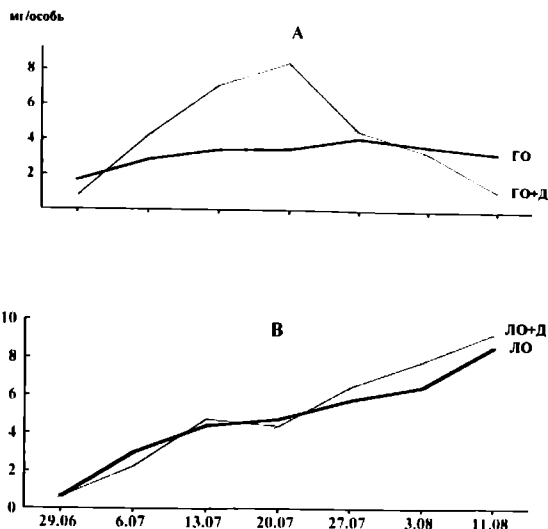


Рис. 5. Динамика средней индивидуальной массы личинок *Chironomus cingulatus* в мезокосмах с годовиками окуня (А) и личинками окуня (В).

Характеризуя в целом влияние различных плотностей поселений дрейссены и разных возрастных групп окуня на структуру макрозообентоса экспериментальных мезокосмов, можно отметить сходные черты, не зависимо от объема мезокосмов и длительности эксперимента. Хотя, в 1991 г. в фауне макрозообентоса было обнаружено 75 видов (Щербина, 2001), а в 1993 г. – 112 видов, число постоянных видов было одинаковым – по 9 видов (табл. 8). Причем, пять видов (*Limnodrilus hoffmeisteri*, *Potamothenis moldaviensis* (Vejdovsky et Mrazek), *Polypedium bicrenatum* Kieffer, *Cladotanytarsus wexionensis* Brundin, *Tanytarsus pallidicornis* (Walker)) входили в состав постоянных в одном из вариантов в оба года исследований, остальные 8 видов были постоянными в разные годы. Из шести основных доминирующих по численности и биомассе видов, пять были основными в оба года исследований (*Cincina piscinalis* (Mueller), *Limnodrilus hoffmeisteri*, *Potamothenis moldaviensis*, *Cladotanytarsus wexionensis* и *Tanytarsus pallidicornis*) и только *Chironomus melanescens* Keyl, доминировавший в 1991 г. в 1993 был заменен другим представителем рода *Chironomus* – *Ch. cingulatus* (Meigen).

Роль дрейссены в питании различных моллюсковидных рыб

Кроме участия в процессе самоочищения и повышении видового разнообразия водоемов, велика роль дрейссены как кормового объекта моллюсковидных рыб. Самым активным потребителем ее в верхневолжских водохранилищах является плотва, темп роста и упитанность которой значительно возрастает при переходе на питание дрейссеной (Поддубный, 1966; Щербина, 2000). Наиболее ярко это было прослежено в оз. Плещеево. До вселения *D. polymorpha* в озеро здесь существовали две группировки плотвы: первая, относительно быстрорастущая, обитала в прибрежье и питалась в основном моллюсками из родов *Valvata* и *Vithytia* и некоторыми массовыми видами хирономид, приуроченных к зоне зарослей. В пелагиали оз. Плещеево обитала вторая тугорослая группировка, основу пищи которой составлял зоопланктон, а в период нереста ряпушки, ее икра (Поддубный и др., 1989). После вселения дрейссены в 1986 г. в оз. Плещеево (Жгарева, 1992) плотва, обладая большой пищевой пластичностью и имея мощные глоточные зубы, очень быстро перешла на потребление *D.*

polymorpha, что сопровождалось увеличением ее темпа роста и максимальных размеров. Если в 1991 г. (на шестой год после вселения в озеро дрейссены) только у 60% рыб в кишечниках была обнаружена дрейссена и максимальные размеры плотвы составляли 23,9 см (Касьянов, Изюмов, 1995), то в 1996 г. число питающихся дрейссеной рыб возросло до 77%, а максимальный размер рыб в уловах составил 33 см (Щербина, 2003).

Таблица 8. Частота встречаемости (%) постоянных видов донных макробеспозвоночных в различных вариантах экспериментальных мезокосмов объемом 1,5 и 15 м³

Вид	Мезокосмы 1,5 м ³				Мезокосмы 15 м ³			
	К	Д+0,5	Д+1,5	К	ГО	ЛО	ГО+Д	ЛО+Д
<i>Cincina piscinalis</i>	60	50	50	14	9	14	14	17
<i>Limnodrilus hoffmeisteri</i>	90	77	74	100	86	92	92	100
<i>Potamothenis hammoniensis</i>	45	52	50	25	22	47	36	36
<i>P. moldaviensis</i>	90	95	98	89	78	92	97	92
<i>Procladius choreus</i>	27	46	55	11	22	3	14	8
<i>Cryptochironomus obreptans</i>	60	52	55	11	3	11	19	19
<i>Polypedium bicrenatum</i>	69	79	64	44	42	44	50	47
<i>P. nubeculosum</i>	15	17	5	47	42	44	53	33
<i>Cladotanytarsus wexionensis</i>	81	53	45	75	78	75	92	78
<i>Tanytarsus mendax</i>	10	19	26	33	47	61	78	75
<i>T. pallidicornis</i>	61	64	65	75	47	81	75	83
<i>Chironomus cingulatus</i>	24	8	31	28	50	61	56	69
<i>Psectrocladius fabricius</i>	10	12	10	44	22	39	39	50

Примечание: Жирным шрифтом выделена частота встречаемости $\geq 50\%$

Всего за период исследований в кишечниках плотвы оз. Плещеево в 1996 г. выявлено 39 видов беспозвоночных, из них наиболее широко представлены личинки и куколки хирономид (20 видов), моллюски (7) и ручейники (5 видов). Большинство видов встречалось редко и лишь 13 видов имели частоту встречаемости $\geq 30\%$ (табл. 9).

Анализ пищевого комка плотвы показал, что особи младшей размерной группы (12–15 см) не потребляют дрейссены, а существенная роль в их питании принадлежала хирономидам, среди которых по частоте встречаемости доминировали мелкие формы (*Cladotanytarsus tancus* и *Stictochironomus crassiforceps*) (табл. 9). Крупные личинки хирономид (*Chironomus plumosus* и *Dicrotendipes lobiger*) чаще отмечаются в пищевом комке плотвы старших размерных групп. У особей длиной >24 см частота встречаемости дрейссены достигала максимального значения (100%) и в последующих размерных группах оставалась на этом уровне.

Таблица 9. Частота встречаемости (%) наиболее массовых видов донных макробеспозвоночных в пищевом комке плотвы различных размерных групп (в см)

Вид	12–15	15,1–18	18,1–21	21,1–24	24,1–27	27,1–30	30,1–33
<i>Dreissena polymorpha</i>	0	60	55	80	100	100	100
<i>Valvata depressa</i>	0	10	28	60	62	43	17
<i>Gammarus lacustris</i>	0	0	9	30	0	14	0
<i>Eurycerus lamellatus</i>	29	20	18	20	0	29	0
<i>Cricotopus sylvestris</i>	14	0	36	10	8	0	0
<i>Orthocladus consobrinus</i>	0	10	36	30	23	0	0
<i>Chironomus plumosus</i>	29	10	0	20	31	29	0
<i>Cryptochironomus obreptans</i>	29	40	36	30	23	0	0
<i>Dicrotendipes lobiger</i>	0	20	45	70	69	71	83
<i>Polypedium nubeculosum</i>	0	40	9	30	23	14	17
<i>Stictochironomus crassiforceps</i>	71	70	45	20	15	0	0
<i>Cladotanytarsus tancus</i>	71	60	45	10	15	0	0
<i>Tanytarsus lestagei</i>	14	30	36	10	31	0	0

Наиболее широкий пищевой спектр (24 вида макробеспозвоночных) отмечен у рыб размером 21,1–24 см, а наименее широкий (7–10 видов) – у самых крупных размерных групп (табл. 10).

Минимальный общий индекс потребления ($6,7\%$) наблюдался у плотвы младшей размерной группы. С увеличением размера плотвы общие индексы потребления возрастали и достигали макси-

му у плотвы старшей размерной группы (табл. 10). Максимальный индекс потребления (529,3¹⁰⁰) отмечен у самки плотвы размером 30,5 см и массой 415 г. Таким образом, в результате проведенных исследований было установлено, что переход плотвы на питание дрейссены и другими моллюсками в оз. Плещеево происходит только при достижении ею длины более 15 см, что связано, по мнению Н.О. Ланге (1967), с третьей и последней сменой формы глоточных зубов, после которой она способна потреблять моллюсков и дробить их раковины. Причем, у старших возрастных групп плотвы (размер более 24 см) частота встречаемости дрейссены в пищевом комке достигала 100%, а частный индекс потребления дрейссены составлял 94,9–99,9% от общего индекса потребления (табл. 10).

Таблица 10. Состав пищевого комка различных размерных групп плотвы оз. Плещеево

Показатель	Размерная группа, см						
	12–15	15.1–18	18.1–21	21.1–24	24.1–27	27.1–30	30.1–33
min и max масса рыбы, г	30–40	45–80	80–140	125–210	165–350	280–415	385–540
Число исследованных рыб, экз.	11 (7)	11 (10)	18 (11)	16 (10)	16 (13)	7	6
Встречаемость дрейссены, %	0	60	55	80	100	100	100
Число потребленной дрейссены, экз./особь*	0	1–33	1–59	1–160	1–259	8–87	12–83
		5	19	46	46	46	51
Средняя индивидуальная масса потребленной дрейссены, мг	0	24.3	35.3	49.2	121.6	176.7	262.1
Средняя длина потребленной дрейссены, мм	0	4.7	5.7	6.5	8.1	11.0	13.4
Общий индекс потребления, % ₁₀₀₀	7±1	44±8	70±11	94±18	227±24	235±30	285±42
Частный индекс потребления, % ₁₀₀₀ дрейссены**	0	37.32	62.61	84.57	215.5	234.15	284.40
	0	84.2	93.6	89.8	94.9	99.7	99.9
остальных моллюсков	0	0.13	0.28	7.60	9.98	0.10	0.01
хирономид	5.46	5.95	3.57	0.62	1.08	0.42	0.29
ракообразных	1.24	0.90	0.44	1.30	0.02	0.14	0
Всего обнаружено видов	11	19	21	24	21	10	7
в том числе хирономид	9	14	12	13	15	3	4

Примечание: В скобках – число рыб, содержащих в кишечниках пищу. "*" – над чертой пределы колебаний, под чертой – средняя. "**" – над чертой – средняя величина частного индекса потребления дрейссены, под чертой – % от общего индекса потребления.

Как показали наши исследования, в кишечниках плотвы размером от 21 (возраст – 7–8 лет) до 33 см (~11–12 лет) среднее число съеденных дрейссен колебалось незначительно – от 46 до 51 экз./особь (рис. 6).

Следует отметить, что максимальный темп роста плотвы в возрасте 7–8 лет отмечали и в ряде волжских водохранилищ (Платонова, 1964; Кожевников и др., 1979; Баранова, 1984).

Как показал анализ сезонной динамики питания плотвы в Рыбинском водохранилище, уже в марте, подо льдом, плотва начинает потреблять дрейсену. В апреле интенсивность питания значительно возрастает и достигает максимума в летние месяцы (табл. 11).

Сравнительный анализ пищевого спектра популяции плотвы из оз. Плещеево и Рыбинского водохранилища показал, что в 64 кишечниках плотвы из озера обнаружено 39 пищевых компонентов, в то время как у 384 особей из Рыбинского водохранилища зарегистрировано всего 13 видов беспозвоночных. У популяции плотвы оз. Плещеево 100%-я частота встречаемости дрейссены отмечена только у старших возрастных групп (размером более 24 см), в то время как в пищевом комке Рыбинской популяции только у одной из 384 исследованных рыб дрейссена отсутствовала. Следует отметить, что большинство исследованных в водохранилище рыб имели размеры 18–23 см. Это связано, по-видимому, с тем, что в оз. Плещеево плотва перешла на потребление дрейссены относительно недавно (около 10 лет), в то время как в Рыбинском водохранилище дрейссеноядная популяция существует более 30 лет.

Кроме плотвы, дрейссенами питаются и другие рыбы-бентофаги, такие как лещ (*Abramis brama* (L.)) и густера (*Blicca bjoerkna* (L.)), в пищевом комке которых обнаружено от 2 до 60 экз. дрейссены. С момента заселения в Рыбинское водохранилище бугской дрейссены из (*Leuciscus idus* (L.)), ведущий в основном хищный образ жизни и не имеющий глоточных зубов, перешел на питание дрейссенами. Все 10 обследованных нами рыб содержали в кишечнике от 32 до 135 экз. *Dreissena*

bugensis размером от 10 до 30 мм. О питании язя дрейссенидами сообщали и другие исследователи (Molloy et al., 1997).

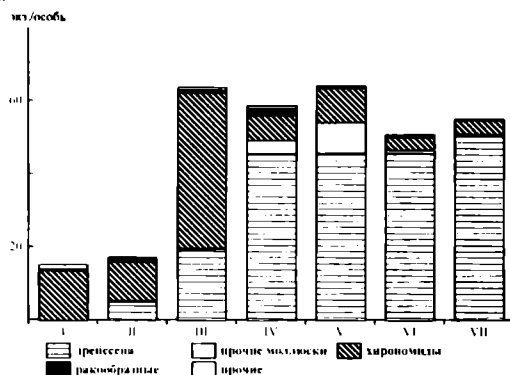


Рис.6. Пищевые компоненты различных размерных групп плотвы оз. Плесеево летом 1996 г.: I – размерная группа 12–15 см, II – 15.1–18 см, III – 18.1–21 см, IV – 21.1–24 см, V – 24.1–27 см, VI – 27.1–30 см, VII – 30.1–33 см.

Таблица 11. Сезонная динамика интенсивности питания плотвы Рыбинского водохранилища в 1997–2003 гг. (Shcherbina and Buckler, 2006)

Месяц	Число исследованных рыб	% питающихся рыб	Величина индекса потребления, $\frac{\%}{1000}$
март	148 (27)	18	64±16
апрель	204 (108)	53	68±13
май	46 (42)	91	169±39
июнь	60 (57)	95	182±46
июль	72 (70)	97	205±38
август	58 (58)	100	295±62
сентябрь	40 (22)	55	172±46

Примечание. В скобках указано число рыб, содержащих в кишечнике пищу.

В 1980–1990-х годах на долю биоценоза дрейссены приходилось около 25% площади дна глубоководной зоны Рыбинского водохранилища. Причем, в начале 80-х годов средняя биомасса дрейссены в одноименном биоценозе составляла 594,8 г/м², а в начале 90-х годов она возросла до 1341,8 г/м² (Щербина, 1996). Учитывая площадь, занимаемую биоценозом дрейссены и ее среднюю биомассу, общие запасы моллюска в Рыбинском водохранилище составляли 732623 тонны, из которых 60% (439574 тонны) имели размер до 20 мм, т.е. являлись кормовыми (Щербина, 2000). При среднегодовом Р/В-коэффициента равном 2.1 (Львова, 1976), коэффициенте использования моллюсков равном 50% и кормовом коэффициенте равном 10, потенциальная рыбопродукция моллюскоядных рыб в Рыбинском водохранилище может составить ежегодно только за счет дрейссены 46155 тонн.

Список литературы

- Анореева А.М., Орлова М.И., Слынько Ю.В. Популяционно-генетический анализ *Dreissena polymorpha* (Pall.) и *Dreissena bugensis* (Andr.) в водохранилищах Верхней Волги, дельте Волги и Западной части Финского залива балтийского моря. Тез. докл. Американско-Российского симпозиума по инвазионным видам. Борок: ИБВВ РАН. 2001. С. 9–11.
- Баканов А.И. Бентос оз. Плесеево // Функционирование озерных экосистем. Рыбинск: Ин-т биологии внутр. вод АН СССР, 1983. С. 70–83.
- Баранова В.В. Рост плотвы *Rutilus rutilus* (L.) (Cyprinidae) в водоемах бассейна Верхней Волги // Вопр. ихтиологии. 1984. Т. 24. Вып. 2. С. 253–257.
- Бентос Учинского водохранилища. М.: Наука, 1980. 251 с.

- Волга и ее жизнь. Ред. Н.В. Буторин, Ф.Д. Мордухай-Болтовской. Л.: Наука, 1978. 348 с.
- Валков В.В. Зообентоценозы Горьковского водохранилища // Изв. ГосНИОРХ. 1978. Т. 135. С. 121–141.
- Гасюнас И. Кормовой зоомакробентос Куришю марес // Куришю марес. Вильнюс. 1959. С. 191–280.
- Дрейссена *Dreissena polymorpha* (Pallas) (Bivalvia, Dreissenidae) Систематика, экология, практическое значение. М.: Наука, 1994. 240 с.
- Жгарева Н.Н. Состав и распределение фауны взрослых озера Плещеево // Факторы и процессы эвтрофикации оз. Плещеево. Ярославль: Ярослав. гос. ун-т, 1992. С. 95–105.
- Кисьянов А.Н., Илюмов Ю.Г. К изучению роста и морфологии плотвы *Rutilus rutilus* оз. Плещеево в связи с вселением дрейссены // Вопр. ихтиологии. 1995. Т. 35. Вып. 4. С. 546–548.
- Каратаев А.Ю. Современное состояние и перспективы распространения дрейссены в озерах Белоруссии // Динамика зооценозов, проблема охраны и рационального использования животного мира Белорусии: Тез. докл. VI зоол. конф. Минск. 1989. С. 59–60.
- Кожеевников Г.П., Лесникова Т.В., Харитонова Э.Д. Размерно-возрастная структура стад и промысловый запас рыб Горьковского водохранилища // Тр. Гос. НИИ озер. и реч. рыб. хоз-ва. 1979. Т. 142. С. 99–132.
- Костина Т.Б. Фитопланктон озера Плещеево в 1990 году // Факторы и процессы эвтрофикации оз. Плещеево. Ярославль: Ярослав. гос. ун-т, 1992. С. 28–49.
- Куперман Б.И., Жохов А.Е., Попова Л.Б. Паразиты моллюсков *Dreissena polymorpha* (Pallas) бассейна Волги // Паразитология. 1994. Т. 28., Вып. 5. С. 396–402.
- Ланге Н.О. Строение и развитие глоточных зубов плотвы, воблы и тарани в связи с особенностями их экологии // Морфологический анализ развития рыб. М.: Наука, 1967. С. 163–177.
- Лиманова Н. А. Дрейссена. Библиография. // Биология дрейссены и борьба с ней. М. –Л.: АН СССР, 1964. С. 83–136.
- Лиманова Н. А. Дрейссена (Dreissenidae. Lamellibranchia). Библиографический указатель отечественной и зарубежной литературы 1963–1977. М.: БЕН АН СССР, 1978. 114 с.
- Лукин Е.И. Фауна СССР. Пиявки пресных и солоноватых водоемов. Л.: Наука, 1976. 484 с.
- Львова А.А. К расчету продукции *Dreissena polymorpha* (Pall.) Учинского водохранилища // Биология внутр. вод: Информ. бюл. Л., 1976. № 29. С. 37–40.
- Львова А.А., Извекова Э.И., Соколова Н.Ю. Роль донных организмов в трансформации органического вещества и в процессах самоочищения водоемов // Бентос Учинского водохранилища. М.: Наука, 1980. С. 171–177.
- Ляхнович В.П., Каратаев А.Ю., Митрахович П.А. Влияние *Dreissena polymorpha* Pallas на экосистему евтрофного озера // Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1983. № 60. С. 25–28.
- Методика изучения биоценозов внутренних водоемов. Ред. Ф.Д. Мордухай-Болтовской М.: Наука, 1975. 240 с.
- Методическое пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях. М.: Наука, 1974. 254 с.
- Михеев В.П. О скорости фильтрации воды дрейссеной // Планктон и бентос внутренних водоемов. Л.: Наука, 1966. С. 134–138.
- Михеев В.П. Фильтрационное питание дрейссены // Тр. Всесоюз. НИИ пруд. и рыб. хоз-ва. М., 1967. Т. 15. С. 117–129.
- Михеев В.П., Сорокин Ю. И. Количественное исследование питания дрейссены радиоуглеродным методом // Журнал общей биологии. 1966. Т. XXVII. № 4. С. 463–472.
- Монаков А.В. Питание пресноводных беспозвоночных. М.: ИПСО РАН, 1998. 322 с.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д. Процесс формирования донной фауны в Горьковском и Куябышевском водохранилищах // Тр. Ин-та биол. водохранилищ. 1961 б. Вып. 4(7). С. 49–177.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д. Происхождение и распространение полиморфной дрейссены. Тез. докл. совещания по биологии дрейссены и защите гидротехнических сооружений от ее обрастаний. Тольятти: Институт биологии внутренних вод АН СССР. 1965. С. 3–4.
- Мордухай-Болтовская Э.Д., Иванов П.И., Машинцев И.П. Зоопланктон и зообентос оз. Виштынецкого // Биология рыб и водных беспозвоночных морских и внутренних водоемов. Калининград: Калининградский технич. ин-т рыбн. Промышлен. и хоз-ва. 1971. С. 38–53.
- Овчинников И.Ф. Дрейссена Рыбинского водохранилища // Тез. докл. III Экол. конф. Киев. 1954. С. 107–109.
- Орлова М.И., Щербина Г.Х. О распространении *Dreissena bugensis* (Dreissenidae, Bivalvia) в верхне-волжских водохранилищах // Зоологический журнал. 2002. Т. 81. № 5. С. 515–520.
- Остапеня А.П. Дезэвтрофирование или бентификация? // Матер. III Междунар. научн. конференция. Минск–Нарочь. 2007. С. 31–32.

- Перова С.Н., Щербина Г.Х. Сравнительный анализ структуры макрозообентоса Рыбинского водохранилища в 1980 и 1990 гг. // Биология внутр. вод. 1998. № 2. С. 52–61.
- Перова С.Н., Щербина Г.Х. Влияние массовых инвазивных видов на продуктивность макрозообентоса Горьковского водохранилища // Инвазии чужеродных видов в Голарктике. Борок: Изд-во Рыбинский печатный двор, 2003. С. 148–152.
- Платонова О.П. Особенности питания рыб-бентофагов в первые годы существования Куйбышевского водохранилища // Зоол. журн. 1964. Т. 43. Вып. 5. С. 706–712.
- Поддубный А.Г. Об адаптивном ответе популяции плотвы на изменение условий обитания // Биология рыб волжских водохранилищ. М.; Л.: Наука, 1966. С. 131–138.
- Поддубный А.Г., Малинин Л.К., Кияшко В.И., Стрельников А.С. Рыбы // Экосистема озера Плещеево. Л.: Наука, 1989. С. 181–212.
- Попова Л.Б. Эколого-паразитологическое изучение *Dreissena polymorpha* (Pallas) Шекснинского плеса Рыбинского водохранилища // История развития и современные проблемы гельминтологии. Тез. докл. всеросс. научн. конфер. Москва. 1999. С. 29.
- Рыбинское водохранилище и его жизнь / Ред. Б.С. Кузин Л.: Наука, 1972. 364 с.
- Скательская И.А. Численность и размерный состав сеголеток дрейссены из обростаний в Рыбинском водохранилище // Гидробиол. Журн. 1984. Т. 20. № 6. С. 20–25.
- Скательская И.А. Дрейссена (*Dreissena polymorpha* (Pall.)) Верхней Волги: расселение, структура популяций и современные темпы воспроизводства численности // Биология внутренних вод. 2000. № 3. С. 68–78.
- Спиридонов Ю.И. Роль *Dreissena polymorpha* (Pallas) в биологическом самоочищении Волгоградского водохранилища. Автореф. дисс. канд. биол. наук, Саратов, 1971, 33 с.
- Тютин А.В., Щербина Г.Х., Медвинцева Е.Н. Влияние гидробионтов-вселенцев на сообщества гельминтов в литоральной зоне Рыбинского водохранилища // Экологические проблемы литорали равнинных водохранилищ. Матер. междунар. конференция. Казань, 2004. С. 128–130.
- Федорова Е.И. Гидрохимические изменения в Переславском (Плещеевском) озере под влиянием загрязнения // Типология озер. М.: Наука, 1967. С. 53–79.
- Фенюк В.Ф. Донная фауна Ивановского и Угличского водохранилищ // Тр. Ин-та биол. водохр. АН СССР. 1959. Вып. 1(4). С. 139–160.
- Щербина Г.Х. Роль *Dreissena polymorpha* Pallas в донных сообществах оз. Виштынецкого // Зооценозы водоемов бассейна Верхней Волги в условиях антропогенного воздействия. СПб: Наука, 1993. С. 145–158.
- Щербина Г.Х. Многолетние изменения структуры донных макробеспозвоночных Рыбинского водохранилища // Тез. VII съезда Гидробиол. о-ва РАН. Казань. 1996. Т. 1. С. 224–226.
- Щербина Г.Х. Роль *Dreissena polymorpha* (Pall.) в пресноводных сообществах бассейна Верхней Волги // Моллюски. Проблемы систематики, экологии и филогении: СПб.: Зоологический ин-т РАН, 2000. С. 161–163.
- Щербина Г.Х. Влияние моллюска *Dreissena polymorpha* (Pall.) на структуру макрозообентоса экспериментальных мезокосмов // Биол. внутр. вод. 2001. № 1, С. 63–70.
- Щербина Г.Х. Сравнительный анализ структуры макрозообентоса на участках верхнего и нижнего бьефов Рыбинского гидроузла // Биол. внутр. вод. 2002. № 3. С. 44–54.
- Щербина Г.Х. Роль видов-вселенцев в структуре макрозообентоса верхововолжских водохранилищ // Инвазии чужеродных видов в Голарктике. Борок: Изд-во Рыбинский печатный двор, 2003. С. 213–223.
- Щербина Г.Х., Архипова Н.Р., Баканов Г.Х. Об изменении биологического разнообразия зообентоса верхововолжских и Горьковского водохранилищ // Проблемы биологического разнообразия водных организмов Поволжья. Тольятти: ИЗВВ РАН. 1997. С. 108–114.
- Griffiths, R. W., Schloesser, D. W., Leach, J. H., Kovalak, W. P. Distribution and disperse of the Zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) in the Great Lakes region. // Can. J. Fish. and Aquat. Sci. 1991, Vol. 48, № 8, P. 1381–1388.
- Hebert, P. D. N., Wilson, C. C., Murdoch, M., Lazar, P. Demography and ecological impacts of the invading mollusc *Dreissena polymorpha* // Can. J. Zool. 1991, Vol. 69, № 2, P. 405–409.
- Molloy, D. P., Kuratov, A. Y., Lyubov, E., Burlakova, L. E., Kurandina D. P., Laruelle F. Natural Enemies of Zebra Mussels: Predators, Parasites, and Ecological Competitors. Reviews in Fisheries Science, 1997. Vol. 5 (1), P. 27–97.
- Shcherbina G. Kh., Buckler D.R. Distribution and Ecology of *Dreissena polymorpha* (Pallas) and *D. bugensis* (Andrusov) in the Upper Volga Basin. Journal of ASTM International. 2006, Vol. 3. № 4. P. 1–11.
- Stayer, D. L. Projected distribution of the Zebra mussel, *Dreissena polymorpha*, in North America // Can. J. Fish. and Aquat. Sci. 1991, Vol. 48, № 8, P. 1389–1395.

- Johnson, L. E., Carlton, J. T. Post-establishment spread in large-scale invasions: dispersal mechanisms of the zebra mussel *Dreissena polymorpha*. // Ecology. 1996, Vol. 77, № 6, P. 1686–1690.
- Orlova M.I., Starobogatov Ya. I., Biochino G.I. *Dreissena bugensis* (Andr.) range expansion in the Volga River and the northern Caspian Sea: further invasion perspectives for the Baltic Sea region // In book: "Research across boundaries". Copenhagen. 2000, P. 194.
- Zhu B., Fitzgerald D.M., Mayer C.M., Rudstam L.G., Mills E.L. Alteration of ecosystem function by zebra mussels in Oneida Lake, NY: impacts on submerged macrophytes. Ecosystems, 2006. № 9. P. 1–12.

MODERN DISTRIBUTION, STRUCTURE AND ENVIRONMENT-FORMING ROLE OF DREISSENIDS OF SOME WATERBODIES IN THE RUSSIA NORTH-WEST AND VALUE OF MOLLUSCS AS A FOOD OF BENTHIVOROUS FISH.

Shcherbina G. Kh.

Institute for Biology of Inland Waters RAS, 152742 Borok, Russia. gregory.a.ihw.yaroslavl.ru

Recent state of dreissenids distributions and the roles they play in the ecosystems of some waterbodies in the Russia North-West were studied. The environment-forming role of *Dreissena polymorpha* within the riverine parts of Gorki Reservoir and in the experimental 1.5 and 15 m³ in values. In the dreissena communities and in the experimental mesocosms with highest zebra mussel biomass the maximal abundance and species diversity of macroinvertebrates (especially leeches, polychaetes, and heterotrophic insects, were observed. It is shown that apart from the roles the mussel play in forming of the environment and water purification, the dreissenids play very important role as a food for the benthivorous fish, roach specifically. The seasonal dynamics of the roach feeding in the Rybinsk Reservoir Volga Reach and the role of the polymorphous dreissena in the feeding of various roach size groups from the Lake Pleschevo is studied. It is revealed that in the upper Volga basin waterbodies roach turns to feeding on the dreissena when the fish reaches the body size of more than 15 cm.

УДК [(576.89:594.125):591.53]

СИМБИОНТЫ МОЛЛЮСКОВ РОДА *DREISSENA*

Юришинцев В.И.

Институт гидробиологии НАН Украины

Проспект Героев Сталинграда, 12, г. Киев, Украина, 04210, ciliator@ukr.net

Приведен анализ видового состава и некоторых вопросов таксономии и биологии симбиотических организмов моллюсков рода *Dreissena* (*D. polymorpha*, *D. bugensis*, *D. stankovici*). Для моллюсков *D. polymorpha* и *D. bugensis* характерен сходный состав симбиотического сообщества при различных показателях инвазии их популяций отдельными видами симбионтов (инфузории, трематоды). Моллюски *D. stankovici* из оз. Охрид (Македония) имеют в своем составе эндемичные виды инфузорий.

Организмы, известные как облигатные и факультативные симбионты моллюсков рода *Dreissena*, были обнаружены и описаны исследователями в различные периоды становления биологии – с первой половины XIX века по настоящее время (последнее описание нового вида было опубликовано в 2005 г.). Первые описания симбионтов дрейссен были связаны с планомерным изучением разнообразия животного мира в XIX веке. К организмам, упомянутым в это время, относится ряд видов инфузорий и трематод, впоследствии подвергавшихся переописанию и более детальному изучению. Большинство видов «хорошо» описанных и переописанных уже в XX веке были объектами изучения специалистов-систематиков определенных групп животных (Raabe, 1966, 1970, 1971; Jarocki, Raabe, 1932; Dobrzanska, 1958; Силин, 1911; Здун, 1961, 1965).

Практический интерес к паразитам моллюсков рода *Dreissena* (прежде всего вида *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771)) возрос, начиная с середины прошлого века в связи с поиском эффективных и безопасных методов борьбы с обрастаниями моллюсков, вызывающих биологические помехи в водоснабжении (Шевцова, Харченко, 1986; Харченко, 1995; Karataev et al., 1997; Schloesser et al., 1996). Паразиты моллюсков рассматривались как возможные агенты биологического ограничения их численности (Здун, 1965; Харченко, Шевцова, 1986). Обобщающий этап современных исследований связан с организацией международного коллектива исследователей-биологов различного профиля во главе с Дэнисом Моллоем (Daniel P. Molloy) (США) – International Research Consortium on Molluscan Symbionts (IRCOMS) – Международного консорциума по исследованию симбионтов моллюсков и выполнением ряда международных грантов (в частности, финансируемых Инженерным корпусом армии США), посвященных всестороннему изучению паразитов дрейссен Европы и Америки. Исследования были также направлены на поиск возможных биологических ограничителей численности дрейссен. Необходимость и несущность этих исследований была связана с вселением

дрейссен в экосистемы Северной Америки и последствиями, которые возникли после такой инвазии (O'Neill, 1996, 1997; Strayer, 1999; Fahnenstiel et al., 1995; Stewart et al., 1998 и др.).

Результаты многолетних работ коллектива авторов позволили получить уникальные паразитологические данные, а симбиофауну моллюсков рода *Dreissena* (преимущественно, *D. polymorpha*) по праву можно считать одной из самых изученных в мире среди тех видов моллюсков, которые не используются человеком в аква- и марикультуре.

В составе симбиофауны *D. polymorpha* в настоящее время зарегистрировано присутствие 44 видов и 10 таксонов ранга рода и выше, относящихся к 8 классам из 5 типов эукариотических организмов (инфузории; плоские черви – трематоды; круглые черви – нематоды; кольчатые черви – олигохеты и пиявки; членистоногие – ракообразные, личинки хирономид и клещей). Кроме этого обнаружены бактерии и внутриклеточные прокариотические патогены – риккетсии и, возможно, хламидии (Molloy et al., 2001; Мاستицкий, 2004). Исследованиями коллектива IRCOMS были охвачены и другие виды дрейссен: *D. bugensis* (Andrusov, 1847) (Karataev et al., 2000) и, по-видимому, некоторые балканские *Dreissena* (Molloy et al., 2001).

Целью данной работы было дополнить информацию касательно видового состава симбиотических сообществ моллюсков *Dreissena*, недостаточно освещенных аспектов истории изучения симбионтов этих моллюсков, предположения относительно происхождения их симбиофауны.

Дальнейшее изложение будет посвящено симбиотическим организмам, облигатность которых в биотических отношениях с дрейссеной очевидна, или хотя бы предположительна. Ранее детальный анализ биотических взаимодействий дрейссен (хищничество, паразитизм и пр.) был приведен в работе «Natural Enemies of Zebra Mussels: Predators, Parasites, and Ecological Competitors» (Molloy et al., 1997).

1. Симбиотические организмы дрейссен

Инфузории (тип Ciliophora)

Инфузории обитают в мантийной полости, жабрах, гепатопанкреасе моллюсков. У большинства инфузорий цикл развития происходит без смены хозяина (симбионт не нуждается для завершения жизненного цикла в других хозяевах, кроме дрейссен).

Conchophthirus acuminatus (Claparède et Lachmann, 1858) (Pleuronematida: Conchophthiridae). Инфузории, относящиеся к семейству Conchophthiridae, являются облигатными комменсалами пресноводных двусторчатых моллюсков, обитают в их мантийной полости и питаются бактериями (Янковский, 1968). Патогенное влияние их на организм хозяина неизвестно, однако отмечен факт поедания этими инфузориями сперматозоидов дрейссен (Laruelle et al., 1999).

Инфузории *C. acuminatus* являются одними из наиболее обыкновенных симбионтов моллюсков *D. polymorpha* и *D. bugensis*. Инфузории *C. acuminatus* регистрировались у дрейссен из озера Охрид (*D. stancovici* Lvova, Starobogatov, 1982) (Македония) (Raabe, 1966). Находка данного вида у перловицевого моллюска (Иванчик, 1987) требует проверки в связи со значительным сходством в строении циллиатуры крупных особей *C. acuminatus* и *C. anodontae* (симбионт перловицевых).

Было установлено, что моллюски *D. polymorpha* являются предпочтительными хозяевами для данного вида инфузорий и характеризуются более высокими показателями экстенсивности и интенсивности инвазии по сравнению с *D. bugensis* (Karataev et al., 2000; Харченко та ін., 2000). Были изучены сезонные и временные аспекты изменения показателей инвазии моллюсков этим видом (Burlakova et al. 1998; Karataev et al., 2000; Мастицкий, 2004). Исследования позволили установить некоторые особенности биологии и даже поведения этих простейших. Было высказано предположение о приуроченности пропативной активности инфузорий *C. acuminatus* к массовому появлению ювенильной молодежи дрейссен (Karataev et al., 2000a). Наблюдения показали (Мастицкий, 2004), что часть инфузорий выходит из мантийной полости моллюсков во внешнюю среду, образуя своеобразный «пул» этих организмов вокруг дружки дрейссен. Экспериментальное изучение динамики распространения *C. acuminatus* в популяции моллюсков *D. polymorpha* (выборка моллюсков неинвазированных инфузориями этого вида из водоема-охладителя Хмельницкой АЭС) (Юришинец и др., 2007) показало определенные закономерности в заселении моллюсков инфузориями данного вида, подтверждая натурные наблюдения (Burlakova et al., 2000). Было установлено достоверное предпочтение самцов по сравнению с самками моллюсков, как «мишеней» инвазии инфузориями (Юришинец и др., 2007). Интенсивна находка внутриклеточных прокариотических эндосимбионтов инфузорий данного вида (Fokin et al., 2003).

Conchophthirus klementinus Raabe, 1966 (Pleuronematida: Conchophthiridae). Инфузории *C. klementinus* были обнаружены и описаны как новый вид известным польским протистологом З. Рабе (Zdzisław Raabe) в ходе изучения инфузорий моллюсков из озера Охрид в Македонии (август 1964 г.). Как хозяин этого вида был отмечен моллюск *D. polymorpha*, однако, современные данные (Львова,

Старобогатов, 1982; С. Albrecht et al, 2007) свидетельствуют о видовом статусе моллюсков *Dreissena (Carinodreissena) stancovici* из озера Охрид (и ряда других балканских озер). Интересно, что в охридских дрейссенах были обнаружены и типичные *C. acuminatus* (отмечено совместное обитание с *C. klimentinus*). Были отмечены пространственные различия в распространении инфузорий двух видов в популяции дрейссен. Наиболее многочисленными *C. klimentinus* были на глубинах свыше 40 м., *C. acuminatus* – на мелководье. Обнаружены также закономерные изменения размеров инфузорий этих видов в связи с глубиной обитания моллюсков хозяев. Средние размеры инфузорий *C. klimentinus* возрастали с глубиной, а *C. acuminatus* – уменьшались. Вид *C. klimentinus* считается эндемичным для оз. Охрид (находки в других балканских озерах не известны), а происхождение его связывается с родственным *C. acuminatus* (независимо от существенных морфологических отличия) (Raabe, 1966).

Hypocotylus dreissenae Jarocki et Raabe, 1932 (Rhynchodida: Ancistromidae). Большинство видов хоботных инфузорий (отряд Rhynchodida) являются паразитами, обитающими в мантийной полости моллюсков и, вероятно, питающимися содержимым эпителиальных клеток (Raabe, 1970; Bradbury, 1994). Вид *H. dreissenae* имеет широкое распространение среди пресноводных моллюсков (Fenchel, 1965; Raabe, 1970; Иванцев, 1987). Отмечен у *D. polymorpha*, *D. bugensis* (Raabe, 1970b; Laruelle et al., 1999; Karataev et al., 2000; Юришинец и др., 2004 и др.). *D. stancovici* (Raabe, 1966, 1970b; Laruelle et al., 1999).

Sphenophrya dreissenae Dobrzanska, 1958 (Rhynchodida: Sphenophryidae). Представители рода *Sphenophrya* являются хоботными инфузориями, локализирующимися на поверхности жабр моллюсков. Их взрослые особи – трофонты – полностью утратили реснички. Размножение и распространение происходит благодаря образованию в результате деления подвижных бродяжек (имеющих типичное для Rhynchodida строение ресничного аппарата и хоботок). Вид специфичен для рода *Dreissena*. Отмечен у *D. polymorpha*, *D. bugensis* (Raabe, 1970b; Laruelle et al., 1999; Karataev et al., 2000; Юришинец та ін., 2003 и др.). *D. stancovici* (Raabe, 1966, 1970b; Laruelle et al., 1999).

Sphenophrya naumiana Raabe, 1966 (Rhynchodida: Sphenophryidae). Вид эндемичный для оз. Охрид (находки в других балканских озерах неизвестны), хозяин – *D. stancovici* (Raabe, 1966, 1970). Совместное обитание *S. naumiana* и *S. dreissenae* в одном моллюске-хозяине не наблюдалось, хотя у дрейссен из оз. Охрид регистрировали и *S. dreissenae*. Закономерности вертикального распределения этого вида в озере Охрид (подобные *C. klimentinus* и *C. acuminatus*) не были обнаружены.

Ancistrum limnica Raabe, 1967 (Thigmotrichida: Ancistridae). Вид, который регистрируется в мантийной полости множества пресноводных двустворчатых и брюхоногих моллюсков, отмечен у *D. stancovici* и для дрейссен из оз. Охрид (Raabe, 1966, 1970a).

Ophryoglena hemophaga Molloy, Lynn, Giamberini, 2005 (Hymenostomatida: Ophryoglenidae). Первое упоминание о паразитировании *Ophryoglena* sp. в дрейссенах сделал З. Рааб в своей работе по инфузориям моллюсков из оз. Охрид. Однако наше изучение препаратов из коллекции З. Рааб позволяет утверждать, что цилиаты, которые этот исследователь считал *Ophryoglena* sp., не принадлежат к данной таксономической группе, так как в их строении не наблюдается ряда важнейших признаков: иное строение соматической и перистомальной цилиатуры, отсутствие оргanelлы Либеркюна.

Инфузории, недавно описанные как *Ophryoglena hemophaga* (Molloy, Lynn, Giamberini, 2005), были впервые обнаружены проф. С. Казубским (Музей и институт зоологии ПАН) в 60-70-х годах XX-го века при исследовании моллюсков *D. polymorpha* из региона Кунинских озер (Польша). Упоминание об этом факте можно обнаружить в работе А. Станчиковой (1977). Во время обсуждения проблем возможного использования паразитов для снижения численности дрейссен она пишет следующее (перевод автора): «Этот автор (Казубский) считает, что две других группы простейших (пока не описанных), являются гораздо более опасными для *D. polymorpha*, а именно: 1. Инфузории 30-50 мкм длины. Они являются редко (1/400) отмечаемыми у *D. polymorpha*, но благодаря массовому присутствию в тканях и межклеточном пространстве, они могут приводить к разрушению моллюска. 2. Простейшие, принадлежащие к семейству *Ophryoglenidae* – большие формы, около 1 мм. Они также присутствуют в тканях, обычно в пищеварительной железе». Представители рода *Ophryoglena* были вновь обнаружены коллективом исследователей под руководством Д. Моллоя (Karataev et al., 2002, 2003 и др.). Вид был описан в 2005 г., однако описание не содержало качественных фотографий, было довольно неопределенным, часть размерных характеристик были указаны ошибочно (в частности – количество соматических кинет, количество пор сократительной вакуоли, размеры оргanelлы Либеркюна). В дальнейшем описание данного вида нуждается в уточнении и исправлении.

Данный вид инфузорий интересен тем, что ему, как и другим представителям сем. Ophryoglenidae, присущ сложный жизненный цикл (Canella, Rocchi-Canella, 1976). Деление происходит после инцистирования материнской клетки, количество делений может быть разным, возможно

вторичное инцистирование теронтов. Лабораторные исследования жизненного цикла этих инфузорий не позволили установить принципиальные различия в протекании жизненного цикла по сравнению со свободноживущими представителями рода (Мастичкий, 2004; Юришинец неопубл.). На основании особенностей строения некоторых мелких особей *O. hemophaga* была выдвинута гипотеза о возможном делении инфузорий этого вида вне цисты, что, однако, требует подтверждения в экспериментальных условиях (Kazubski, Yuryshynets, 2007). У инфузорий данного вида также были обнаружены внутриклеточные прокариотические симбионты (Fokin et al., 2003).

Curimostoma sp. Вид является, вероятно, весьма патогенным, так как интенсивность инвазии составляет десятки тысяч особей при низкой экстенсивности инвазии (десятые доли процента). Локализируются инфузории предположительно в тканях и межтканевом пространстве моллюсков. Детальное описание инфузорий данного вида было подготовлено нами в ходе выполнения исследований инфузорий дрейссен в водоемах Польши в рамках стипендиальной программы Кассы им. Юзефа Мяновского (2001) под руководством проф. С. Казубского. Изучение коллекционного и сбор нового материала (инфузории были найдены в регионе Мазурских озер) позволили сделать описание соматической цилиатуры инфузорий, наблюдать течение процессов деления и конъюгации (изучались как импрегнированные серебром препараты, так и препараты, окрашенные гематоксилином и по Фельгену). Камнем преткновения, который не позволяет завершить описание данного вида, является невыясненный вопрос о строении ротовой цилиатуры. Дело в том, что род *Curimostoma* был создан для одного вида – *Curimostoma renalis* (Kay) Kozloff, 1954, который был обнаружен у гастропод *Ferrissia peninsulae* (Pils.) из Флориды (Kozloff, 1954). Этимология названия рода свидетельствует об отсутствии рта у этих инфузорий. У *Curimostoma* sp., которые были обнаружены в водоемах Польши, в предполагаемой области рта были обнаружены ряд оральных кишет, однако примененные методики исследования (импрегнирование сухих мазков по Кляйну) не позволяют сделать «хорошее» описание этой части цилиатуры. Предпринятая попытка протаргенового окрашивания не дала желаемых результатов. В настоящее время проводятся исследования протаргеновых препаратов *C. renalis*, которые были любезно предоставлены Юджином Козлофф (Eugene N. Kozloff).

Плоские черви: трематоды (Plathelminthes: Trematoda)

У дрейссен паразитируют несколько видов трематод, которые обитают в моллюсках на различных стадиях своего жизненного цикла. Д. Моллой (1997) отмечает 7 родов трематод, которые были обнаружены у моллюсков *Dreissena* spp.: *Bucephalus* (Digenea: Bucephalidae), *Phyllodistomum* (Digenea: Gorgoderidae), *Echinoparyphium* и *Echinostoma* (Digenea: Echinostomatidae), *Sanguinicola* (Digenea: Brachylaemidae), неопределенные метасцеркарии сем. Plagiorchiidae и *Aspidogaster* (Aspidogastrea: Aspidogastreae).

Bucephalus polymorphus Baer, 1827. Жизненный цикл трематод данного вида включает трех хозяев, дрейссены выполняют роль первого промежуточного хозяина (более обычными хозяевами являются разные виды унioniид). В моллюсках развиваются партеногенетические поколения – материнские и дочерние спороцисты, продуцирующие личинки – церкарии.

В литературе описан факт стерилизации моллюсков с высокой интенсивностью инвазии буцефалидами (Ззун, 1965). В связи с этим трематоды данного вида считались перспективными для разработки биологических методов борьбы с обростаниями дрейссен (Шевцова, Харченко, 1986; Харченко, 1995). Однако, подобное применение данного вида маловероятно в связи с патогенным влиянием на второго промежуточного хозяина – карповых рыб (Molloy, 1997). Гистологические исследования показали, что трематоды данного вида локализируются в тяжах соединительной ткани гонады моллюсков и лишь при высоких показателях инвазии часть паразитов обнаруживалась в гепатопанкреасе (Laguette et al., 2002). Существует мнение, что по характеру локализации возможно различать виды буцефалид, паразитирование которых отмечено у перловицевых. Так, партениты и церкарии *B. polymorphus* поражают преимущественно гонаду, а близкий вид из того же семейства – *Rhipidocotyle campanula* (Dujardin, 1845) – гепатопанкреас перловицевых (Иванцев, 1979). Существенные различия наблюдаются и в строении церкарий этих видов (Иванцев, Черногоренко, 1984; Черногоренко, 1983). Другие виды рода *Rhipidocotyle* поражают гонаду перловицевых (Taskinen et al., 1994). Факт паразитирования трематод *R. campanula* у моллюсков *D. polymorpha* в днепровских водохранилищах (Черногоренко, 1989) требует проверки. Тем более что, по мнению ряда исследователей (Molloy, 1997; Karataev et al., 2000), вид *B. polymorphus* может оказаться узкоспецифичным для *D. polymorpha*. Данные о паразитировании трематод сем. Bucephalidae у других представителей рода *Dreissena* отсутствуют.

Phyllodistomum sp. (Digenea: Gorgoderidae). Дрейссена является единственным промежуточным хозяином в цикле. Спороцисты локализируются в жабрах. Церкарии развиваются в дочерних споро-

цистах, непосредственно в которых они и превращаются в метацеркарии. "Зрелые" спороцисты отрываются от жабр и всплывают на поверхность воды, где поедаются рыбами (дефинитивные хозяева). Моллюски *D. polymorpha* отмечены в качестве ряда видов данного рода: *P. folium* (Olfers, 1926), *P. dogieli* Pigulewsky, 1953, *P. angulatum* Linstow, 1907. Количество видов, паразитирующих у дрейссены (таксономический статус обнаруженных парентит), может быть достоверно определено только после проведения молекулярно-генетических исследований, которые бы связали данные по морфологии спороцист и церкарий с описанием видов данного рода (виды описываются по маритам из позвоночных хозяев). Интересно, что большая часть видов семейства Gorgoderidae в своем развитии связана с шаровиковыми и горошинковыми моллюсками (Bivalvia: Sphaeriidae, Pisidiidae).

Метацеркарии трематод сем. Echinostomatidae (Digenea: Echinostomatidae). Трематоды семейства Echinostomatidae для реализации своего жизненного цикла нуждаются в наличии трех хозяев. Дрейссены являются одними из нескольких возможных вторых промежуточных хозяев, из которых трематоды попадают в дефинитивных позвоночных хозяев (позвоночные заражаются путем поедания гидробионтов с метацеркариями). Исследования показали определенные отличия в показателях инвазии моллюсков *D. polymorpha* и *D. bugensis*: при совместном обитании моллюсков этих двух видов (с преобладанием *D. bugensis*) более высокие показатели экстенсивности и интенсивности инвазии характерны для моллюсков *D. bugensis* (Харченко та ін., 2000).

Aspidogaster limacoides Diesing, 1834 (Aspidogastrea: Aspidogastriidae). Для аспидогастера *Aspidogaster limacoides* дрейссены являются дефинитивным хозяином, в котором паразиты способны размножаться. Во внешней среде из яиц выходит личинка, которая пассивно попадает в мантийную полость моллюсков, где она уже активно мигрирует к протокам почек, а через них – в почки и полость перикарда (другие органы). Описано паразитирование в гонаде, перикардальной полости (Куперман и др., 1994), внешнем эпителии висцеральной массы и гепатопанкреасе (Molloy et al., 1997). Гистологические исследования позволили обнаружить, что при паразитировании в пищеварительной железе вокруг аспидогастера образуется капсула, что может свидетельствовать о защитной реакции организма моллюска на локализацию паразита в данном органе (Laguette et al., 2002). Вопрос о роли моллюсков в жизненном цикле *A. limacoides* остается открытым. По мнению Т.А. Тимофеевой (Нагибина, Тимофеева, 1971; Тимофеева, 1972) истинными хозяевами этого вида паразитов являются некоторые виды двусторчатых моллюсков (*D. polymorpha*, *Sphaerium* sp и др.). Рыбы рассматриваются как факультативные хозяева, в кишечнике которых паразиты могут обитать только короткое время, находясь в угнетенном физиологическом состоянии (Тимофеева, 1972). Б.И. Куперман (1994) высказал предположение, с которым согласны и мы: главную роль в поддержании стабильности и высокой численности популяции *A. limacoides* в Волжских (и Днепровских) водохранилищах играют бентосоядные карповые рыбы, которые трофически связаны с моллюсками-хозяевами данного вида (Куперман и др., 1994; Титар, 1989). Это предположение подтверждает и тот факт, что в водоеме охладителя Хмельницкой АЭС, в которую моллюски *D. polymorpha* вселились относительно недавно (вероятно, после 2000 г.) уже при первом паразитологическом исследовании (июнь 2005 г.) был обнаружен *A. limacoides* (Протасов, Юришинец, 2005) при полном отсутствии других «типичных» облигатных симбиотических организмов. Аспидогастеры данного вида были обнаружены у моллюсков *D. polymorpha* и *D. bugensis* со сходными показателями инвазии (Юришинец, 1999). Существует мнение, что вид *A. limacoides*, который принадлежит к каспийскому фаунистическому комплексу, является инвазивным для водоемов Верхней Волги (Жохов, 2001). В 2007 г. этот вид аспидогастеров был впервые обнаружен у рыб водоемов Польши (бассейн Одра) (Papiotek et al., 2007).

Другие виды трематод

Трематоиды *Leucochloridiomorpha constantiae* (Müller, 1935) Gover, 1938 отмечены в моллюсках Днепровско-Бугского лимана из биотопов, где наблюдалась высокая плотность популяции моллюсков рода *Viviparus* (Черногоренко, Низовская, 1986; Юришинец та ін., 2003). Трематоиды *Sanguinicola* sp. были обнаружены в водоемах Польши (Stanczykowska, 1977). Регистрировались церкарии и метацеркарии, таксономическая принадлежность которых так и не была определена (Molloy, 1997).

Другие группы симбионтов

Бактерии. У дрейссены из водоемов Англии были обнаружены тяжелые поражения тканей мантии и жабр, которые вызывались бактериальной инфекцией (Molloy, 1997). Токсины бактерий запатентованы как эффективный способ борьбы с обрастаниями, вызываемыми дрейссенами (Molloy, 2001, 2004). В ходе гистологических исследований у дрейссены из северо-восточной Греции был обнаружен ряд внутриклеточных (внутрицитоплазматических) микроорганизмов (подобных риккетсиям и хламидиям) (Molloy et al., 2001). Хотя патогенное влияние на клетки, пораженные этими микроорга-

низмами, безусловно присутствовало, негативного влияния на организм моллюсков в целом не наблюдалось.

Галлоспоридии (тип *Ascetospora*). Паразиты развиваются и размножаются в моллюсках (дрейссены – definitive хозяева). Галлоспоридии являются потенциально патогенными организмами, которые размножаясь и образуя споры в моллюсках, вероятно, приводят к гибели хозяина (Харченко та ін., 2000). Отмечены очаги инфекции в популяциях европейских *D. polymorpha* (D. Molloy, устное сообщение в Butzeron, Susan, 2004).

Среди других организмов, регистрируемых в мантийной полости дрейссен, следует отметить таких, как: нематоды, олигохеты, планктонные ракообразные (остракоды, гарпактициды и др.), личинки хирономид, клещей. Эти богатые в таксономическом отношении организмы являются непатогенными факультативными симбионтами, которые обитают в мантийной полости моллюсков. Детальный таксономический анализ обнаружил присутствие 24 видов нематод и 15 видов хирономид в мантийной полости *D. polymorpha* (Мастыцкий, 2004).

II. Сравнительный анализ симбиотических сообществ *D. polymorpha* и *D. bugensis*

Сообщества симбионтов *D. polymorpha* и *D. bugensis* в водоемах Украины характеризуются сходным видовым составом, но различными показателями инвазии определенными видами симбионтов. Для моллюсков *D. polymorpha* характерны более высокие показатели экстенсивности инвазии инфузориями *C. acuminatus*, *S. dreissenae*, *H. dreissenae*.

Для моллюсков *D. bugensis* характерна более высокая, по сравнению с *D. polymorpha*, экстенсивность инвазии инфузориями *A. limnica* и трематодами семейства *Echinostomatidae* (метацеркариями). Отличия в показателях инвазии наблюдались как при совместном, так и отдельном местообитании (Харченко та ін., 2000).

III. Эволюция и происхождение фауны симбионтов дрейссен

Согласно эколого-зоогеографическим особенностям пресноводных гидробионтов по давности их вселения в континентальные водоемы можно разделить на палеолиминические, мезолиминические и неолиминические формы (Старобогатов, 1970). Среди двусторчатых моллюсков палеолиминиками являются представители сем. *Sphaeriidae*, мезолиминиками – надсем. *Unionoidea*, *Dreissena*, *Corbicula*, неолиминиками – сем. *Limnocardiiidae*.

По мере проникновения двусторчатых моллюсков в континентальные водоемы, по-видимому, происходил обмен составом их симбиоценозов. Вероятно, такой обмен происходил как между двусторчатыми моллюсками, так и гастроподами, о чем свидетельствует таксономическая близость некоторых видов инфузорий. Можно предположить происхождение инфузорий *C. acuminatus* от близкого по строению вида *C. anodonae*, который обитает в мантийной полости над. Из инфузорий отряда *Rhynchodida* только вид *Hypocomagalma dreissenae* отмечен у других пресноводных моллюсков, остальные виды – специфичны для рода. Вид *Ancistrumina limnica* обычен для многих пресноводных моллюсков. Несколько видов инфузорий, эндемичных для оз. Охрид (симбионты *D. stankovici*), вероятно происходят от близких видов, обычных у других видов дрейссен. Трематоценофауна дрейссен, предположительно родственна перловицевым (трематоды сем. *Bucephalidae*) и шаровковым (трематоды сем. *Gorgoderidae*).

Заключение

Анализируя состояние изученности симбионтов моллюсков рода *Dreissena*, следует отметить, что наиболее изученным в этом отношении видом является *D. polymorpha*. Данные, которые имеются по виду *D. bugensis* позволяют сделать вывод о вторичности по происхождению симбиотического сообщества, связанного с этим видом, по отношению к *D. polymorpha*. Моллюски *D. stankovici* имеют своеобразную симбиофауну (изучены только инфузории), которая сформировалась в оз. Охрид. Присутствуют ли эти виды в составе сообществ других балканских водоемов – пока неизвестно. Белым пятном остается *Dreissena* из Каспия – водоема, где эволюция дрейссенид проходила непрерывно. Данные по *D. polymorpha* и *Dreissena rostriformis sensu lato* из этого уникального водоема отсутствуют. Остаются неизученными дрейссены из Малой Азии и Междуречья.

Все вышесказанное подчеркивает необходимость расширения паразитологических исследований в направлении исследования большего количества видов рода *Dreissena* в различных участках ареалов их распространения.

Список литературы

- Жохов А.Е., Пугачева М.Н. Паразиты-вселенцы бассейна Волги: история проникновения, перспективы распространения, возможности эпизоотий // Паразитология. 2001. 35. №3. С. 201–213.
Зонн В.И. Личинки трематод, паразитирующие у дрейссены нижнего течения бассейна реки Дунай // Тез. докл. совещ. по биологии дрейссены и защите от ее обростаний. Тольятти, 1963. С. 14–15.

- Здун В.І. Личинки трематод у прісноводних молюсків України. К.: Вид-во АН УРСР, 1961. 143 с.
- Иванция В.В. Эколого-паразитологическое изучение двустворчатых моллюсков сем. Unionidae Кременчугского водохранилища и низовья Днепра: Автореф. ... канд. биол. наук. Киев, 1979. 26 с.
- Иванция В.В. Систематический анализ симбиотической фауны двустворчатых моллюсков сем. Unionidae некоторых водоемов Украины // Паразиты и другие симбиоты водных беспозвоночных и рыб. Киев: Наук. думка, 1987. С.36–46.
- Иванция В.В., Черногоренко М.И. Жизненный цикл *Rhipidocotyle illiense* (Trematoda, Bucephalidae) // Вестн. зоологии. 1984. №2. С.66–69.
- Куперман Б.И., Жохан А.Е., Попова Л.Б. Паразиты моллюсков *Dreissena polymorpha* (Pallas) бассейна Волги // Паразитология. 1994. 28, №5. С. 396–402.
- Львова А.А., Старобогатов Я.И. Новый вид дрейссены (*Bivalvia*, *Dreissenidae*) из Охридского озера // Зоол. журн. 1982. 61 (11). С. 1749–1752.
- Мастичкий С.Э. Эндосимбиоты двустворчатого моллюска *Dreissena polymorpha* Pallas в водоемах Беларуси: Автореф. ... канд. биол. наук. Минск, 2004. 22 с.
- Нагибина Л.Ф., Тимофеева Т.А. Об истинных хозяевах *Aspidogaster limacoides* Diesing, 1834 (Trematoda, Aspidogastrea) // ДАН СССР. 1971. 200. №3. С. 742–744.
- Протасов А. А., Юришинец В. И. О вселении *Dreissena polymorpha* в водоем-охладитель Хмельницкой АЭС // Вестн. зоологии. 2005. 39, №5. С. 74
- Синицин Д.О. Партогенетическое поколение трематод в черноморских моллюсках // Записки императорской академии наук. 1911. 8, №5. С.107–110.
- Старобогатов Я.И. Фауна моллюсков и зоогеографическое районирование континентальных водоемов. Л.: Наука, 1970. 372 с.
- Тимофеева Т.А. Морфология, биология и жизненные циклы двух представителей рода *Aspidogaster* R. Ваг.: Автореф. ... канд. биол. наук. Л., 1972. 17 с.
- Титар В.М. Паразиты рыб // Беспозвоночные и рыбы Днепра и его водохранилищ. К.: Наук.думка, 1989. С. 210–238.
- Харченко Т.А. Дрейссена: ареал, экология, биомеханика // Гидробиол. журн. 1995. 31, № 3. С. 3–10.
- Харченко Т.А., Смелянова Л.В., Ляшенко А.В., Овчаренко М.О., Юришинец В.І., Возіков Ю.М. Використання нетрадиційних біоресурсів внутрішніх водойм на основі підвищення їх біорізноманітності методами культивування та інтродукції. Київ: Інститут гідробіології НАНУ, 2000. 64 с.
- Черногоренко М.И. Личинки трематод в моллюсках Днепра и его водохранилищ. Киев: Наук. думка, 1983. 410 с.
- Черногоренко М.И. Паразиты моллюсков / Беспозвоночные и рыбы Днепра и его водохранилищ. Киев: Наук. думка, 1989. С. 174–188.
- Черногоренко М.И., Низовская Л.В. Паразитоценоз двустворчатых моллюсков семейств Unionidae и Dreissenidae в Днепре и Днепо-Бугском лимане // Паразиты и болезни водных беспозвоночных. Тез. докл. М.: Изд-во МГУ, 1986. С. 147–149.
- Шевцова Л.В., Харченко Т.А. Технология устранения обрастания дрейссеной трубопроводов оросительных систем. К.: Наук. думка, 1986. 32 с.
- Юришинец В.І. Двостулкові молюски та їх ендобіоти як компонент гідропаразитарних систем: Автореф. ... канд. биол. наук. Київ, 1999. 16 с.
- Юришинец В.І., Овчаренко М.О., Курандіна Д.П., Низовська Л.В. Симбіофауна молюсків роду *Dreissena* у водоймах України // Таврійський науковий вісник: Збірник наукових праць. 2003. Випуск 29 (спеціальний). С.255–258.
- Юришинец В.И., Ивасюк Ю.С., Красуцкая Н.А. Экспериментальное заражение вселявшегося в водоем-охладитель Хмельницкой АЭС моллюска *Dreissena polymorpha* (Bivalvia: Dreissenidae) инфузорией *Conchophthirus acuminatus* (Ciliophora: Oligohymenophorea) // Гидробиол. журн. 2007. 43, № 5. С. 110–118.
- Янковский А.В. Новые данные по морфологии инфузорий, обитающих в *Anodonta* // Зоол. журн. 1968. 10, №7. С. 1462–1470.
- Albrecht C., Schulze R., Kevrekidis T., Streit B., Witte T. Invaders or endemics? Molecular phylogenetics, biogeography and systematics of *Dreissena* in the Balkans // Freshwater Biology. 2007. 52, №8. P. 1525–1536.
- Bradbury P.C. Parasitic protozoa of mollusks and crustacea // Parasitic Protozoa (Vol.8, 2nd ed.). San Diego, CA: Academic press, 1994. P. 139–263.
- Burlakova L.E., Karatayev A.Y., Molloy D.P. Field and laboratory studies of zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) infection by the ciliate *Conchophthirus acuminatus* in the Republic of Belarus // J. Invertebr. Pathol. 1998. 71. P. 251–257.

- Burrexon E.M., Ford S.E. A review of recent information on the Haplosporidia, with special reference to *Haplosporidium nelsoni* (MSX disease) // *Aquat. Living Resour.* 2004. 17. P. 499–517.
- Cunella M.F., Rocchi-Cunella I. Biologie des Ophryoglenina (Ciliés Hymenostomes Histophages). *Annali dell'Università di Ferrara*, 1976. sec III (biologia animale), suppl. II, al vol. III. 510 p.
- Dobrzanska J. *Sphenophrya dreissenae* sp. n. (Ciliata, Holotricha, Thigmotrichida) living on the gill epithelium of *Dreissena polymorpha* Pull., 1754 // *Bull. Acad. Pol. Sci., Cl. 1958.* – II, 6. P. 173–178.
- Fahnenstiel G.L., Bridgeman T.B., Lang G.A., McCormick M.J., Nalepa T.F. Phytoplankton productivity in Saginaw Bay, Lake Huron: effects of zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) colonization // *J. Gt. Lakes Res.* 1995. 21. P. 465–475.
- Fenchel T. Ciliates from Scandinavian molluscs // *Ophelia*. 1965. 2. P. 71–174.
- Fokin S. I., Giamberini L., Molloy D. P., and bij de Vaate A. Bacterial endocytobionts within endosymbiotic ciliates in *Dreissena polymorpha* (Lamellibranchia: Mollusca) // *Acta Protozool.* 2003. 42. P. 31–39.
- Hebert P.D.N., Muncaster B.W., Mackie G. L. Ecological and genetic studies on *Dreissena polymorpha* Pallas a new mollusk in the Great Lakes // *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 1989. 46. P. 1587–1591.
- Jarocki J., Raabe Z. Über drei neue Infusorien-Genera der Familie Hypocomidae (Ciliata, Thigmotricha), Parasiten in Süßwassermuscheln // *Bull. Acad. Pol. Sci., Letter. ser. B*. 1932. P. 29–45.
- Karatayev A.Y., Burlakova L.E., Padilla D.K. The effects of *Dreissena polymorpha* (Pallas) invasion on aquatic communities in eastern Europe // *J. Shellfish. Res.* 1997. 16. P. 187–203.
- Karatayev A.Y., Molloy D.P., Burlakova L.E. Seasonal dynamics of the ciliate *Conchophthirus acuminatus* (Ciliophora, Conchophthiridae) in *Dreissena polymorpha* and *D. bugensis* in Belarus and Ukraine // *Eur. J. Protistol.* 2000a. 36. P. 397–404.
- Karatayev A.Y., Burlakova L.E., Molloy D.P., Volkova L.K. Endosymbionts of *Dreissena polymorpha* (Pallas) in Belarus // *Int. J. Hydrobiol.* 2000b. 85. P. 543–559.
- Karatayev A. Y., Burlakova L. E., Molloy D. P., Volkova L. K., Volosyuk V. V. Field and laboratory studies of *Ophryoglena* sp. (Ciliata: Ophryoglenidae) infection in zebra mussels, *Dreissena polymorpha* (Bivalvia: Dreissenidae) // *J. Invertebr. Pathol.* 2002. 79. P. 80–85.
- Karatayev A. Y., Mastitsky S. E., Burlakova L. E., Molloy D. P., Vezhnevets G. G. Seasonal dynamics of endosymbiotic ciliates and nematodes in *Dreissena polymorpha* // *J. Invertebr. Pathol.* 2003. 83. P. 73–82.
- Kaczubski S.L., Yuryshymets V.I. *Ophryoglena* sp., A parasite of *Dreissena polymorpha* (Pallas) in Poland, and remarks on its possible reproduction in the host // *Protistology*. 2007. 5(1). P. 40.
- Kozloff E.N. Studies on an Astomatous Ciliate From a Fresh-water Limpet, *Ferrissia peninsulae* // *Journal of Protozoology*. 1954. 1. P. 200–206.
- Laruelle F., Molloy D.P., Fokin S.I., Ovcharenko M.A. Histological analysis of mantle-cavity ciliates in *Dreissena polymorpha*: their location, symbiotic relationship, and distinguishing morphological characteristics // *J. Shellfish Res.* 1999. 18. P. 251–257.
- Laruelle F., Molloy D.P., Roitman V.A. Histological analysis of trematodes in *Dreissena polymorpha*: their location, pathogenicity, and distinguishing morphological characteristics // *J. Parasitol.* 2002. 88(5). P. 856–863.
- Molloy D. P. A Method for Controlling *Dreissena* Species. United States Patent and Trademark Office, U. S. Department of Commerce. Patent No. 6,194,194. (Filed December 17, 1997 & issued February 27, 2001.). 4 p.
- Molloy D. P. A Method for Controlling *Dreissena* Species. Canadian Intellectual Property Office, Industry Canada. Patent No. 2,225,436. (Filed December 27, 1997 & issued December 21, 2004.). 11 p.
- Molloy D.P., Karatayev A.Y., Burlakova L.E., Kurandina D.P. Natural Enemies Of Zebra Mussels: Predators, Parasites, and Ecological Competitors // *Reviews in Fisheries Science*. 1997. 5 (1). P. 17–97.
- Molloy D.P., Giamberini L., Morado J.F., Fokin S.I., and Laruelle F. Characterization of intracytoplasmic prokaryote infections in *Dreissena* (Bivalvia:Dreissenidae) // *Diseases of Aquatic Organisms*. 2001. 44. P. 203–216.
- O'Neill C.R. Jr. The zebra mussel: Impacts and control // *Cornell Cooperative Extension Information Bulletin*. 1996. 238. P. 1–62.
- O'Neill C.R. Jr. Economic impact of zebra mussels – Results of the 1995 National Zebra Mussel Information Clearinghouse Study // *Great Lakes Research Review*. 1997. 3. P. 35–44.
- Popielek M., Luczyński T., Jarnecki H. The first record of Aspidogaster limacoides Diesing, 1834 (Aspidogastriidae: Aspidogastrea) in Poland // *Wiad Parazytol.* 2007. 53(2). P. 139–141.
- Raabe Z. The parasitic ciliates of *Dreissena polymorpha* and other bivalvia in the Ohrid Lake // *Acta Protozoologica*. 1966. IV. P. 1–14.

- Raabe Z. Ordo Thigmotricha (Ciliata - Holotricha) II. Familia Hemisperidae // Acta Protozoologica. 1970a. VII. P. 117-142.
- Raabe Z. Ordo Thigmotricha (Ciliata - Holotricha) III. Familiae Ancistrocomidae et Sphenophryidae // Acta Protozoologica. 1970b. VII. P. 385-463.
- Raabe Z. Ordo Thigmotricha (Ciliata - Holotricha) IV. Familia Thigmophriidae // Acta Protozoot. 1971. IX. P. 121-170.
- Schloesser D.W., Nalepa T.F., Mackie G.L. Zebra mussel infestation of unionid bivalves (Unionidae) in North America // Am. Zool. 1996. 36. P. 300-310.
- Stanczykowska A. Ecology of *Dreissena polymorpha* (Pall.) (Bivalvia) in Lakes // Pol. Arch. Hydrobiol. 1977. 24. P. 461-530.
- Stewart T.W., Miner J.G., Lowe R.L. Quantifying mechanisms for zebra mussel effects on benthic macroinvertebrates: organic matter production and shell-generated habitat // J. N. Am. Benthol. Soc. 1998. 17. P. 81-94.
- Strayer D.L. Effects of alien species on freshwater mollusks in North America // J. N. Am. Benthol. Soc. 1999. 18. P. 74-98.
- Taskinen J., Valtonen E.T., Makela T. Quantity of sporocysts and seasonality of two Ripidocotyle species (Digenea: Bucephalidae) in *Anodonta piscinalis* (Mollusca: Bivalvia) // Int. J. Parasitol. 1994. 24, №6. P. 877- 886.

SYMBIONTS OF MOLLUSCS OF THE GENUS *DREISSENA*

Yurishynets V.I.

Institute of Hydrobiology NAS of Ukraine

Prosp. Heroev Stalingrada, 12, Kiev, Ukraine, 04210,

ciliator@ukr.net

The analysis of species content and some questions of taxonomy and biology of symbiotic organisms of molluscs of the genus *Dreissena* (*D. polymorpha*, *D. bugensis*, *D. stankovici*) is proposed. For molluscs *D. polymorpha* and *D. bugensis* the similar structure of symbiotic community, but various parameters of infection of their populations by some symbiotic species (ciliates, trematodes) is characteristic. Molluscs *D. stankovici* from Ohrid Lake (Macedonia) possess endemic species of ciliates.

РОЛЬ ДРЕЙССЕНЫ В БЕНТОФАУНЕ СРЕДИКАМСКИХ ВОДОХРАНИЛИЩ

Алексеевнина М.С., Истомина А.М.*

Пермский университет, 614090 г. Пермь, ул. Букирева, 15

*Пермское отделение ФГНУ "ГосНИОРХ", 614002 г. Пермь, ул. Чернышевского, 3
annamk@yandex.ru

До 50-х годов прошлого столетия ареал *Dreissena polymorpha* Pallas ограничивался нижним течением р. Кама до впадения р. Белая. С зарегулированием стока р. Кама дрейссена постепенно начала осваивать новые территории. Так, в первом в каскаде – Камском водохранилище, заполнение которого произошло в 1954–1956 гг., этот моллюск впервые был обнаружен в Сыльвенском заливе в 1959 г. В дальнейшем дрейссена стала самой массовой формой бентофауны, ее биомасса достигала более 400 г/м². Моллюск занял не только свободные биотопы, но и вытеснил других фильтраторов. Так, на момент появления дрейссены в заливе на затопленной древесине и кустах доминировали личинки хирономид, представители родов *Endochironomus* и *Glyptotendipes*. К концу 70-х гг., когда моллюск широко распространился по всему заливу, эти виды уже утратили доминирующее значение в донных сообществах (Громов, 1961; Родионова, Губанова, 1985). В 1960 г. дрейссена впервые была отмечена в Чусовском заливе, попав туда из Сыльвенского, но условия обитания в нем оказались не столь благоприятными, и за 16 лет она заняла только нижнюю часть залива. В более северном Обвинском заливе водохранилища дрейссена впервые зарегистрирована только в 1972 г., а к 1977 г. моллюск заселил все доступные субстраты, образовав в отдельных местах плотные концентрации – до 200 г/м² (Громов, 1965; Губанова, Серкина, 1980). В 80-е гг. XX века *D. polymorpha* значительно расширила свой ареал, распространившись по всему Камскому водохранилищу и "заняла" биотопы с умеренно-заиленными песчано-гравийными грунтами и более высокой скоростью течения, а также участки с затопленным лесом (Алексеевнина, 1988).

В расположенном ниже по каскаду Воткинском водохранилище, наполнение которого происходило в 1962–1964 гг., единичные экземпляры дрейссены впервые обнаружены в 1964 г. С 1968 г. моллюск образовал плотные скопления на затопленной древесине и створках унioniда в приплотинном районе и Очерском, Тульвенском и Сайгатском заливах (Громов и др., 1975). В последующие годы моллюск широко распространился в русловой зоне водохранилища и левобережном мелководье приплотинного района, где после зарегулирования стока р. Кама были затоплены леса (Алексеевнина, Гореликова, 1988). Биомасса *D. polymorpha* в водохранилище варьировала от 0,07 г/м² до 175 г/м² и только на участке затопленного леса в районе г. Оса достигала 1,2 кг/м². Наиболее плотные поселения дрейссены (до 370 г/м²) отмечены в Сайгатском заливе, в Тульвенском и Очерском заливах ее биомасса в разные годы не превышала 6,5 г/м².

К настоящему времени количество дрейссены в Камском и Воткинском водохранилищах значительно увеличилось, что, по нашему мнению, связано с улучшением экологического состояния водоемов. Судя по данным, приводимым в ежегоднике "Состояние и охрана окружающей среды Пермской области в 2004 г." (2005), в последние годы снизилось поступление органических загрязнений, в первую очередь с Соликамского и Краснокамского ЦБК.

Так, в 2002–2004 гг. в Камском водохранилище наибольшие скопления *D. polymorpha* отмечены в верхнем районе, достигая в русловой зоне 80 г/м², в центральном и приплотинном районах моллюск встречается в меньших количествах (табл. 1). Довольно плотные поселения младшевозрастных особей дрейссены приурочены к правобережному мелководью верхнего района (особенно зоны выклинивания подпора), тогда как взрослые моллюски в основном встречаются в русловой зоне водохранилища.

Что касается заливов Камского водохранилища, то дрейссена зарегистрирована во всех, кроме Косьюинского, где моллюск до сих пор не обнаружен, по-видимому, из-за сильного загрязнения его шахтными водами. В Чусовском заливе в настоящее время дрейссена широко распространилась в средней его части, достаточно высокая встречаемость моллюска зафиксирована в правобережном мелководье. В Обвинском и Иньвинском заливах дрейссена отмечена реже, однако на отдельных участках, в частности, в верховьях заливов плотность поселений достигает 1000 экз./м². В Сыльвенском заливе для *D. polymorpha* изначально сложились благоприятные условия обитания, связанные с высокой природной минерализацией вод (225–1000 мг/л). Здесь моллюск является основным компонентом донной фауны, составляя более 90% общей биомассы зообентоса (табл. 1).

В Воткинском водохранилище в настоящее время дрейссена повсеместно распространена в русловой зоне на заиленных песчано-галечных грунтах. Особенно плотные поселения моллюсков отмечены в центральном районе водохранилища, причем не только в глубоководной, но и в прибрежной зонах (табл. 2). В самом проточном верхнем районе количество дрейссены невелико, а в прибрежье в 2007

г. моллюски нами не обнаружены. В бентоценозах приплотинного района водохранилища роль дрейссены незначительна (табл. 2).

Таким образом, *D. polymorpha* стала доминантом в большинстве бентоценозов Камского и Воткинского водохранилищ, обеспечивая своим развитием высокие величины общей биомассы зообентоса. В глубоководной зоне и песчано-галечных прибрежьях Воткинского водохранилища на долю дрейссены приходится от 57 до 98% массы общего и более 40% – кормового макрозообентоса. В лонных сообществах мелководных зон верхнего района Камского водохранилища, Сылвенского, Обвинского и Чусовского заливов дрейссена создает от 64 до 90% их общей биомассы. В сообществах, ядро которых составляет дрейссена, отмечено увеличение видового разнообразия и количественного развития "мягкого" бентоса. Так, в Обвинском, Сылвенском и Чусовском заливах Камского и в среднем районе Воткинского водохранилища количество личинок хирономид и олигохет в 1.5–20 раз выше, чем в других сообществах. Кроме того, к бентоценозам с доминированием дрейссены в основном приурочены скопления каспийских ракообразных *Corophium curvispinum* Sars и *Dikerogammarus haemobaphes* (Eichwald), достигающие на отдельных участках водоемов – 13 тыс./экз. м² при биомассе 7.0 г/м².

Таблица 1. Численность и биомасса *Dreissena polymorpha* в Камском водохранилище в 2004 г.

Зоны Районы	Мелководная		Русловая
	Правобережье	Левобережье	
Главный плес			
Верхний	159 41.7	273 3.01	40 79.09
Центральный	5 0.04	17 0.81	5 22.5
Приплотинный	13 0.16	—	—
Краевые плесы:			
Сылвенский	3566 283.45	2925 230.52	848 628.98
Чусовской	1399 105.89	293 11.28	24 22.92
Обвинский	327 122.12	—	—
Ильвенский	20 31.427	341 5.86	7 1.04

Примечание: здесь и в табл. 2 над чертой – численность, экз./м², под чертой – биомасса, г/м², прочерк – отсутствие животных.

Широкое расселение и высокий уровень количественного развития *D. polymorpha* привели к тому, что в настоящее время в Камском водохранилище поток энергии, проходящей через донные сообщества водоема, увеличился в 2 раза. Средняя величина ассимиляции для бентоценозов Камского плеса в 2004 г. составила 42.3 ккал/м² за сезон (Истомина, 2007), тогда как в 1978 г. – 20.5 ккал/м² за сезон (Алексеев и др., 1985). Ранее большая часть ассимилированной донными сообществами энергии обеспечивалась популяциями олигохет и личинок хирономид, в настоящее время более 50% ее приходится на долю дрейссены. Преобладание в трофической структуре бентоценозов камских водохранилищ моллюсков-фильтраторов способствует интенсивной утилизации взвешенных веществ, и тем самым очищению толщ воды.

Таблица 2. Численность и биомасса *Dreissena polymorpha* в Воткинском водохранилище в 2007 г.

Зоны Районы	Мелководная		Русловая
	Правобережье	Левобережье	
Верхний	–	–	90
	–	–	115.85
Средний	740	1580	2540
	18.42	1901.7	2896.6
Приплотинный	13	73	160
	0.09	105.81	181.88

Распространение дрейссены в камских водохранилищах повлияло и на трофический статус водоемов. Камское и Воткинское водохранилища в настоящее время на большем своем протяжении по величинам кормовой биомассы зообентоса относятся к водоемам олиготрофного типа (Алексеевнина, Каган, 2004; Алексеевнина, Истомина, 2005). Исключение составляют только участки, где младшевозрастные особи дрейссены образуют массовые скопления. Так, Сылвенский залив Камского и средний район Воткинского водохранилищ по шкале трофности С.П. Китаева (1984) являются эвтрофными, а верхний район Камского соответствует β -мезотрофному типу. По данным Пермского отделения ФГНУ "ГосНИОРХ" именно эти районы водохранилищ в настоящее время интенсивно осваиваются промысловым, любительским и браконьерским рыболовством.

Таким образом, с зарегулированием стока р. Кама каспийский моллюск *D. polymorpha* постепенно осваивал новые территории, и к настоящему времени значительно расширил северо-восточную часть своего ареала. Массовому развитию дрейссены в камских водохранилищах способствовала стабилизация внутриводоемных процессов, связанных со снижением поступающих в водоем органических веществ, как со сточными водами, так и с водосборной площади. Развиваясь в массе, дрейссена влияет на трофические условия в водохранилищах: на фоне общей олиготрофии средне-камских водохранилищ участки с плотными скоплениями младшевозрастных особей популяции *D. polymorpha* можно отнести к мезо- и эвтрофным.

Список литературы

- Алексеевнина М.С. Структура донных зооценозов Камского водохранилища // Сб. научн. тр. ГосНИОРХ. Л., 1988. Вып. 281. С. 87–91.
- Алексеевнина М.С., Губанова И.Ф., Кортумова Т.А. Современное состояние планктона и бентоса Камского водохранилища и их возможные изменения в связи с переброской стока северных рек // Вопросы гидрологии и водной экологии камских водохранилищ и их водосборов. Межвуз. сб. науч. тр. Пермь: Перм. гос. ун-т, 1985. С. 42–50.
- Алексеевнина М.С., Гореликова Н.М. Зообентос // Биология Воткинского водохранилища. Иркутск: Изд-во Иркутск. ун-та, 1988. С. 65–92.
- Алексеевнина М.С., Каган А.М. Состояние бентофауны Воткинского водохранилища в 2000–2003 гг. (после 40 лет с начала его заполнения) // Вестник Перм. ун-та. Пермь, 2004. Вып. 2. Биология. С. 78–82.
- Алексеевнина М.С., Истомина А.М. Современное состояние зообентоса Камского водохранилища // Биология внутренних вод, №3, 2005. С. 79–86.
- Грамов В.В. Гидрофауна затопленной древесины Сылвенского залива Камского водохранилища // Зоол. журн., 1961. Т. 40. Вып. 3. С. 309–317.
- Грамов В.В. Распространение *Dreissena polymorpha* Pall. в Сылвенском заливе Камского водохранилища в 1963 г. // Зоол. журн., 1965. Т. 44. Вып. 7. С. 1084–1086.
- Грамов В.В., Гореликова Н.М., Демидова В.И. Донная фауна Воткинского водохранилища на реке Кама как кормовая база рыб (1964–1971 гг.) // Биологические ресурсы Камских водохранилищ. Пермь: Перм. гос. ун-т, 1975. С. 132–136.
- Губанова И.Ф., Серкина Р.А. Расселение моллюска дрейссены в Камском водохранилище // Биол. респ. водоемов Зал. Урала. Пермь: Перм. гос. ун-т, 1980. С. 61–65.
- Истомина А.М. Структура и функционирование донных бентоценозов Камского водохранилища. Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. СПб, 2007. 23 с.
- Качество воды поверхностных водоемов (по материалам ПЦДМС) // Состояние и охрана окружающей среды в Пермской области в 2004 г.: Управление по охране окружающей среды Пермской области, 2005. С. 56–59.
- Китаев С.П. Экологические основы биопродуктивности озер разных природных зон. М.: Наука, 1984. 208 с.
- Родионова Л.А., Губанова И.Ф. Состояние зообентоса краевых плесов Камского водохранилища // Биология водоемов Западного Урала. Проблемы воспроизводства и использования ресурсов. Пермь: Перм. гос. ун-т, 1985. С. 22–28.

DREISSENA POLYMORPHA PALLAS ОЗЕРА ИЛЬМЕНЬ

Андреева Е. А.

Новгородская лаборатория - филиал ФГНУ ГосНИОРХ. 173000, г. Великий Новгород,
ул. Знаменская, 23.
lenok547@yandex.ru

Впервые упоминание о наличии дрейссены в оз. Ильмень появилось в работе Скорикова, обобщившего все сведения о распространении этого моллюска в России к началу XX века (Скориков, 1903). В 1927 г. появилась работа Домирачева "Рыбохозяйственная оценка биологической продуктивности оз. Ильмень", в которой автор указывает на неравномерное распределение дрейссены в озере. К сожалению, в работе не приводятся отдельно количественные показатели развития дрейссены, дается информация по выделенным группам: мелкие моллюски, малопродуктивный и непродуктивный бентос. В 1937 и 1946–1947 гг. изучение донной фауны оз. Ильмень проводилось Ц.И. Иоффе, которой было отмечено, что некормовой бентос (*Dreissena polymorpha* и *Unio* sp.) в озере распределен неравномерно и приурочен в основном к заиленным грунтам в Тулельском заливе (Иоффе, 1948). В дальнейшем изучением сообщества зообентоса, в том числе и популяций дрейссены, занимался Лукьянова В. П. (1974). Цель настоящей работы заключалась в установлении современного состояния популяции *Dreissena polymorpha* оз. Ильмень.

Материал и методика

В основу настоящей работы положены материалы, полученные в результате гидробиологических съемок, которые проводились в 1998–2005 и 2007–2008 гг. по сетке станций, принятой в период предшествующих исследований (Лукьянова, 1974) (рис. 1).

Для отбора проб использовался дночерпатель Петерсена с площадью захвата 0,025 м² (по две повторности на каждой станции). После промывания грунта через сито из капронового газа № 19 пробы разбирались в лабораторных условиях и обрабатывались по общепринятой методике (Методические рекомендации ..., 1983). Учету подвергалась биомасса дрейссены вместе с раковинной. Моллюсков подсушивали на фильтровальной бумаге до прекращения отхождения мокрого пятна.

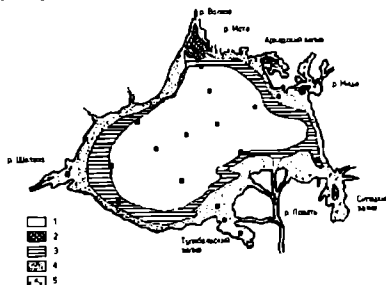


Рис. 1. Карта-схема биоценозов зообентоса оз. Ильмень и станций взятия проб.

(1 – пелофильный, 2 – пелореофильный, 3 – псаммопелофильный, 4 – псаммофильный, 5 – фитофильный)

Результаты и обсуждение

В пределах озера распределение дрейссены в первую очередь зависит от характера грунта. Исследователями ранее были выделены четыре зоны оз. Ильмень: пролукинский, промежуточная зона, литораль и исток р. Волков, различающиеся по составу грунтов и гидрологическим условиям (Лукьянова, 1974).

В пролукинской зоне, занимающей около 60%, грунты представлены оливково-серыми полужидкими илами. На илах пролукинской дрейссена практически отсутствовала или встречалась редко на раковинах живых моллюсков семейства *Unionidae* (таблица). Дрейссена, как отмечается в работах некоторых исследователей (Качанова, 1963), не развивается в местах, где толщина иловых отложений превышает 1 см.

Для промежуточной зоны, занимающей около 20% площади всего дна озера, характерно преобладание илисто-песчаных грунтов, иногда с примесью ракушечника. Количественные показатели развития дрейссены в этой зоне были в основном низкими, за исключением некоторых лет (таблица). Так, в мае 2001 г. показатели численности и биомассы дрейссены были на достаточно высоком уровне и составляли 295 экз./м² и 206.81 г/м², доходя на отдельных станциях до 720 экз./м² и 532.2 г/м², соответственно.

Основными биотопами литоральной зоны озера Ильмень, также занимающей около 20% площади дна, являются песчаные грунты с различной степенью заиления и с примесью растительных остатков в заливах. Показатели развития дрейссены в данном биотопе были значительно выше, чем на илисто-песчаных грунтах. Максимальные показатели численности и биомассы дрейссены отмечались в сентябре 2000 г. на одной из станций в Тулельском заливе (2980 экз./м² и 634.96 г/м², соответственно). Чтобы установить соотношение численности разных размерных групп популяции в заливе, были проведены промеры дрейссены (рис. 2).

Размеры *D. polymorpha*, найденных в Тулельском заливе в сентябре 2000 г., не превышали 30 мм (рис. 2). Наибольшее количество экземпляров приходилось на размеры от 11 до 15 мм, в то время как доля более крупных экземпляров дрейссены (20–30 мм) составляла 5% общего числа, что может указывать на несколько угнетенное состояние популяции дрейссены в данном месте.

Таблица. Количественные показатели развития *Dreissena polymorpha* в различных зонах оз. Ильмень

Год (месяц)	Зона	Профундаль		Промежуточная		Литораль		Исток р. Волхов	
		N	B	N	B	N	B	N	B
1998 (IX)		0	0	10	24.60	10	0.08	1240	635.38
1999 (IX)		0	0	0	0	156	3.81	110	106.40
2000 (IX)		0	0	7	1.09	571	128.97	10	0.06
2001	V	0	0	295	206.81	63	17.03	90	111.60
	VII	0	0	5	3.60	0	0	260	499.80
	IX	3	0.03	0	0	460	235.63	310	109.54
2002 (IX)		0	0	0	0	н. д.	н. д.	30	18.60
2003 (IX)		2	3.11	8	3.19	н. д.	н. д.	3015	2379.29
2004 (IX)		9	1.41	0	0	0	0	н. д.	н. д.
2005	V	0	0	0	0	13	4.84	н. д.	н. д.
	VII	0	0	0	0	0	0	520	188.00
	V	0	0	0	0	13	0.07	н. д.	н. д.
2007	VII	0	0	33	12.40	0	0	н. д.	н. д.
	IX	0	0	0	0	0	0	н. д.	н. д.
2008 (V)		0	0	0	0	0	0	1550	857.9

Примечание: "н. д." – нет данных.

Как было отмечено Ц.И. Иоффе, *D. polymorpha* не является прямым компонентом псаммофильного биоценоза, а обитает на других бionтах, таких как *Unio*, *Anodonta*, создавая нечто вроде второго яруса (Иоффе, 1948).

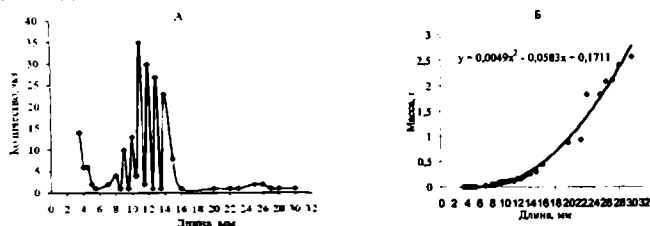


Рис. 2. Размерный состав популяции (А) и кривая соотношения между длиной и весом *Dreissena polymorpha* (Б) в литорали оз. Ильмень (Тулельский залив) в сентябре 2000 г.

Исток р. Волхов был выделен предшествующими исследователями в отдельную зону ввиду специфичности в этом районе условий (наличие течения), определяющих развитие характерного для этой зоны пелереофильного биоценоза. Площадь этой зоны незначительна – около 0.1% всей площади дна озера. Преобладающие грунты – песок, глина, детрит, иногда ракушечник.

В этом биотопе были отмечены максимальные величины численности и биомассы *Dreissena polymorpha*, которые в отдельные годы доходили до 3015 экз./м² и 2379.29 г/м², а на отдельных станциях до 3810 экз./м² и 3428.58 г/м².

Как и предыдущими исследователями (Июфе, 1948; Лукьянова, 1974), нам не удалось заметить угнетающего действия дрейссены на остальной бентос, несмотря на обильное ее развитие в этой зоне. Видимо, кормовые условия для бентоса в этом биотопе оз. Ильмень благоприятны, поэтому становится возможным сосуществование скоплений дрейссены с другими представителями комплекса, такими как олигохеты, пиявки, ручейники, моллюски семейств *Viviparidae*, *Sphaeriidae*, *Unionidae*.

В мае 2008 г. были проведены промеры *D. polymorpha*, взятых в истоке р. Волхов с целью установить соотношение численности разных размерных групп популяции и соотношение между длиной и весом дрейссены. Размеры *D. polymorpha*, найденных в истоке в. Волхов, не превышали 28 мм. Наибольшее количество экземпляров приходилось на размеры от 3 до 5 мм и от 19 до 26 мм (рис. 3).

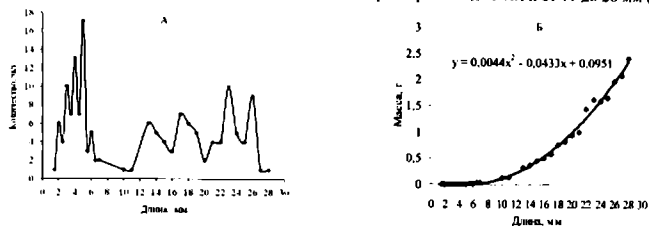


Рис. 3. Размерный состав популяции (А) и кривая соотношения между длиной и весом *D. polymorpha* (Б) в истоке р. Волхов в мае 2008 г.

По-видимому, в истоке р. Волхов дрейссена находит наиболее благоприятные условия обитания: постоянный принос с током воды кислорода и питательных веществ.

Сопоставление количественных показателей развития дрейссены, полученных в последнее время, с показателями прошлых лет затруднено, поскольку прежними исследователями численность и биомасса дрейссены не приводилась отдельно, а давалась вместе с другими крупными моллюсками, как «некормовой бентос» (Домрачев, 1926; Ююфе, 1948; Лукьянова, 1974).

Заключение

В пределах озера Ильмень распределение дрейссены в первую очередь зависит от характера грунта. Наибольшего развития моллюск достигал в истоке р. Волхов, где были обнаружены наибольшие популяции взрослых особей. В значительных количествах дрейссена встречалась в литорали. На илах профундали дрейссена практически отсутствовала или встречалась редко на раковинах живых моллюсков семейства *Unionidae*. Количественные показатели развития дрейссены в промежуточной зоне были в основном низкими, за исключением некоторых лет.

Как и в ходе предыдущих исследований, угнетающего действия популяций дрейссены на остальной бентос озера Ильмень замечено не было.

Список литературы

- Домрачев П. Ф. Рыбохозяйственная оценка биологической продуктивности оз. Ильмень // Материалы по исследованию р. Волхов и его бассейна, Вып. 10, Ч. 3, Гос. гидролог. инст., Л. 1926. С. 105–159.
- Ююфе Ц. И. Донная фауна крупных озер Балтийского бассейна и ее рыбохозяйственное значение. Изв. ВНИОРХ, 1948. Т. 26, Вып. 2. С. 89–144.
- Качанова А. А. О росте *Dreissena polymorpha* Pall. в Учинском водохранилище и каналах Московодопровода // Учинское и Можайское водохранилища, изд. МГУ, 1963. С. 226–234.
- Лукьянова В. П. Бентос оз. Ильмень, его продукция и использование рыбами. Автореф. канд. дис. Л. 1974. 20 с.
- Лукьянова В. П. Донная фауна оз. Ильмень (по данным 1968–1971 гг.) // Изв. ГосНИОРХ, Т. 86. 1974. С. 46–53.

Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресноводных водоемах. Зообентос и его продукция. Л., 1983. 52 с.

Скворцов А. С. Современное распространение *Dreissena polymorpha* Pallas в России // Ежегодн. Волжской биол. ст., Т. 3. (Тр. Саратов. общ. естествоиспыт.), Т. 4, в. 2. 1903. С. 205–250.

СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИИ *DREISSENA POLYMORPHA* РЕКИ МАЛАЯ КОКШАГА

Бедова П.В.

Марийский государственный университет, г. Йошкар-Ола, Россия.

bedova@marsu.ru

Dreissena polymorpha (Pallas, 1771) широко известный моллюск, обитает на различных глубинах, местами образуя огромные скопления, обрастая камни, сваи и различные гидротехнические сооружения, а также водотоки, трубы, проводящие воду к турбинам и защитные решетки. Это затрудняет водоснабжение и требует больших затрат для очистки.

С другой стороны, дрейссена, обладающая хрупкой раковиной, служит пищей моллюсковым рыбам, охотно поедается водоплавающими птицами. Кроме того, фильтрационная способность дрейссены при ее массовом распространении имеет колоссальное значение в процессе естественного очищения водоема.

Дрейссена является единственным пресноводным пластинчатожаберным моллюском, откладывающим яйца в воду и сохранившим пелагическую личинку – велигер. Эти особенности развития объясняются недавним вселением ее в пресные воды. В Республике Марий Эл моллюски рода *Dreissena* обитают в р. Волга (Чебоксарское водохранилище) и по литературным данным в р. Ветлуга (Скворцов, 1924). Для реки Малая Кокшага виды этого рода ранее не указывались.

При проведении гидрохимических исследований в 1994 г. на реке Малая Кокшага нами обнаружены единичные экземпляры дрейссены на участке реки в Сомбатейском микрорайоне. Причины, способствовавшие проникновению дрейссены в данный водоем установить довольно проблематично. Дело в том, что моллюск заселил не устьевой участок реки, а участок, протекающий в черте города Йошкар-Ола (столица Республики Марий Эл). Возможно, появлению дрейссены в водоеме способствовали перелетные птицы, возможно, она попала сюда с судном, которое планировали использовать в 1992 г. как прогулочное для отдыха горожан. Это судно было приобретено одним из предпринимателей и отбуксировано с Чебоксарского водохранилища.

До настоящего времени состояние популяции дрейссены в реке Малая Кокшага не изучено, хотя известно, что во вновь заселяемых водоемах распространение дрейссены носит взрывообразный характер, наблюдающийся при естественном или искусственном вселении вида в новые условия, где он занимает новую экологическую нишу.

В связи с этим целью наших исследований было изучение структуры популяции *D. polymorpha* реки Малая Кокшага в черте города Йошкар-Ола. Для достижения цели были поставлены следующие задачи: 1. Изучить распространение дрейссены в реке Малая Кокшага и типы поселений исследуемого вида. 2. Определить численность и биомассу популяции дрейссены в р. Малая Кокшага в черте города Йошкар-Ола. 3. Выявить размерную структуру *D. polymorpha* р. Малая Кокшага на исследуемом участке.

Река Малая Кокшага является левым притоком р. Волги (от устья), берет начало в Кировской области и впадает в реку Волгу с левого берега в Республике Чувашия. По типу питания р. Малая Кокшага относится к рекам Восточно-европейского типа и характеризуется резко выраженным половодьем, наличие стока в течение всего года, низкой летней и зимней меженью, устойчивым ледяным покровом (Иванов, 1992).

В летний период 2006 г., через 12 лет после обнаружения вида вселенца в р. Малая Кокшага нами проведены подробные исследования по изучению современного состояния популяции *D. polymorpha* в черте города Йошкар-Ола от станции водозабора до плотины. В 2006 г. на реке было установлено 10 станций по обоим берегам, 5 станций выше по течению от места первой находки единичных экземпляров (магазин «Савария») и 5 станций ниже по течению до городской плотины. В 2007 г. в летний период исследования проводили только ниже по течению от места находки единичных экземпляров до очистных сооружений. Было установлено 7 станций. В летний период 2006 г. отбор моллюсков проводился с глубины 1 м., в 2007 г. – с глубины 2 м.

Материал отбирался методом учетных площадок (Жадин, 1952). Нами были исследованы численность и биомасса дрейссены, проведены измерения некоторых основных линейных параметров

раковин: длина, высота и ширина. Для изучения направленности формообразования раковин был рассчитан индекс отношения высоты к ширине (Н/Ш).

Полученные результаты свидетельствуют о том, что в 2006 г. на станциях выше по течению от места первой находки *D. polymorpha* не обнаружена, поэтому нами учитываются только 5 станций, р. Малая Кокшага представлены в табл. 1.

Распределение *D. polymorpha* по станциям очень неравномерное. Это связано с наличием или отсутствием субстрата на станциях, т.к. дрейссена ведет прикрепленный образ жизни. На исследуемых участках р. Малая Кокшага мало субстрата (веток, остатков древесины, камней), соответственно личинки дрейссены испытывают трудности при оседании. Разрозненные поселения *D. polymorpha* находили на полиэтиленовых пакетах и на раковинах других видов моллюсков (беззубки, живородки). Из-за рыхлого грунта дрейссена в р. Малая Кокшага чаще встречается в поселениях типа друз, либо при смыкании друз в виде небольших агрегаций. Это отмечается из-за недостатка субстрата. Для нормальной жизнедеятельности таким типам поселений необходима постоянно движущаяся вода, для создания оптимального кислородного режима и обеспечения пищей.

Таблица 1. Количественные характеристики популяции *D. polymorpha* в р. Малая Кокшага

станция Показатели	Июнь 2006 г.					Июнь 2007 г.						
	1	2	3	4	5	1	2	3	4	5	6	7
Численность, экз/м ²	2	35	120	2	7	124	131	195	72	201	160	50
Биомасса, г/м ²	3.0	15.0	60.0	1.4	3.0	62.0	72.6	95.0	32.0	92.0	151	32.0
Доля раковин с индексом Н/Ш>1, % от общей численности	0	88.6	71.7	50.0	71.4	59.1	56.5	72.3	66.7	67.7	50.0	41.4

Примечание: 2006 г. Станции: 1 – Ледовый дворец; 2 – М-н Ширияково; 3 – Городская плотина; 4 – Сосновая роша; 5 – Вантовый мост. 2007 г. Станции: 1 – М-н Ширияково (1); 2 – М-н Ширияково (2); 3 – М-н Ширияково (3); 4 – Сосновая роша (1); 5 – Сосновая роша (2); 6 – Очистные сооружения; 7 – Вантовый мост.

В летний период 2006 г. было выявлено, что численность и биомасса *D. polymorpha* максимальны на ст. 3 (табл. 1). Только на этой учетной площадке встречен такой тип поселений как друзы, течение воды здесь быстрое, что благоприятно влияет на жизнедеятельность дрейссены. А наименьшее количество особей зарегистрировано на станциях 1 и 4, где найдено всего по 2 экземпляра, которые в качестве субстрата использовали кирпичики и других моллюсков. Тип поселения *D. polymorpha* на этих учетных площадках относится к разрозненному. Средняя численность по исследуемому участку реки на глубине 1 м составила 33 ± 23 экз./м², средняя биомасса 16.5 ± 11.1 г/м².

В июле 2007 г. максимальная численность дрейссены была на ст. 5, которая располагалась на повороте реки, где течение увеличивается, что благоприятно влияет на рост *D. polymorpha*. Все найденные здесь особи дрейссены были обнаружены на других моллюсках. Одного экземпляра на данной станции были не крупные и максимальная биомасса зарегистрирована на ст. 6. На станциях 7 и 4, которые характеризуются стоячей водой, зарегистрированы наименьшие количественные показатели (табл. 1). Средняя численность и биомасса дрейссены в 2007 г. составила соответственно 133 ± 22 экз./м² и 76.6 ± 15.6 г/м². По-видимому, условия обитания в р. Малая Кокшага не способствуют интенсивному развитию *D. polymorpha*, что связано с отсутствием подходящего количества субстрата и наличием илистого грунта.

При изучении размерной структуры популяции *D. polymorpha* выяснилось, что собранные нами в 2006 году в р. Малая Кокшага в черте города Йошкар-Ола особи дрейссены имели длину раковины от 5 мм до 26 мм. Разделив все собранные экземпляры, по длине раковин на три размерные группы: 1 группа – от 5 до 15 мм, 2 – от 16 до 25 мм, 3 – от 26 до 30 мм, получили, что в 2006 г. в первой размерной группе относятся 65 % собранных моллюсков, во второй – 34 %, к третьей – 1 % (табл. 2). Всего в летний период 2006 г. было измерено 165 экземпляров. Наибольшее количество особей дрейссены (107 шт.) имели длину от 5 до 15 мм.

Собранные нами в 2007 г. в реке Малая Кокшага дрейссены имели длину раковины от 5 мм до 31 мм (табл. 3). Разделив все собранные экземпляры по длине раковин на четыре размерные группы: 1 группа – от 5 до 15 мм, 2 – от 16 до 25 мм, 3 – от 26 до 30 мм, 4 – от 31 до 35 мм, получили, что к

первой размерной группе относятся 35% собранных особей, ко второй – 61%, к третьей – 3%, к четвертой – 1%. В целом в 2007 г. было проведено измерение 933 экземпляров *D. polymorpha*, из них 569 имели длину от 16 до 25 мм (табл. 3).

Таблица 2. Количественное и процентное соотношение размерных групп *D. polymorpha* в р.Малая Кокшага в черте города Йошкар-Ола летом 2006 г.

Размерные группы, мм	5–15	16–25	26–30	Всего
Количество экземпляров	107	56	2	165
% от общей численности	65	34	1	100

Таблица 3. Количественное и процентное соотношение размерных групп *D. polymorpha* в реке Малая Кокшага в черте города Йошкар-Ола летом 2007 г.

Размерные группы, мм	5–15	16–25	26–30	31–35	всего
Количество экземпляров	327	569	28	9	933
% от общей численности	35	61	3	1	100

По данным А.А. Качановой (1963), в распространении моллюсков по глубинам наблюдается определенная закономерность. С увеличением глубины увеличивается и размер преобладающих по численности моллюсков. Из всех собранных нами дрейссен, при среднем значении длины раковин 15.8 ± 1.6 мм, наибольшее количество экземпляров (65%) имеют длину 5–15 мм. Полученные в 2007 г. результаты также подтверждают данные А.А. Качановой, при среднем значении длины раковин *D. polymorpha* 17.2 ± 1.8 мм, наибольшее количество экземпляров (61%) имеют длину от 16 до 25 мм. Относительно небольшое количество особей в литорали объясняется ежегодной гибелью моллюсков на глубине менее 1.5 м вследствие колебания уровня воды.

Определение индекса соотношения высоты и ширины позволяет характеризовать направленность формообразования раковины моллюска, в тех или иных условиях среды. При высоких скоростях течения, у моллюсков формируется раковина с высотой больше ее ширины, при замедленном – высота раковины меньше ширины.

Анализируя изменение индекса Н/Ш по станциям в 2006 г., можно заключить, что только на ст. 1 все найденные особи имели индекс $H/Ш < 1$ (течение замедленное). На всех остальных учетных площадках более 50% особей имели индекс $H/Ш > 1$ (табл. 1). Из семи учетных площадок, исследуемых в 2007 г., только на ст. 7 было менее 50 % особей с индексом $H/Ш > 1$ (табл. 1).

По данным 2006 г. (в целом по исследуемому участку) отношение $H/Ш > 1$ имели 74.1% особей, следовательно, на глубине 1 метра течение быстрое. По данным 2007 г. отношение $H/Ш > 1$ имели 61.3% особей. Это говорит о том, что на глубине 2 м в р. Малая Кокшага течение быстрое, но медленнее чем на глубине 1 м.

Таким образом, результаты проведенных исследований по изучению структуры популяции *D. polymorpha* в р. Малая Кокшага в черте города Йошкар-Ола позволяют сделать следующие выводы:

1. Распространение *D. polymorpha* в р. Малая Кокшага шло вниз по течению от места находки первых экземпляров. Это подтверждает, что дрейссена вселилась в водоем с прогулочным катером в 1992 г. В настоящее время основным типом поселений дрейссены на исследуемом участке являются разрозненные особи и дружки.

2. Спустя 12 лет после вселения вида *D. polymorpha* в р. Малая Кокшага средняя численность дрейссены составляла 33 ± 23 экз./м², средняя биомасса 16.5 ± 11.1 г/м² (глубина 1 м). В июне 2007 г. аналогичные показатели дрейссены составили соответственно 133 ± 22 экз./м² и 76.6 ± 15.6 г/м² (глубина 2 м). Численность и биомасса дрейссены увеличивается с глубиной, т.к. до 1 м уровень воды в исследуемом водоеме меняется в течение года, что неблагоприятно сказывается на организмах-обитателях *D. polymorpha*.

3. В р. Малая Кокшага преобладают особи дрейссены средней размерной группы. Это говорит о том, что популяция на исследуемой реке молодая.

4. По исследуемой территории р. Малая Кокшага индекс отношения высоты раковины к ее ширине ($H/Ш$) > 1 за 2006 г. имели 74.1% особей, за 2007 г. – 61.3% особей. Формообразование раковин *D. polymorpha* в р. Малая Кокшага идет в высоту (формирование популяции происходит при довольно высокой скорости течения).

Работа выполнена при поддержке гранта МарГУ (задание Минобробразования РФ)

Список литературы

- Жадин В.И. Моллюски пресных и солоноватых вод СССР. М.: Изд-во Академии наук СССР, 1952. 278 с.
Иванов Н. В. География Марийской АССР. Йошкар-Ола: Марийское книжное изд-во, 1992. 104 с.

Качанови А.А. О росте *Dreissena polymorpha* Pallas в Учинском водохранилище и каналах Мосводо-
провода // Учинское и Можайское водохранилища. М.: Наука, 1963. С. 226–234.
Скворцов А.А. Материалы к фауне личиночных форм трематод в моллюсках рек Волги и Ветлуги. М.:
Наука, 1924. 201 с.

RANGE EXPANSION OF *DREISSENA* SPECIES IN THE USA

Benson Amy J.

U.S. Geological Survey, 7920 NW 71st Street, Gainesville, Florida, USA 32653

Zebra mussels, *Dreissena polymorpha*, and quagga mussels, *Dreissena rostriformis bugensis*, continue to expand their ranges in the United States. Reports of confirmed observations and collections of *Dreissena* species from various government agencies were compiled and placed in the Nonindigenous Aquatic Species Database (<http://nas.er.usgs.gov/>). Based on this compilation of reports, the upper Mississippi River and Great Lakes are the most highly invaded basins in the country for two *Dreissena* species present. *Dreissena polymorpha* have been detected in over 500 small lakes and rivers in these two basins since their arrival to North America about 1986. In 2007, the quagga mussel was discovered in a reservoir on the Colorado River in a southwest desert region. This was very significant as it was the first time a species of *Dreissena* was found west of the North American Continental Divide. Soon thereafter, they were detected below the reservoir's dam in the river and in a large aqueduct supplying water for the cities of San Diego and Los Angeles, California. Both species have been found in California in 11 reservoirs. The distributions of the two species now span across the entire United States from New York to California, and from Minnesota to Louisiana in mid-section of the country.

ОСНОВНЫЕ ПУТИ РЕШЕНИЯ ПРОБЛЕМЫ БОРЬБЫ С ДРЕЙССЕНОЙ: СРАВНИТЕЛЬНАЯ ОЦЕНКА МЕТОДОВ.

Быкова С.Н., Вербицкий В.Б.

Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанова РАН

152742 Ярославская область, Некоузский район, п. Борок.

E-mail: snb@ibiw.yaroslavl.ru

На данный момент существует множество методов борьбы с дрейссеной. Однако абсолютное большинство из них не приемлемы для применения в природных условиях с экологической точки зрения. Поэтому проблема разработки экологически безопасных методов в соответствии со стандартными санитарно-гигиеническими ПДК Минздрава Российской Федерации и рыбохозяйственными ПДК Минэкологии остается по-прежнему острой. Чаще всего необходимость борьбы с дрейссеной возникает на АЭС, где из-за образования органических отложений возникают большие экономические потери. Теплопроводность органических отложений гораздо ниже минеральных, поэтому даже незначительный слой может быть по экономическим потерям эквивалентен преобладающему минеральному слою. Для предотвращения органических отложений необходимо уничтожение биологических примесей в охлаждающей воде. Образование друз двусторчатых моллюсков около или в пределах водозаборных сооружений систем охлаждения угрожает работе циркуляционных насосов. Кроме того, в стадии велигера дрейссена проходит через системы водозабора и оседает в пределах системы охлаждения: трубопроводов, конденсаторов, турбин, теплообменников, охладителей и т.д. Молодь моллюсков может полностью покрывать площадь поверхности труб. Образование нароста является препятствием потоку воды через трубы. Особенно уязвимы трубы небольшого размера. Из наиболее действующих физических, химических и биологических методов лишь некоторые можно применить на практике (табл. 1).

Доступные поверхности подвергают периодической механической очистке дистанционными инструментами с помощью аквалангистов (Claudi, Mackie, 1994). Но подобная обработка невыполнима для оборудования, включающего трубопроводы малого диаметра или недоступные зоны. Данный метод не может предотвратить поступление велигеров в системы охлаждения и требует остановки работы. Для некоторого оборудования применяют осушение, но для этого также необходимо прекращение подачи воды на длительный период (Mackie et al., 1989). Создание недостатка кислорода (анаэробных условий) является одним из изученных методов для уничтожения дрейссены (Михеев, 1964). Однако, без доступа кислорода при 20 °С дрейссена способна жить несколько суток, сомкнув створки. Использование этого метода целесообразно проводить при более высокой температуре.

Проведенные нами исследования показали, что недостаток кислорода в сочетании с изменением состава воды дает более быстрый эффект. В процессе разложения большого количества дрейссены при температуре 30 °С в воду выделяются токсичные вещества, которые оказывают губительное действие на живых моллюсков. 100%-ная гибель дрейссены наступает через 44 часа воздействия (табл. 2). Данный метод, как и ряд других физических и химических методов, экономически невыгоден, но в целях избежания загрязнения окружающей среды может стать основой для разработки синтетических аналогов. Повышение температуры оказывает губительное влияние на моллюсков дрейссены. Показано, что достаточно 60 мин при 40 °С для эффективной борьбы с дрейссеной. Применение данного метода ограничено негативным влиянием повышенной температуры на многие оборудование и возможно только в определенных зонах систем охлаждения (Claudi, Mackie, 1994; Fong et al., 1995).

Таблица 1. Основные методы борьбы с дрейссеной

Физические		Химические		Биологические
Механическая очистка	+	Ионы меди и др. металлов		Синезеленые водоросли
Скорость потока воды		Электрохимическая защита		Морепродукты и репелленты
Повышение температуры	+	Электролиз воды		Рыбы
Электрический ток	+	Детергенты		Крыбы
Ультразвук	+	Минеральный состав воды		Черепашки
Вакуум		Фенол		Паразиты
Осушение	+	Аммиачная селитра		Лемматоксин (Эндод)
Насыщенные газы		Хлор, бром, озон	+	Бактерии
Анаэробные условия	+	Калий, кальций		
Демонизация воды		pH воды, кислоты		
Низкая соленость		Гипохлорид натрия		
УФ-излучение	+	Полимеры		
Вибрация		Пестициды		
Гидродинамическая кавитация		Неокисляющие моллюскоциды	+	
		Пентахлорфенол		
		Соединения аммония		
		Перманганат калия	+	
		Углекислый газ		
		Перекись водорода	+	
		Алюминий, как коагулянт		

Примечание: «+» – методы, применяемые на практике.

Таблица 2. Скорость гибели дрейссены при 30 °С под воздействием продуктов ее разложения

Время воздействия, час	Содержание O ₂ , мг/л	Количество погибших моллюсков, %
12	1.5	13
17	1.3	34
21	1.3	52
26	1.1	53.5
34	0.8	72.5
41	1	86.5
44	0.8	100

В 60-х годах во многих отраслях нашли применение работы с использованием ультразвуковых установок (Эльпигнер и др., 1957; Breitig, 1961; Дыга, 1966; Лубянова и др., 1988; Каратаев и др., 1998). Экспериментально-производственное испытание по воздействию ультразвука на личинки дрейссены показало, что при скорости воды от 0.005 до 0.01 м/сек, частоте ультразвуковых колебаний 21–22 кГц, выходном напряжении генератора от 410 до 438 В и интенсивности излучаемого ультразвука 1.91 Вт/кв.см максимальный процент поражения личинок составляет 99.4–100, минимальный – 71.6%. Оставшиеся в живых облученные личинки дрейссены через двое суток погибают. Этот способ защиты использовали на Днепропетровском металлургическом заводе.

Для уничтожения обрастаний дрейссены на различных открытых поверхностях – на сороудерживающих решетках гидроэлектростанций или водозаборов и прочих поверхностях В.А. Шетняковым в 1961 г. был предложен и поддержан другими исследователями метод по применению электрического тока промышленной частоты в температурном режиме (Шетняков, 1961, Кирпиченко и др., 1963). При повышении температуры воды поражение дрейссены идет быстрее. Однако, автор считает что при защите мощных систем такой способ борьбы нерентабелен, но вполне приемлем при небольших расходах воды.

Среди химических методов борьбы предлагается использование активных форм кислорода, которые вследствие своей реакционной способности проявляют неизбирательное биоцидное действие и быстро инактивируются в воде до нейтральных продуктов. Обладая повышенной свободной энергией по сравнению с растворенным в воде (триплетным) кислородом, они являются соединениями, способными к реакции и могут повреждать биологически важные молекулы и структуры. Поэтому на их основе есть возможность создания экологически безопасной защиты от обрастания (Равкин, 1998). Из шести активных форм кислорода: озона, синглетного кислорода, одновалентного восстановленного кислорода (в ионизированной форме анкион-радикал кислорода), пергидроксильного радикала, гидроксильного радикала и перекиси водорода озон не применяют из-за высокой стоимости его получения и несовместимости со структурными и химическими элементами конструкции. Применение перекиси водорода как и брома, и перманганата калия ограничивается либо дороговизной, либо запретом к применению в окружающей среде, или непрактичностью для применения в системах охлаждения.

Наиболее популярным и эффективным окисляющим агентом является хлор. Метод хлорирования является достаточно экономным. При непрерывном хлорировании достаточно подачи 0.1 мг/л хлора, при разовой обработке – 5 мг/л, для периодического хлорирования достаточно 2 мг/л по 30 мин через 12 часов. Метод хлорирования широко применяют в Европе, США, Канаде. Недостатками метода являются высокая коррозионность и экологическая опасность (Вуге, 1974).

В настоящее время активно разрабатываются и применяются химические методы, направленные на применение неокисляющих химических веществ и действующие на моллюсков в небольших концентрациях. В США с 1990 г. в промышленности используется биоцид "Кламтрол СТ-1", который в свою формулу включает два поверхностно-активных вещества – хлорид алкилдиметилбензиламмония и гидрохлорид додецилгуанидин. 10 мг/л такого вещества содержит 1.3 мг/л активного ингредиента. Исследователи считают, что данный биоцид быстро влияет на моллюсков и при этом не выделяет в окружающую среду побочных канцерогенных продуктов (Lyons & al., 1990; McMahon et al., 1993). При концентрации 10 мг/л и температуре 20 °C гибель дрейссены происходит за 12-14 ч. При снижении температуры действие моллюскоцида замедляется.

Являются зарегистрированными и используются как моллюскоциды для проточных и повторно циркулирующих систем охлаждения и другие биоциды: Н – 130, Bulab – 6002 (Poly [oxyethylene (dimethyliminio) полиэтилен (dimethyliminio) этиленовое двухлористое соединение. В их состав входит активный компонент четвертичного аммония (polyquaternary ammonium) (Martin et al., 1993). Проведенные нами исследования по влиянию биоцидов "Полисепт" и "Цитокс", являющихся также гуанидиновыми соединениями, на скорость гибели моллюска *Dreissena*, показали что при 30 °C биоциды действуют гораздо быстрее, чем при 20 °C (табл. 3).

Таблица 3. Эффективность воздействия биоцидов при температуре 30 °C и 20 °C

Количество вещества, мг/л	"Полисепт"		"Цитокс"
	при 30 °C	При 20 °C	при 20 °C
	Время до наступления 100% гибели моллюсков, час		
0.05	52	Не изучено	Не изучено
0.1	40	Не изучено	Не изучено
0.2	35	Не изучено	Не изучено
0.5	26	Не изучено	Не изучено
1	25	49	33
2.5	Не изучено	42	29
5	22	38	24
10	6	Не изучено	Не изучено
100	2.5	Не изучено	Не изучено

Несомненно, использование подобных моллюскоцидов в борьбе с дрейссеной является одной из перспективных разработок настоящего времени. Ведутся научные исследования применения данных моллюскоцидов с определенным периодом воздействия (McMahon et al., 1996).

Таким образом, совершенствование методов борьбы с дрейссеной успешно продолжается. Трудности, возникающие в применении методик, связаны, прежде всего, с конкретными условиями их проведения. По-прежнему существуют основные препятствия в борьбе с дрейссеной: 1) закрытие створок на длительный срок при контакте с отравляющим веществом; 2) наличие биссусных нитей у моллюсков. Даже после гибели, дрейссена некоторое время остается прикрепленной к субстрату, что вызывает необходимость применения механической чистки, либо увеличения скорости потока воды. Поэтому эти вопросы необходимо учитывать при создании новых экологически безопасных методов борьбы с дрейссеной.

Список литературы

- Дыга А.К. Биологические обростания гидросооружений промышленных предприятий на Днепропетровском водохранилище (оз. Ленина) и способы их предупреждения // Автореф. канд. дис. Днепропетровск. 1966. 19 с.
- Кирпиченко М.Я., Михеев В.П., Штерн Е.П. Действие электрического тока на личинок дрейссены и планктонных рачков при малых экспозициях // Матер. по биологии и гидрологии волжских водохранилищ. М.-Л.: АН СССР. 1963. С. 22-27.
- Лубянова В.И., Нороха Ю.М., Емец Г.П., Кузьмин С.А. Изменение некоторых физиологических функций моллюсков дрейссены при ультразвуковом воздействии // Деп. в ВИНИТИ 20.09.88, № 7055-В88. Киев. 1988. 8 с.
- Михеев В.П. О скорости отмирания дрейссены в анаэробных условиях // Биология дрейссены и борьба с ней. 1964. С. 76-80.
- Раушкин А.И., Смирнов Б.Р., Онищенко В.А. Защита от обростания активными формами кислорода // В кн.: Изучение процессов морского обростания и результаты методов борьбы с ним. Л., 1987. С. 85-90.
- Шетняков В.А. Действие электрического тока на колонии дрейссены // Бюлл. ин-та биологии водохранилищ АН СССР. 1961. №10. С. 22-27.
- Эльпинер И.Е., Фейгина З.С. Ультразвуковые волны в борьбе с гидробионтами // Водоснабжение и санитарная техника. 1957. №8. С.14-16.
- Breitag G. *Dreissena polymorpha* Pall. als Schädling in Kraft Industrieanlagen Norddeutschlands und Versuche zu ihrer Bekämpfung mit Ultraschall // Verh. Internat. Verein. Limnol. Bd. 14. 1961. P. 690-694.
- Byne P. Chlorination prevents marine growths // Oil and Gas, J. 1974. Vol. 72. № 18. 189 p.
- Claudi R., Mackie L. Practical manual for zebra mussel monitoring and control. Lewis Publ., Boca Raton, FL. 1994. P. 256.
- Fong P.P., Kyoizuka, K., Duncan, J., Rynkowski, S., Mekasha, D., and Ram, J.L. The effect of salinity and temperature on spawning and fertilization in the zebra mussel *Dreissena polymorpha* from North America // Biol. Bull. 1995. V. 189. P. 320-329.
- Karataev A.Y., Burlakova L.E., Padilla D.K. Physical factors that limit the distribution and abundance of *Dreissena polymorpha* (Pall.) // J. of Shellfish Res. 1998. № 17 (3). P. 1219-1235.
- Lyons L.A., Petrille J.C., Donner S.P., Fobes R.L., Lehmann F., Althouse P.W., Wall L.T., Post R.M., Buerger W.F. New treatment employing a molluscicide for macrofouling control of Zebra Mussels in cooling systems // American Power Conference Illinois Institute of Technology, April, 1. 1990. 325 p.
- Mackie G. L., Gibbons W. N., Muncaster B., Gray I. The zebra mussel, *Dreissena polymorpha*: A synthesis of European experiences and a preview for North America // A report for the Ontario Ministry of Environment, Water Resources Branch, Great Lakes Section by B.A.R. Environmental. Available from Queen's Printer, Toronto. ISBN No. 0-7729-5647-2. 1989. 76 p.
- Martin I.D., Mackie G.L., Baker M.A. Control of the biofouling mollusc, *Dreissena polymorpha* (Bivalvia: Dreissenidae), with sodium hypochlorite and with polyquaternary ammonia and benzothiazole compounds // Archives of Environmental Contamination and Toxicology. 1993. № 24. P. 381-388.
- McMahon R.F., Shipman B.N., Long D.P. Laboratory efficacies of nonoxidizing molluscicides on the zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) and the Asian Clams (*Corbicula fluminea*) // IN: Zebra mussels: Biology, Impacts and Control. Lewis Publishers. 1993. P. 575-598.
- McMahon R.F., Chuse R.A. Investigation of the efficacy of Semicontinuous application of nonoxidizing molluscicide for control of Macrofouling by Zebra Mussels (*Dreissena polymorpha*) and Asian Clams (*Corbicula fluminea*), University of Texas // Reprinted from "Zebra Mussels and Other Aquatic Nuisance Species." Ed. by Frank D'itri. Ann Arbor Press. 1996. 16 P.

Для уничтожения обрастаний дрейссены на различных открытых поверхностях – на сороудерживающих решетках гидроэлектростанций или водозаборов и прочих поверхностях В.А. Шетяковский в 1961 г. был предложен и поддержан другими исследователями метод по применению электрического тока промышленной частоты в температурном режиме (Шетяков, 1961, Кирпиченко и др., 1963). При повышении температуры воды поражение дрейссены идет быстрее. Однако, автор считает что при защите мощных систем такой способ борьбы нерентабелен, но вполне приемлем при небольших расходах воды.

Среди химических методов борьбы предлагается использование активных форм кислорода, которые вследствие своей реакционной способности проявляют неизбирательное биоцидное действие и быстро инактивируются в воде до нейтральных продуктов. Обладая повышенной свободной энергией по сравнению с растворенным в воде (трипелетным) кислородом, они являются соединениями, способными к реакции и могут повреждать биологически важные молекулы и структуры. Поэтому на их основе есть возможность создания экологически безопасной защиты от обрастания (Райкин, 1998). Из шести активных форм кислорода: озона, синглетного кислорода, одновалентного восстановленного кислорода (в ионизированной форме анион-радикал кислорода), пергидроксильного радикала, гидроксильного радикала и перекиси водорода озон не применяют из-за высокой стоимости его получения и несовместимости со структурными и химическими элементами конструкций. Применение перекиси водорода как и брома, и перманганата калия ограничивается либо дороговизной, либо запретом к применению в окружающей среде, или непрактичностью для применения в системах охлаждения.

Наиболее популярным и эффективным окисляющим агентом является хлор. Метод хлорирования является достаточно экономным. При непрерывном хлорировании достаточно подачи 0.1 мг/л хлора, при разовой обработке – 5 мг/л, для периодического хлорирования достаточно 2 мг/л по 30 мин через 12 часов. Метод хлорирования широко применяют в Европе, США, Канаде. Недостатками метода являются высокая коррозионность и экологическая опасность (Буле, 1974).

В настоящее время активно разрабатываются и применяются химические методы, направленные на применение неокисляющих химических веществ и действующих на моллюсков в небольших концентрациях. В США с 1990 г. в промышленности используется биоцид "Кламтрол СТ-1", который в свою формулу включает два поверхностноактивных вещества – хлорид алкилдиметилбензиламмоний и гидрохлорид додецилгуанидин. 10 мг/л такого вещества содержит 1.3 мг/л активного ингредиента. Исследователи считают, что данный биоцид быстро влияет на моллюсков и при этом не выделяет в окружающую среду побочных канцерогенных продуктов (Lyons & al., 1990; McMahon et al., 1993). При концентрации 10 мг/л и температуре 20 °C гибель дрейссены происходит за 12-14 ч. При снижении температуры действие моллюскоцида замедляется.

Являются зарегистрированными и используются как моллюскоциды для проточных и повторно циркулирующих систем охлаждения и другие биоциды: Н – 130, Bulab – 6002 (Poly (oxyethylene (dimethyliminio) полиэтилен (dimethyliminio) этиленовое двухлористое соединение. В их состав входит активный компонент четвертичного аммония (polyquaternary ammonium) (Martin et al., 1993). Проведенные нами исследования по влиянию биоцидов "Полисепт" и "Цитокс", являющихся также гуанидиновыми соединениями, на скорость гибели моллюска *Dreissena*, показали что при 30 °C биоциды действуют гораздо быстрее, чем при 20 °C (табл. 3).

Таблица 3. Эффективность воздействия биоцидов при температуре 30 °C и 20 °C

Количество вещества, мг/л	"Полисепт"		"Цитокс"
	при 30 °C	При 20 °C	при 20 °C
	Время до наступления 100% гибели моллюсков, час		
0.05	52	Не изучено	Не изучено
0.1	40	Не изучено	Не изучено
0.2	35	Не изучено	Не изучено
0.5	26	Не изучено	Не изучено
1	25	49	33
2.5	Не изучено	42	29
5	22	38	24
10	6	Не изучено	Не изучено
100	2.5	Не изучено	Не изучено

Несомненно, использование подобных моллюскоцидов в борьбе с дрейссеной является одной из перспективных разработок настоящего времени. Ведутся научные исследования применения данных моллюскоцидов с определенным периодом воздействия (McMahon et al., 1996).

Таким образом, совершенствование методов борьбы с дрейссеной успешно продолжается. Трудности, возникающие в применении методик, связаны, прежде всего, с конкретными условиями их проведения. По-прежнему существуют основные препятствия в борьбе с дрейссеной: 1) закрытие створок на длительный срок при контакте с отравляющим веществом; 2) наличие биссусных нитей у моллюсков. Даже после гибели, дрейссена некоторое время остается прикрепленной к субстрату, что вызывает необходимость применения механической чистки, либо увеличения скорости потока воды. Поэтому эти вопросы необходимо учитывать при создании новых экологически безопасных методов борьбы с дрейссеной.

Список литературы

- Дыга А.К. Биологические обрастания гидросооружений промышленных предприятий на Днепропетровском водохранилище (от. Ленина) и способы их предупреждения // Автореф. канд. дис. Днепропетровск. 1966. 19 с.
- Кирпиченко М.Я., Михеев В.П., Штерн Е.П. Действие электрического тока на личинок дрейссены и планктонных рачков при малых экспозициях // Матер. по биологии и гидрологии волжских водохранилищ. М.-Л.: АН СССР. 1963. С. 22-27.
- Лубянова В.И., Нороха Ю.М., Емец Г.П., Кузьмин С.А. Изменение некоторых физиологических функций моллюсков дрейссены при ультразвуковом воздействии // Деп. в ВИНТИ 20.09.88, № 7055-В88. Киев. 1988. 8 с.
- Михеев В.П. О скорости отмирания дрейссены в анаэробных условиях // Биология дрейссены и борьба с ней. 1964. С. 76-80.
- Раушкин А.Н., Смирнов Б.Р., Онищенко В.А. Защита от обрастания активными формами кислорода // В кн.: Изучение процессов морского обрастания и результаты методов борьбы с ним. Л., 1987. С. 85-90.
- Шеткинов В.А. Действие электрического тока на колонии дрейссены // Бюлл. ин-та биологии водохранилищ АН СССР. 1961. №10. С. 22-27.
- Эльпинер И.Е., Фейгина З.С. Ультразвуковые волны в борьбе с гидробионтами // Водоснабжение и санитарная техника. 1957. №8. С.14-16.
- Breitag G. *Dreissena polymorpha* Pall. als Schädling in Kraft Industrieanlagen Norddeutschlands und Versuche zu ihrer Bekämpfung mit Ultraschall // Verh. Internat. Verein. Limnol. Bd. 14. 1961. P. 690-694.
- Byne P. Chlorination prevents marine growths // Oil and Gas, J. 1974. Vol. 72. № 18. 189 p.
- Claudi R., Mackie L. Practical manual for zebra mussel monitoring and control. Lewis Publ., Boca Raton, FL. 1994. P. 256.
- Fong P.P., Kyoizuka K., Duncan J., Rynkowski S., Mekasha D., and Ram J.L. The effect of salinity and temperature on spawning and fertilization in the zebra mussel *Dreissena polymorpha* from North America // Biol. Bull. 1995. V. 189. P. 320-329.
- Karataev A.Y., Burlakova L.E., Padilla D.K. Physical factors that limit the distribution and abundance of *Dreissena polymorpha* (Pall.) // J. of Shellfish Res. 1998. № 17 (3). P. 1219-1235.
- Lyons L.A., Petrille J.C., Donner S.P., Fobes R.L., Lehmann F., Althouse P.W., Wall L.T., Post R.M., Buerger W.F. New treatment employing a molluscicide for macrofouling control of Zebra Mussels in cooling systems // American Power Conference Illinois Institute of Technology, April, 1. 1990. 325 p.
- Mackie G. L., Gibbons W. N., Muncaster B., Gray I. The zebra mussel, *Dreissena polymorpha*: A synthesis of European experiences and a preview for North America // A report for the Ontario Ministry of Environment, Water Resources Branch, Great Lakes Section by B.A.R. Environmental. Available from Queen's Printer, Toronto. ISBN No. 0-7729-5647-2. 1989. 76 p.
- Martin I.D., Mackie G.L., Baker M.A. Control of the biofouling mollusc, *Dreissena polymorpha* (Bivalvia: Dreissenidae), with sodium hypochlorite and with polyquaternary ammonia and bensothiazole compounds // Archives of Environmental Contamination and Toxicology. 1993. № 24. P. 381-388.
- McMahon R.F., Shipman B.N., Long D.P. Laboratory efficacies of nonoxidizing molluscocides on the zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) and the Asian Clams (*Corbicula fluminea*) // IN: Zebra mussels: Biology, Impacts and Control. Lewis Publishers. 1993. P. 575-598.
- McMahon R.F., Chase R.A. Investigation of the efficacy of Semicontinuous application of nonoxidizing molluscicide for control of Macrofouling by Zebra Mussels (*Dreissena Polymorpha*) and Asian Clams (*Corbicula Fluminea*), University of Texas // Reprinted from "Zebra Mussels and Other Aquatic Nuisance Species." Ed. by Frank D'itri, Ann Arbor Press. 1996. 16 P.

ПУТИ РАССЕЛЕНИЯ *DREISSENA POLYMORPHA* (PALLAS, 1771) В СЕВЕРО-ВОСТОЧНОЙ ЧАСТИ АРЕАЛА

¹Ворошилова И.С., ²Артамонова В.С.

¹Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанова РАН
152742, пос. Борок, Ярославская обл., Некоузский р-н, sergey.ihiv.yaroslavl.ru

²Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова РАН

Исходным ареалом *Dreissena polymorpha* (Pallas) считается Понто-Каспийский бассейн (Старобогатов, Андреева, 1994). Однако в XX–XXI веках за относительно небольшой промежуток времени вид расселился по территории Европы и Северной Америки. В качестве основного источника, из которого происходило его расселение, указывают бассейн Днепра (Овчинников, 1933; Дексбах, 1935; Marsden et al., 1995; Elderkin et al., 2001; Stepien et al., 2002; Minchin, Maguire, Rossell, 2003; Astonei et al., 2005).

Вопрос о путях расселения дрейссены в верховьях Волги активно обсуждается, но единой точки зрения на проблему нет. Так, долгое время считалось, что наиболее вероятным источником дрейссены в этом регионе является бассейн Каспийского моря (Андрусов, 1897; Скориков, 1903; Старобогатов, Андреева, 1994). Расселение дрейссены из Волги, по мнению А.С. Скорикова (1903), могло идти через Марининскую (от бассейна Шексны к Онежскому озеру) или Вышневолоцкую системы каналов (от бассейна Мологи к Ладожскому озеру), и это предположение действительно подтверждали данные о находках дрейссены в указанном регионе. Поселения дрейссены в Ладожском и Онежском озерах находили Гаснес и Локар в 1877 и 1886 гг., хотя Кесслер и Линко не обнаружили ее в этих водоемах. В то же время Круликовский (в 1880–1890 гг.) неоднократно находил поселения дрейссены в озере Ильмень, которое относится к Вышневолоцкой системе каналов (Скориков, 1903).

В то же время, на основании результатов анализа распределения частот гаплотипов локуса COI мтДНК было высказано предположение о том, что наиболее вероятный центр расселения *Dreissena polymorpha* в верхней и средней Волге – бассейн р. Днепр (Биологические инвазии..., 2004; May et al., 2006; Gelembiuk et al., 2006). Однако следует отметить, что из популяций *D. polymorpha* средней и верхней Волги исследователями была взята лишь небольшая выборка из Рыбинского водохранилища (14 особей), и нельзя было исключить, что моллюски с характерными каспийскими гаплотипами просто не попали в эту выборку в силу случайных причин.

Чтобы проверить гипотезу о днепровском происхождении популяций дрейссены верхней Волги мы взяли более представительную выборку из Рыбинского водохранилища (40 особей), а также использовали для анализа сборы моллюсков из водоемов, относящихся к бассейну Белого моря (озеро Кубенское, р. Северная Двина), Балтийского (озеро Ужин), Волго-Балтийского водного пути (Шексинского и Белоусовского водохранилищ). Изученные выборки были собраны в 2004–2006 гг., их объем для анализа локуса COI мтДНК составил от 27 до 34 особей. Нуклеотидные замены регистрировали с помощью ПДРФ-анализа и аллель-специфической ПЦР.

Согласно нашим данным и результатам, приведенным в работе Мей с соавторами (May et al., 2006), в северных популяциях преобладают гаплотипы А и В, характерные для бассейнов Черного и Каспийского морей (рис.). Кроме общих гаплотипов, в бассейнах Верхней Волги (р. Шексна) и Балтийского моря (оз. Ужин) нами обнаружен гаплотип D, который ранее находили только в каспийском регионе (May et al., 2006). Более того, в выборках из Северной Двины, озера Ужин, Белоусовского и Рыбинского водохранилищ нами впервые найдены особи с гаплотипом К, который не обнаружен в других частях ареала вида. Скорее всего, наличие нового гаплотипа, общего для исследуемых популяций бассейнов Белого, Балтийского и Каспийского морей, связано с расселением дрейссены из единого источника. Учитывая, что в поселениях северо-восточной периферии ареала присутствует также и каспийский гаплотип D, наиболее вероятно, что расселение шло из бассейна Волги. Однако в нижней Волге новый гаплотип не найден. Таким образом, расселение шло, по всей видимости, из средней Волги, где существовали реликтовые поселения дрейссены, сохранившиеся после похолодания и эрозионных процессов в плейстоцене.

В отношении случаев обнаружения *Dreissena polymorpha* в Северной Двине. Я.И. Старобогатов и С.И. Андреева (1994) высказывали предположение, что в этом водоеме невозможно существование устойчивых популяций. В качестве возможных источников заноса моллюска в Северную Двину эти авторы указывают р. Шексню, из которой *Dreissena polymorpha* может проникать в реку через Северо-Двинский канал (Старобогатов, Андреева, 1994). Кроме того, источниками регулярного заноса могут быть и другие популяции дрейссены северо-восточной части ареала, например, возможен занос из Балтийского региона по Белооморско-Балтийскому водному пути. Скориков (1903) допускал также проникновение дрейссены через Камско-Северодвинскую систему, существовавшую в 1822–1838 гг.

однако в настоящее время эта транспортная система не функционирует, а это значит, что регулярный занос значительных количеств дрейссены этим путем невозможен.

В том случае, если северодвинское поселение моллюска действительно существует за счет заноса, преобладающие гаплотипы мтДНК дрейссены из Северной Двины и донорной популяции должны быть сходными. Тем не менее, по частотам гаплотипов мтДНК выборка из Северной Двины сильно отличается от выборок из всех других северных водоемов (рисунок). В ней преобладают моллюски с гаплотипом В, а доля особей с каспийским гаплотипом D2 гораздо выше, чем в р. Шексне и Рыбинском водохранилище. Следует отметить, что популяция дрейссены из Северной Двины отличается даже от популяции озера Кубенского, которое относится к северодвинскому водосборному бассейну. Отсюда напрашивается вывод, что две популяции бассейна Белого моря (северодвинская и кубенская) имеют разное происхождение.

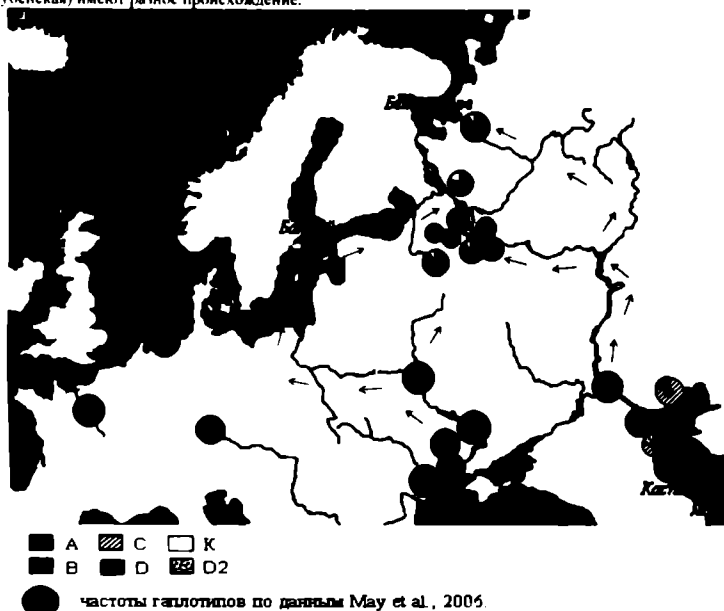


Рисунок. Пути расселения и частоты гаплотипов локуса COI мтДНК *D. polymorpha*.

Уникальный состав гаплотипов отдельной популяции может быть следствием длительной изоляции и/или влияния естественного отбора. Хотя мтДНК-маркеры считаются, в основном, селективно-нейтральными, доказано, что в некоторых случаях изменение частоты гаплотипов мтДНК может быть связано с селективным воздействием факторов окружающей среды (обзор: Артамонова, 2007).

Можно предположить, что некоторое сходство состава гаплотипов в выборках дрейссены из приречного участка Северной Двины и нижней Волги (данные о гаплотипическом составе популяции нижней Волги взяты из May et al., 2006) связано с влиянием отбора на устойчивость моллюсков к повышенной солёности. Однако, если это предположение справедливо, следовало бы ожидать сходства набора и частот гаплотипов мтДНК двух указанных популяций с другими выборками, собранными на участках с солоноватыми водами. Тем не менее, в Финском заливе Балтийского моря, преобладают особи с гаплотипом А и отсутствуют моллюски с гаплотипом D2 (May et al., 2006). Таким образом, говорить о действии отбора на генетическую структуру изученных популяций в настоящее время преждевременно.

Однако в любом случае, уникальность состава и распределения гаплотипов в выборке из р. Северной Двины хорошо объясняется длительной изоляцией популяции, а также ее происхождением из средней Волги. Предположение о волжском происхождении популяции дрейссены Северной Двины также подтверждает и наличие в этих водоемах общих представителей подсем. Unioninae (Старобогатов, 1970). Таким образом, анализ локуса COI мтДНК в северо-восточной части ареала дрейссены подтверждает предположение о расселении *Dreissena polymorpha* из бассейна Волги.

Авторы благодарны Лайусу Д.Л., Щербине Г.Х., Махнович Н.М., Карабанову Д.П., Черепанову В.А., сотрудникам Вологодской лаборатории ФГНУ ГосНИОРХ за содействие при сборе материала, а также Махрову А.А. за помощь в подборе литературы.

Работа выполнена при поддержке программ: Президиума РАН "Биоразнообразие и динамика генофондов", подпрограмма "Динамика генофондов", ОБН РАН "Фундаментальные основы управления биологическими ресурсами".

Список литературы

- Андрусов Н.И. Ископаемые и живущие *Dreisseniae* Евразии. С-Пб: Типография М. Меркушева, 1897. 683 с.
- Артамонова В.С. Генетические маркеры в популяционных исследованиях атлантического лосося (*Salmo salar* L.) Анализ последовательностей ДНК // Генетика. 2007. Т.43 №4. С. 437–450.
- Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2004. 436 с.
- Дексбах Н.К. Распространение *Dreissena polymorpha* Pallas (Mollusca) в европейской части СССР и факторы, обуславливающие ее распространение // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1935. Т. 44. Вып. 4. С. 56–58.
- Овчинников И.Ф. Современное распространение *Dreissena polymorpha* Pallas (Mollusca) в БССР // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1933. Т.1. Вып. 3–4. С. 365–375.
- Скориков А.С. Современное распространение *Dreissena polymorpha* (Pallas) в России // Ежегодник Волжской биологической станции. Саратов, 1903. 48 с.
- Старобогатов Я.И. Фауна моллюсков и зоогеографическое районирование континентальных водоемов земного шара. Л.: Наука, 1970. 372 с.
- Старобогатов Я.И., Андреева С.И. Ареал и его история // Дрейссена: Систематика, экология, практическое значение. М.: Наука, 1994. С. 47–56.
- Astane J., Gosling E., Wilson J., Powell E. Genetic variability and phylogeography of the invasive zebra mussel, *Dreissena polymorpha* (Pallas) // Molecular Ecology. 2005. Vol. 14. P. 1655–1666.
- Elderkin C.L., Klerks P.L., Theriot E. Shifts in allele and genotype frequencies in zebra mussels, *Dreissena polymorpha*, along the latitudinal gradient formed by the Mississippi River // Journal of North American Benthological Society, 2001. Vol. 20. P. 595–605.
- Gelembiuk G.W., May G.E., Lee C.E. Phylogeography and systematics of zebra mussels and related species // Molecular Ecology. 2006. Vol.15. P. 1033–1050.
- Marsden J.E., Spidle A., May B. Genetic similarity among zebra mussel populations within North America and Europe // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1995. Vol. 52. P. 836–847.
- May G.E., Gelembiuk G.W., Panov V.E., Orlova M.I., Lee C.E. Molecular ecology of zebra mussel invasions // Molecular Ecology. 2006. Vol. 15. P. 1021–1031.
- Minchin D., Maguire C., Rossell R. The zebra mussel (*Dreissena polymorpha* Pallas) invades Ireland: human mediated vectors and the potential for rapid intranational dispersal // Biology and environment: Proceedings of the Royal Irish Academy. 2003. Vol. 103B. №1. P. 23–30.
- Stepien C.A., Taylor C.D., Dabrowska K.A. Genetic variability and phylogeographical patterns of a nonindigenous species invasion: a comparison of exotic vs. native zebra and quagga mussel populations // Journal of Evolutionary Biology. 2002. Vol. 15. P. 314–328.

ГИБРИДИЗАЦИЯ *DREISSENA POLYMORPHA* (PALLAS, 1771) И *DREISSENA BUGENSIS* (ANDRUSOV, 1897) В РЫБИНСКОМ ВОДОХРАНИЛИЩЕ

Ворошилова И.С., Шербина Г.Х., Пряничникова Е.Г., Махров А.А., Артамонова В.С.

Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, 152742, пос. Борок, Ярославская обл.,

Некоузский р-н, serg@ibw.yaroslavl.ru

Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова РАН

Дрейссениды отличаются высоким морфологическим разнообразием (Карпевич, 1955; Антонов, 1997), что существенно затрудняет исследование смешанных популяций *D. polymorpha* и *D. bugensis*. В популяциях дрейссенид часто встречаются особи, обладающие признаками обоих видов, и это явление может быть связано как с внутривидовым разнообразием, так и с гибридизацией этих двух видов. Правда, в ходе специального исследования в Великих озерах Северной Америки взрослых гибридов двух видов дрейссен обнаружено не было (Spidle et al., 1995), а эксперимент по гибридизации дал неоднозначные результаты. Полученные гибридные личинки погибли, однако осталось неясным, была ли связана их гибель с несовместимостью геномов двух видов моллюсков или это произошло из-за неподходящих условий выращивания личинок (Nichols, Black, 1994).

В настоящей работе с целью выявления гибридов генетическими методами были проанализированы выборки из смешанных популяций *D. polymorpha* и *D. bugensis*, собранные во время рейсов по Рыбинскому водохранилищу в 2005 г. на НИС «Академик Топчиев» в период с 27 июля по 9 сентября. По три пробы моллюсков отбирали на каждой стандартной станции ИБВВ им. И.Д. Папанина РАН с помощью дночерпателя ДАК-100 с площадью захвата 0.01 м² (одна проба включала моллюсков, собранных в результате двух подъемов дночерпателя). Дрейссенид выбирали из грунта, определяли видовую принадлежность согласно признакам, указанным в определителе пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий (Определитель..., 2004), рассчитывали численность и биомассу *D. polymorpha*, *D. bugensis*, а также предполагаемых гибридов.

В группу предполагаемых гибридов относили особей со следующими морфологическими признаками: в передней трети раковины четко выражен киль, что характерно для *D. polymorpha*, но располагается он ближе к спинному краю. В остальной части раковины киль закруглен и проходит ближе к середине створки – признак, отличающий *D. bugensis*. В Рыбинском водохранилище предполагаемые гибриды обнаружены на следующих станциях: Глебово (N 58°00'; E 38°26'), Коприно (N 58°05'; E 38°18'). На станции Глебово по численности и биомассе преобладала *D. bugensis*, на станции Коприно – *D. polymorpha* (таблица).

Для выявления гибридов использовали аллозимные локусы, которые, согласно данным предыдущих работ (May, Marsden, 1992; Spidle et al., 1994; Spidle et al., 1995; Андреева и др., 2001), могли оказаться видоспецифичными для *D. polymorpha* и *D. bugensis* или существенно различались по частотам встречаемости аллелей у этих двух видов. Это локусы, кодирующие общий растворимый белок (GP), малатдегидрогеназу (*Mdh-1**; *Mdh-2**), фосфоглюкомутазу (*Pgm**), 6-фосфоглюкодегидрогеназу (*6-Pgd*), мальт-энзим (*Mep-2**), эстеразу (*Esr-2**). Всего методом аллозимного анализа проанализировано 10 типичных особей *D. polymorpha* 11 – *D. bugensis* и 16 предполагаемых гибридов.

Среди предполагаемых гибридов лишь у одной особи со станции Коприно были найдены сочетания аллелей аллозимных локусов, подтверждающие ее гибридное происхождение. Она оказалась гетерозиготой по локусам *Mdh-1**, *Mdh-2** и *Pgm**. Остальные локусы оказались неинформативными для выявления гибридов в популяциях дрейссенид Рыбинского водохранилища, однако данные по ним не противоречили сделанному выводу. В остальных 15-ти образцах предполагаемых гибридов зарегистрированы только аллельные варианты, характерные для *D. bugensis* или общие для двух видов дрейссенид.

Таким образом, в нашей работе впервые получены прямые доказательства существования взрослых гибридов между двумя видами дрейссен, причем гибридная особь была найдена в природной популяции.

В то же время необходимо отметить, что имеющиеся морфологические критерии оказались недостаточными для выявления гибридов – большинство особей, имевших указанные выше морфологические характеристики, относились, как показал генетический анализ, к виду *D. bugensis*. Таким образом, заключения об обнаружении гибридов между этими двумя видами моллюсков, сделанные на основании морфологических данных, должны обязательно проверяться методами генетического анализа.

Судя по результатам нашего исследования, гибридизация между *D. polymorpha* и *D. bugensis* происходит в Рыбинском водохранилище достаточно редко, но гибриды вполне жизнеспособны. Не исключено, что они могут быть фертильными. Об этом косвенно свидетельствует то обстоятельство,

что ранее были выявлены факты, свидетельствующие о возможной интрогрессии ядерных генов одного вида дрейссены в геном другого вида (Андреева и др., 2001).

Таблица. Численность (N) и биомасса (B) дрейссены на станциях Рыбинского водохранилища осенью 2005 г.

Станции	N B	<i>D. polymorpha</i>	<i>D. bugensis</i>	Предполагаемые гибриды
Глебово	N (шт./м ²)	150 ± 126	3933 ± 534	183 ± 34
	N (%)	2.7	96.1	0.3
	B (мг/м ²)	123.33 ± 111.00	6198.33 ± 2120.50	254.67 ± 65.50
Коприно	B (%)	1.9	94.3	3.7
	N (шт./м ²)	386 ± 510	96 ± 165	83 ± 45
	N (%)	78.6	51.3	0.1
	B (мг/м ²)	4722.50 ± 490.00	2291.67 ± 300.00	165.00 ± 95.00
	B (%)	65.8	31.9	2.3

Как известно, последствия гибридизации неоднозначны. Гибридизация может вызывать быстрые эволюционные изменения благодаря образованию новых комбинаций генов. В то же время, в литературе, посвященной этой проблеме, отмечено, что при интрогрессивной гибридизации может происходить снижение численности одного из видов или замещение родительских форм гибридами в том случае, когда жизнеспособность гибридных особей не уступает жизнеспособности родительских видов (Rhymer, Simberloff, 1996).

Поскольку гибриды могут обладать как меньшей, так и большей приспособленностью к локальным условиям, по сравнению с родительскими видами (Burke, Arnold, 2001), существует вероятность того, что постепенное вытеснение *D. polymorpha* из смешанных популяций может быть связано не только с конкурентным преимуществом *D. bugensis* (Биологические инвазии..., 2004), но и с вытеснением одного вида другим путем гибридизации.

Работа выполнена при поддержке программы: Президиума РАН "Биоразнообразие и динамика генофондов", подпрограмма "Динамика генофондов", ОБН РАН "Фундаментальные основы управления биологическими ресурсами".

Список литературы

- Андреева А.М., Орлова М.И., Слынько Ю.В. Популяционно-генетический анализ *Dreissena polymorpha* (Pallas) и *Dreissena bugensis* (Andr.) в водохранилищах Верхней Волги, дельте Волги и в западной части Финского залива Балтийского моря // Американско-российский симпозиум по инвазионным видам. Борок, 2001. С. 9–11.
- Антонов П.И. Эколого-физиологическая и эколого-морфологическая характеристика двусторчатого моллюска *Dreissena polymorpha* (Pallas) Волжских водоемов: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Нижний Новгород, 1997. 23 с.
- Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах. М.: Товарищество научных изданий КМК. 2004. 436 с.
- Картевич А.Ф. Некоторые данные о формообразовании у двусторчатых моллюсков // Зоол. журн. 1955. Т.34. № 1. С. 46–67.
- Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. С–Пб.: Наука, 2004. Т.6. С. 47–48.
- Burke J.M., Arnold M.L. Genetics and the fitness of hybrids. Annu. Rev. Genet. 2001. Vol. 35. P. 31–52.
- May B., Marsden J.E. Genetic identification and implications of another invasive species of dreissenid mussel in the Great Lakes. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1992. Vol. 49. P. 1501–1506.
- Nichols S.J., Black M.G. Identification of larvae: the zebra mussel (*Dreissena polymorpha*), quagga mussel (*Dreissena rostriformis bugensis*), and Asian clam (*Corbicula fluminea*). Can. J. Zool. 1994. Vol. 72. P. 406–417.
- Rhymer J.M., Simberloff D. Extinction by hybridization and introgression. Annu. Rev. Ecol. Syst. 1996. Vol. 27. P. 83–109.
- Spidle, A. P., Marsden, J. E., and May, B. Identification of the Great Lakes quagga mussel as *Dreissena bugensis* from the Dnieper River, Ukraine, on the basis of allozyme variation. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1994. Vol. 51. P. 1485–1489.

Spidle A. P., Marsden J. E., and May B. Absence of naturally occurring hybridization between the quagga mussel (*Dreissena bugensis*) and the zebra mussel (*D. polymorpha*) in the lower Great Lakes. Can. J. Zool. 1995. Vol. 73. P. 400–403.

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ И СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА ВЕЛИГЕРОВ ДРЕЙССЕНЫ В ВОДОЕМЕ-ОХЛАДИТЕЛЕ ХМЕЛЬНИЦКОЙ АЭС

Гулейкова Л.В., Протасов А.А.

Институт гидробиологии НАН Украины, г. Киев, Украина

04210, г. Киев, просп. Героев Сталинграда, 12.

E-mail: ludmila-hydrobiol@yandex.ru

На территории Украины находятся три функционирующих атомных электростанций, охлаждающие системы которых имеют водоемы-охладители. Одним из крупных водоемов-охладителей является охладитель Хмельницкой АЭС (ХАЭС), которая расположена в северо-западной части Украины. Водоем представляет собой водохранилище на р. Гнилой Рог (левый приток р. Горынь) площадью около 20 км², объемом 120 млн. м³. Исследования зоопланктона экосистемы водоема-охладителя ХАЭС были впервые проведены в период 1998–2001 гг., когда на АЭС работал только один энергоблок (Протасов и др., 2000; Протасов, 2004). Важной особенностью водоема было то, что термическое и гидродинамическое воздействие на его экосистему, связанное с работой единственного энергоблока, прекращалось при остановке блока на плановый ремонт (обычно в летний период). Особенностью современного периода существования водоема-охладителя является сравнительно недавнее введение в строй (2004 г.) второго энергоблока, в связи с чем увеличилась и стала более постоянной техногенная нагрузка на водоем (повышение температуры, циркуляция вод). Кроме того, в 2002–2003 гг. в водоем вселился моллюск *Dreissena polymorpha* Pallas (Протасов, Юринищев, 2005). Фильтрационная деятельность моллюска привела к существенному увеличению прозрачности воды, что, в свою очередь, привело к изменению гидробиологического режима, в том числе и перестройке структуры сообществ зоопланктона (Маршиновский та ін., 2007; Протасов и др., 2007).

Дрейссены, как и другие виды двусторчатых моллюсков каспийского происхождения, сохранили характерный признак морских моллюсков – размножение при помощи планктонных личинок – велигеров. Этот элемент в жизненном цикле развития организма является одним из основных, способствующих быстрому освоению дрейссеной новых местообитаний.

Для искусственных водоемов Украины, в частности водоемов-охладителей ТЭС и АЭС, характерно массовое развитие дрейссены, личинки которой иногда составляют до 20% общей биомассы зоопланктона (Гидробиология..., 1992). Они играют большую роль в экосистемах водоемов: служат кормом для рыб-планктофагов, а также для личинок других видов рыб; как фильтраторы участвуют в процессах самоочищения; в то же время они являются показателями санитарного состояния водоемов. Поэтому изучение экологии личинок дрейссены представляет значительный интерес.

В данной работе рассмотрены в сезонном аспекте показатели количественного развития и территориальное распределение велигеров дрейссены по акватории водоема-охладителя ХАЭС.

Материал и методы

Материал собирали по всей акватории водоема охладителя ХАЭС. Было выделено пять районов в самом водоеме (северный, западный, центральный, восточный и южный), а также как самостоятельные районы подводящий и отводящий каналы. Отбор проб зоопланктона проводили по общепринятым гидробиологическим методикам (Методи..., 2006) летом 2005 г. и в зимний, весенний, летний и осенний периоды 2006 г. Пробы отбирали как на отдельных глубинах, так и способом тотального лова от придонных слоев воды до поверхности.

Результаты исследования и их обсуждение

Зоопланктон водоема-охладителя ХАЭС за период исследований характеризовался достаточно большим таксономическим богатством. В его составе было зарегистрировано 97 низших определяемых таксонов (НОТ, в подавляющей части – видов) беспозвоночных, среди которых 43 вида колероваток (Rotatoria), 23 – веслоногих (Copepoda), 30 – ветвистоусых ракообразных (Cladocera), а также велигеры моллюска *Dreissena*. Комплекс видов зоопланктона с частотой встречаемости 50–100% во все сезоны представлял собой группу следующего состава: *Brachionus calyciflorus* Pallas, *Keratella quadrata* Müller, *K. cochlearis* (Gosse), *Polyarthra vulgaris* Carlin, *Trichocerca similis* (Wierzejski), *Acanthocyclops vernalis* (Fischer), *A. viridis* (Jurine), *Eucyclops serrulatus* (Fischer), *Thermocyclops oithonoides* (Sars), *Diaphanosoma brachyurum* (Lievin), *Daphnia longispina* O.F. Müller, *Bosmina longirostris* O.F. Müller, а также молодь веслоногих ракообразных на разных стадиях развития. Сле-

дует отметить, что в эту группу входили и велигеры дрейссены, которые с различной численностью входили в состав зоопланктона в течение всего периода исследования.

Средняя численность зоопланктона по водоему в июне 2005 г. составляла 112.3 ± 35.1 , в августе – 194.2 ± 58.4 тыс. экз/м³. Средняя биомасса зоопланктона была соответственно 5.04 ± 2.93 и 3.12 ± 0.61 г/м³. При достаточно большой однородности видового состава показатели обилия зоопланктона водоема-охладителя ХАЭС характеризовались неоднородностью. Термические условия, которые являются в водоеме-охладителе одними из наиболее существенных, различны для отдельных районов. На фоне высоких количественных показателей зоопланктона распределение велигеров дрейссены на разных участках также было неодинаковым. Пределы колебаний численности в июне 2005 г. были $0.7\text{--}70.0$ тыс. экз/м³, а биомассы – $0.01\text{--}1.33$ г/м³, однако в августе эти показатели значительно снились (численность не превышала 1.2 тыс. экз/м³, биомасса – 0.02 г/м³). Наибольшая концентрация личинок отмечалась в районе отводящего канала, а также в центральном районе.

По данным 2006 г. средняя численность зоопланктона по всему водоему в летний период составляла 117.5 ± 9.9 тыс. экз/м³, а биомасса – 2.35 ± 0.31 г/м³, при этом уровень количественного развития велигеров несколько отличался от предыдущего года (численность – $0.03\text{--}19.6$ тыс. экз/м³, биомасса – $0.01\text{--}0.08$ г/м³). Максимальные показатели были зарегистрированы в центральном и южном районах. В районе, находящемся под влиянием стока с затопленной поймы р. Гнилой Рог, где сохраняется речной режим, личинки дрейссены или совсем не встречались, или отмечены в незначительном количестве.

Работами многих авторов установлено, что дрейссены начинают размножаться при температуре воды $10\text{--}15$ °С (Шевцова, Харченко, 1986; Харченко, 1995). В водных объектах Украины моллюски приступают к размножению при подогреве воды до 12 °С (обычно такие показатели температуры наблюдаются в мае). В естественных водоемах нерест у дрейссены значительно растянут во времени, что объясняется его порционным характером и различными сроками полового созревания моллюсков, представленных в популяции. Личинки встречаются в планктоне с мая по октябрь, при этом отмечается несколько пиков их массовой численности. Таких пиков численности велигеров в планктоне может быть от одного до трех и больше, в зависимости от географической широты нахождения водоема, а также климатических условий конкретного года наблюдений. В водоемах-охладителях ТЭС и АЭС, где на функциональных характеристиках всей экосистемы сказывается искусственный подогрев, периодов массового размножения дрейссены больше (Харченко, 1995).

Сезонные изменения в водоеме-охладителе ХАЭС в целом были выражены вполне отчетливо. Зимой 2006 г., когда температура воды не превышала 8 °С, количество видов зоопланктона и показатели обилия были значительно ниже, чем в теплое время года. В этот период присутствие велигеров отмечено только для двух районов – центрального и отводящего канала, при этом наибольшая их концентрация была сосредоточена на глубине 5 м. Личинки, вошедшие в зиму, являются поколением поздно отнерестивших дрейссен. Наличие их в планктоне зимой объясняется тем, что они на ранних стадиях могут прекращать развитие и рост при возникновении неблагоприятных условий среды (Кирипченко, 1964). В данном случае лимитирующий фактор – температурный. В весенний период (апрель 2006 г.), на фоне невысоких показателей обилия зоопланктона, численность и биомасса велигеров дрейссены также были невысокими (не более 0.04 тыс. экз/м³ и 0.01 г/м³). Массовое развитие личинок в водоеме-охладителе ХАЭС зарегистрировано нами в летние месяцы. Наибольшая концентрация отмечена в районе выхода из отводящего канала и в самом отводящем канале, где температура воды была самой высокой для всей системы и достигала 37 °С и более градусов. Нами также отмечены два хорошо выраженных летних пика обилия (в начале июня и в августе). Эти пики чередуются с периодами резкого уменьшения численности велигеров, что, очевидно, связано с массовым их оседанием. По литературным сведениям это явление наблюдается практически всегда через $6\text{--}8$ дней после пика численности планктонной стадии. Кроме того, на численность велигеров дрейссены в летний период влияют различные планктофаги. В осенний период показатели численности и биомассы как зоопланктона в целом, так и велигеров были на уровне весенних.

Таким образом, распределение и обилие велигеров дрейссены в разных районах водоема-охладителя ХАЭС в разные периоды, как и зоопланктона в целом, значительно различалось. Основная их масса сосредоточена в центре водоема, а также в отводящем канале. Сезонная динамика численности велигеров подчиняется общей закономерности: массовое развитие происходит в летнее время; весной и осенью численность их невелика; в зимний период личинки сосредоточены, в основном, в более глубоких горизонтах, при этом уровень количественного развития их также невысок.

Список литературы

- Гидробиология водоемов-охладителей тепловых и атомных электростанций Украины / А.А. Протасов, О.А. Сергеева, С.И. Кошелева и др. Киев: Наук. думка, 1991. 192 с.
- Кирпиченко М.Н. Фенология, динамика численности и рост личинок дрейссены в Куйбышевском водохранилище // Биология дрейссены и борьба с ней. М.; Л.: Наука, 1964. С. 19–29.
- Методи гідроecологічних досліджень поверхневих вод / За ред. В.Д. Романенка. НАН України. Ін-т гідробіології. К.: Логос, 2006. 408 с.
- Марциновський В.П., Рудь О.Г., Гусаковська Т.М. Біорізноманіття гідробіонтів водойми-охолоджувача ХАЕС м. Нитішин // Екологія: наука, освіта, природоохоронна діяльність: матеріали Міжнар. науково-практичної конф., 2007 р., м. Умань. К.: Науковий світ, 2007. С. 46.
- Протасов А.А. Состав и распределение зоопланктона водоема-охладителя Хмельницкой АЭС // Гидробиол. журн. 2004. 40, № 1. С. 35–44.
- Протасов А.А., Силаева А.А., Гулейкова Л.В. и др. Об изменении гидробиологического режима водоема-охладителя Хмельницкой АЭС под действием техногенных и биогенных факторов // Озерные экосистемы: биологические процессы, антропогенная трансформация, качество воды: материалы III Междунар. научн. конф., 17–22 сент. 2007 г., Минск – Нарочь. Минск: Изд. центр БГУ, 2007. С. 110–111.
- Протасов А.А., Силицына О.О., Калиниченко Р.А. и др. Планктон, бентос и перифитон водоема-охладителя Хмельницкой АЭС // Гидробиол. журн. 2000. 36, № 1. С. 14–29.
- Протасов А.А., Юриминев В. И. О вселении *Dreissena polymorpha* в водоем-охладитель Хмельницкой АЭС // Вестник зоологии. 2005. 39, № 5. С. 74–77.
- Харченко Т.А. Дрейссена: ареал, экология, биопомехи // Гидробиол. журн. 1995. 31, № 3. С. 3–21.
- Шевцова Л.В., Харченко Т.А. Биологические помехи в закрытой оросительной сети и их устранение // достижения научно-технического прогресса в проекты мелиоративного строительства. Киев, 1986. С. 134–135.

ОСЕДАНИЕ ЮВЕНИЛЬНОЙ ДРЕЙССЕНЫ И МАКРОБЕСПОЗВОНОЧНЫХ НА РАКОВИНЫ РАЗЛИЧНЫХ ВИДОВ ДВУСТВОРЧАТЫХ МОЛЛЮСКОВ.

¹Гусева Д.О.; ²Мертль М.

¹Калининградский Государственный Технический Университет, Советский проспект 1, 236000 Калининград, Россия

²Лимнологический институт, университет г. Констанц, Германия
darialakom@rambler.ru

Дрейссена *Dreissena polymorpha* (Pallas) – вид, который в течение последних столетий проник во многие пресные и солоноватые водоемы Европы и Северной Америки и до сих пор находится на стадии расселения (Olenin et al., 1999). Этому способствует наличие в жизненном цикле планктонных личинок, которые оседают на различные твердые субстраты, в том числе и на раковины других двустворчатых моллюсков. Ранее были проведены эксперименты по изучению оседания личинок дрейссены на пустые раковины и живых моллюсков только своего вида (Chase, Bailey, 1996; Ricciardi et al., 1997; Murtl, Rothhaupt, 2003).

Настоящее исследование было проведено в Боденском озере (Германия), где дрейссена впервые обнаружена в 1966 г. (Siessegger, 1969). Изучено оседание личинок дрейссены на раковины различных видов двустворчатых моллюсков: дрейссены (*D. polymorpha*), аборигенных моллюсков сем. Unionidae (*Unio* spp., *Anodonta* spp.) и недавнего вселенца в Боденское озеро, азиатского моллюска *Corbicula fluminea*, обнаруженного в 2003 г. (Werner, Murtl, 2004). Цели работы: 1) выявить возможные предпочтения в оседании личинок дрейссены и ассоциированных макробеспозвоночных на раковины двустворчатых моллюсков различных видов; 2) определить различия в пространственном распределении оседающих беспозвоночных.

Материал и методы

Боденское озеро – крупное (площадь поверхности 535 км², объем 48,4 км³) и глубокое (максимальная глубина 253 м) предальпийское озеро в Центральной Европе (рис. 1). Состоит из двух частей: мелководного эвтрофного «Нижнего озера» с площадью 63 км² и максимальной глубиной 40 м и глубокого олиготрофного «Верхнего озера» (площадь 472 км², средняя глубина около 100 м). Литоральная зона (с глубинами менее 10 м) составляет 15%. Основной приток – Рейн, приносящий около 62% всего объема поступающей в озеро воды. Ежегодные колебания уровня, вызванные таянием сне-

га в Альпах, составляют около 2 м. Максимальный уровень наблюдается в июне–июле, минимальный – в феврале (Der Bodensee ..., 2004).

Эксперимент проводили в «Верхнем озере», на юго-западном берегу вблизи г. Констанц (Германия) на двух участках (станциях), отличающихся типом грунта. На станции «Литоральгартен» доминировал твердый субстрат в виде гравия и гальки, тогда как на станции «Штаад» преобладал песчаный грунт.

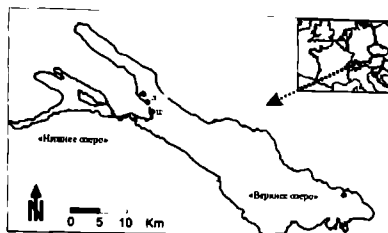


Рис. 1. Схема расположения станций проведения эксперимента: Л – Литоральгартен, Ш – Штаад.

В эксперименте использовали бетонные кирпичи размером 11х11 см. На верхнюю поверхность при помощи силикона были наклеены пустые раковины моллюсков. Всего подготовлено 54 кирпича – по 18 кирпичей с раковинами дрейссены (в среднем 7355 экз./м²), корбикулы (в среднем 9256 экз./м²) и унионид (в среднем 124 экз./м²). Экспонирование субстратов проводили с 22.07. по 11.08.2005 г. На каждой станции параллельно берегу устанавливали 27 кирпичей, разделенных на 3 блока, содержащих по 3 повторности каждого вида. Глубина экспозиции на станции «Литоральгартен» – 2.1 м, на станции «Штаад» – около 2.4 м. Кирпичи полностью погружали в грунт таким образом, чтобы для оседания были доступны только верхние поверхности, а не боковые стороны. Расстояние между отдельными кирпичами составляло около 10 см.

Отбор проб проводили еженедельно. На каждой станции отбирали по одному блоку из 9 кирпичей. Всего было проведено 3 взятия по 18 проб. Каждый кирпич складывали под водой в отдельное ведро объемом 5 л и закрывали крышкой. После отбора все кирпичи обрабатывали в лаборатории в течение 2–3 часов. Поверхность кирпича очищали щеткой, промывали. Полученный сыв, а также воду из ведер фильтровали через сито с ячей 200 мкм. Сконцентрированные таким образом пробы фиксировали 70%-ным этанолом. Пробы обрабатывали под бинокляром с 10–40-кратным увеличением. Большинство животных определяли до рода или вида, кроме хирономида, олигохеты, некоторых представителей мелких Ерметериогета. У дрейссены дополнительно измеряли длину раковины. К ювенильным, впервые осевшим особям относили моллюсков длиной <2 мм, остальных рассматривали как ювенильных, вторично осевших моллюсков либо как поколение прошлого года (длиной от 2 до 12 мм) и особой возрастом более 2 лет (>2 мм).

Полученные значения численности пересчитывали на один квадратный метр площади. Данные трансформировали путем логарифмирования ($\ln(x + 1)$) для достижения однородности вариант. Статистическую обработку результатов вели в программе STATISTICA (STATSOFT, Inc., Tulsa, Okla., USA, 1999). Для различных зависимых переменных (таксоны) проводили статистический анализ ANOVA, в качестве независимых переменных использовали вид раковин и станции. Достоверные различия между видами раковин определяли с помощью теста Tukey-HSD. Для всех зависимых переменных принимали вероятность ошибки $\alpha < 0.05$.

Результаты исследования

В исследованных пробах были обнаружены следующие группы макробеспозвоночных: моллюски (гастроподы *Bithynia tentaculata*, *Polatopyrgus antipodurum*, *Valvata piscinalis*, *Radix* sp., бивальвии *Pisidium* sp., ювенильные и взрослые особи дрейссены *Dreissena polymorpha*), амфиподы *Dikerogammarus villosus*, хирономида, поденки (*Cuenis* sp. *Centropilum luteolum*), ручейники (*Aithripodes cinereus*, *Sericostoma* sp., *Mystacides azurea*), олигохеты и пиявки (*Glossiphonia heteroclita*, *Ergobdella testacea*, *Haementeria costata*) (табл. 1).

Суммарная численность макробеспозвоночных на субстратах с раковинами дрейссены была почти вдвое выше, чем на субстратах с корбикулой и унионидами ($p = 0.019$, табл. 1, 2). Плотность осевшей молоди дрейссены и моллюсков была достоверно выше на субстрате с раковинами дрейссены, чем на субстрате с унионидами (табл. 2).

Плотность олигохет на субстратах с корбикулой и унионидами была почти одинаковой, но достоверно выше на раковинах дрейссены. В численности амфипод *Dikerogammarus vilosus* выявлены статистически значимые различия, при этом численность была выше на раковинах унионид, чем на раковинах корбикулы. Плотности остальных групп макробеспозвоночных на субстратах различного типа достоверно не различались (табл. 2).

Таблица 1. Средняя численность основных групп беспозвоночных на экспериментальных субстратах

Группы	<i>Dreissena</i>		<i>Corbicula</i>		Unionidae	
	экз./м ²	SE	экз./м ²	SE	экз./м ²	SE
<i>Dreissena</i> ювенильные	17152	3803	11590	4301	7767	2704
<i>Dreissena</i> взрослые	2211	542	1984	485	1972	521
Mollusca (кроме <i>Dreissena</i>)	6834	1139	4384	977	3184	391
<i>Dikerogammarus vilosus</i>	83	29	6	6	317	129
Chironomidae	5812	776	5028	970	3378	627
Ephemeroptera	8034	2065	4178	1080	6412	1823
Trichoptera	506	75	639	121	428	75
Oligochaeta	2417	303	1217	274	1306	258
Hirudinea	14368	2601	9861	1984	10233	2461
Сумма	57400	7412	38871	8270	34981	7379

Таблица 2. Различия в численности основных таксонов макробеспозвоночных на раковинах дрейссены (D), корбикулы (C) и унионид (U)

Таксон	Ранговый порядок	Результаты ANOVA		
		F	df _{групп}	p
<i>Dreissena</i> ювенильные	D > U	4.00	2.51	0.024*
<i>Dreissena</i> взрослые	н.д.	0.56	2.51	0.57
Mollusca (кроме <i>Dreissena</i>)	D > U	4.38	2.51	0.017*
<i>Dikerogammarus vilosus</i>	U > C	7.08	2.51	0.002*
Chironomidae	н.д.	2.71	2.51	0.08
Ephemeroptera	н.д.	0.15	2.51	0.86
Trichoptera	н.д.	1.69	2.51	0.19
Oligochaeta	C < D > U	6.66	2.51	0.003*
Hirudinea	н.д.	1.08	2.51	0.35
Сумма	D > C = U	4.31	2.51	0.019*

Примечание: "*" – достоверные различия ($p \leq 0,05$), н.д. – недостоверные различия. Ранговый порядок определяли с помощью теста Tukey-HSD.

Обнаружены статистически значимые различия в пространственном распределении дрейссены. Численность впервые осевших ювенильных моллюсков была достоверно выше на станции Штаад ($F_{1,32}=26.18$, $p<0.0001$, рис.2). Численность взрослых особей была достоверно выше в Литоральгарте-не, чем на станции Штаад ($F_{1,32}=84.44$, $p<0.0001$, рис. 2).

Суммарная численность беспозвоночных макрозообентоса на двух исследованных станциях также достоверно различалась ($F_{1,32}=10.64$, $p=0.0019$). Общая численность макрозообентоса на станции Штаад была выше, чем на станции Литоральгартен (рис. 2).

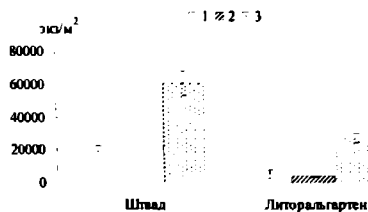


Рис. 2. Численность молоди и взрослых особей дрейссены и беспозвоночных макрозообентоса: по оси абсцисс – станции, по оси ординат – численность, 1 – ювенильные особи, 2 – взрослые особи, 3 – макробеспозвоночные.

Обсуждение результатов

Как показали результаты эксперимента, оседающие личинки дрейссены в качестве субстрата в целом предпочитали раковины взрослых моллюсков своего вида. Более интенсивное оседание личинок сессильных видов, в том числе и дрейссены, в присутствии взрослых особей было отмечено рядом авторов (Rodríguez et al., 1993; Chase & Bailey, 1996; Ricciardi et al., 1997), при этом личинки оседали в большей степени как на раковины живых моллюсков, так и на пустые раковины. Предполагают, что основную роль при этом играют экзогенные химические сигналы ("chemical cues"), выделяемые взрослыми особями (Burke, 1986) или содержащиеся в раковинах моллюсков (Czarnoleski et al., 2004).

Обнаруженные различия в пространственном распределении численности оседающих личинок и взрослых особей можно объяснить биотопическими особенностями двух изученных станций. В том районе, где имеется больше твердого субстрата, численность взрослых дрейссен изначально выше. На станции Штаад (участок с мягким песчаным грунтом) оседающие личинки концентрировались на немногочисленных экспериментальных твердых субстратах (так называемый «островной эффект»), а в Литоральгартене (район с каменистым грунтом) личинки могли распределяться более или менее равномерно как на естественных, так на предложенных нами искусственных субстратах, отсюда более высокая численность молоди на станции Штаад. Кроме того, на оседание личинок могла негативно повлиять в целом более высокая плотность взрослой дрейссены в Литоральгартене. Существует предположение, что высокие численности взрослых особей могут действовать на оседающую молодь как репелленты и наоборот (Hebert et al., 1991). Низкая плотность молоди также может объясняться пищевой конкуренцией (Mürl, Rothhaupt, 2003) и хищничеством со стороны взрослых особей, что рассматривают как механизм регуляции пополнения у дрейссены (MacIsaac et al., 1991).

По результатам статистического анализа (тест Tukey–HSD) установлено, что у оседающих личинок дрейссены нет предпочтений в выборе субстрата между раковинами особей своего вида и корбикулы. Возникает вопрос, сможет ли дрейссена заселять районы с мягким грунтом, где в качестве субстрата будет использовать раковины корбикулы? Во многих водоемах на участках с неблагоприятным для прикрепления грунтом (например, ил, заиленный песок) дрейссена образует мощные дружки на раковинах моллюсков сем. Unionidae. В настоящее время в Боденском озере численность унioniид крайне низка (Mürl, лич. сообщ.). Корбикула *C. fluminea* – недавний вселенец в Боденское озеро (Werner, Mürl, 2004), и, вероятно, ее раковины широко не используются беспозвоночными как субстрат. Корбикула обычно закапывается в толщу грунта, встречается одиночно, поэтому в таком виде малодоступна для дрейссены и вряд ли может играть роль субстрата для оседания личинок. Дрейссена, которая обитает в колониях, в этом плане предпочтительнее, так как ее раковины имеют более сложную рельефную структуру поверхности (Czarnoleski et al., 2004). Несмотря на это, пустые раковины корбикулы после отмирания моллюсков могут стать доступными на поверхности дна для оседания дрейссены. Тем самым нельзя исключать, что при помощи корбикулы дрейссена в будущем освоит незаселенные ранее участки с мягким грунтом, чем значительно расширит свое распространение в озере.

В присутствии дрейссены численность и биомасса макрозообентоса существенно увеличивается (Ricciardi et al., 1997). В местах скопления дрейссены формируется специфическое сообщество, в котором дрейссене можно рассматривать как детерминант по отношению к другим видам – консортам, а весь комплекс дрейссены и связанных с ней гидробионтов – консорцией (Дрейссена..., 1994). В нашем эксперименте достоверно высокую численность на раковинах дрейссены имели макробеспозвоночные в целом, моллюски (гастроподы и бивальвии *Pisidium* sp.) и олигохеты. В проведенном ранее исследовании на субстратах с дрейссеной (пустыми раковинами и живыми моллюсками), кроме названных групп, обнаружена высокая численность хирономид и амфиподы *Gammarus roeseli* (Mürl, Rothhaupt, 2003). Установлены положительные корреляции между наличием в донных сообществах дрейссены и плотностями хирономид, олигохет, пиявок, ракообразных, гастропод (Березина, 1999; Щербина, 2000). Главную роль при выборе субстрата играют трофический фактор (дрейссена осаждает взвесь в виде фекалий и псевдофекалий, которая потребляется многими детритофагами) и топический фактор, а именно структура раковин дрейссены – увеличивается доступная поверхность для заселения и возможность укрытия для бентосных беспозвоночных от течения или хищников. Самые низкие плотности беспозвоночных обнаружены нами на раковинах унioniид, которые имеют относительно плоскую поверхность. Среди обнаруженных организмов макрозообентоса только численность амфиподы *Dikerogammarus vilosus* была выше на субстратах с раковинами унioniид. Вероятно, такой относительно открытый тип субстрата имеет для *D. vilosus*, как хищника, преимущество перед структурированным сложным субстратом в виде раковин дрейссены при нападении на свои жертвы.

Список литературы

- Беретина Н.А. Особенности развития макрозообентосных сообществ под влиянием дрейссены (*Dreissena polymorpha* Pall.) в экспериментальных мезоэкосмах // Журнал общей биологии. 1999. Т. 60. № 2. С. 189–198.
- Дрейссена *Dreissena polymorpha* (Pall.) (Bivalvia, Dreissenidae). Систематика, экология и практическое значение. М.: Наука, 1994. 240 с.
- Шербина Г.А. Роль *Dreissena polymorpha* (Pall.) в пресноводных сообществах бассейна Верхней Волги // Моллюски. Проблемы систематики, экологии и филогении: Автореф. докл. IV (XIII) совещания по изучению моллюсков (наземных, пресноводных и морских). СПб, 2000. С. 161–163.
- Burke R.D. Pheromones and the gregarious settlement of marine invertebrate larvae // Bull. Mar. Sci. 1986. V. 39. № 2. P. 323–331.
- Chase M.E., Bailey R.C. Recruitment of *Dreissena polymorpha*: Does the presence and density of conspecifics determine the recruitment density and pattern in a population? // Malacologia. 1996. V. 38. № 1–2. P. 19–31.
- Czarnoleski M., Michalczyk L., Pajdak-Stos A. Substrate preference in settling zebra mussels *Dreissena polymorpha*. // Archiv für Hydrobiologie. 2004. V. 159. № 2. P. 263–270.
- Hebert P.D.N., Wilson C.C., Murdoch M.H., Lazar R. Demography and ecological impacts of the invading mollusc *Dreissena polymorpha* // Can. J. Zool. 1991. V. 69. P. 405–409.
- Der Bodensee: Zustand, Fakten, Perspektiven. Internationale Gewässerschutzkommission für den Bodensee (IGKB), 2004. 177 p.
- MacIsaac, H. J., Sprules W. G., Leach J. H. Ingestion of small-bodied zooplankton by zebra mussels (*Dreissena polymorpha*): Can cannibalism on larvae influence population dynamics? // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1991. V. 48. P. 2051–2060.
- Mürtl M., Rothhaupt K.O. Effects of adult *Dreissena polymorpha* on settling juveniles and associated macroinvertebrates // Internat. Rev. Hydrobiol. 2003. V. 88. P. 561–569.
- Olenin S., Orlova M., Minchin D. *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771) // Gollasch S., Minchin D., Rosenthal H., Voight M. (eds). Case histories on introduced species: their general biology, distribution, range expansion and impact. Kiel: Department of Fishery Biology, Institute for marine science, University of Kiel, 1999. P. 37–42.
- Ricciardi A., Whoriskey F.G., Rasmussen J.B. The role of zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) in structuring macroinvertebrate communities on hard substrata // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1997. V. 54. P. 2596–2608.
- Rodriguez S.R., Ojeda F.P., Inestrosa N.C. Settlement of benthic marine invertebrates // Mar. Ecol. Prog. Ser. 1993. V. 97. P. 193–207.
- Siessegger B. Vorkommen und Verbreitung von "*Dreissena polymorpha* Pallas" im Bodensee // Gwf-wasser/abwasser. 1969. V. 110. P. 414–415.
- Werner S., Mürtl M. Erstnachweis der Fluss-Korbchenmuschel *Corbicula fluminea* im Bodensee // Lauterbornia. 2004. V. 49. P. 93–97.

ДРЕЙССЕНА POLYMORPHA PALL. СЕНЕЖСКОГО ОЗЕРА

Извекова Э.И., Львова А.А.

Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова.

119991, Россия, г. Москва, ГСП-1, Летошние Горы, МГУ, биологический факультет, кафедра зоологии беспозвоночных

izvekova@mail.ru; lvova@mail.ru

Сенеж – мелководный водоем (средняя глубина 3.7 м, максимальная – 6 м) площадью 900 га, расположенный на северо-западе Подмосквы в бассейне Верхней Волги. Традиционно его называют озером, хотя фактически это водохранилище, созданное более 180 лет назад в 1825 г. на месте древнего обмелевшего и заболоченного озера в результате сооружения плотины на р. Сестра. Некоторые особенности этого водоема действительно сближают его с озерами: малая проточность (коэффициент водообмена 0.43) и незначительные сезонные колебания уровня (обычно не более 0.5 м). Летняя стратификация отсутствует, так как вследствие небольшой глубины водная масса перемешивается до дна. В последние годы даже зимой не бывает заморозов. Основным продуцентом в озере являются макрофиты, занимающие в настоящее время около трети дна водоема. Погруженная растительность (доминирует роголистник) распространена до глубины 3 м. Несмотря на очень высокую антропогенную нагрузку, озеро продолжает сохранять статус мезотрофного водоема со средней прозрачностью воды более 2 м.

На оз. Сенеж, к сожалению, не было периодических гидробиологических наблюдений, поэтому время появления в нем дрейссены можно указать лишь приблизительно. Мы обследовали озеро в 1992 г. К этому времени по свидетельствам рыбаков дрейссена появилась в озере несколько лет назад. Можно предположить, что в этом повинны именно рыбаки, которые довольно часто занимаются «ин-

продукцией» этого моллюска по собственному почину. Естественного водного пути, по которому дрейссена могла бы проникнуть в озеро, нет.

Бентос был взят на 7 станциях в конце апреля и начале июля – в открытом грунте и в зарослях. В зарослях (роголистник, хара, элодея) сеголетки дрейссены встречались в огромном количестве, их численность была от 1840 до 8280 экз/м², а биомасса – 46–187 г/м². Размеры сеголеток, осевших на тонкие стебли растений, колебались от 1.5 до 13 мм. Немногочисленные более крупные особи принадревесных остатках и пустых раковинах крупных двусторчатых моллюсков (Сахарова и др., 1997). В бентосных пробах еще не было ракушки дрейссены, что подтверждает ее недавнее появление в водоеме.

Следующее наше обследование озера было через 15 лет – лишь в 2006–2007 гг. Оно показало, что дрейссена успешно натурализовалась в оз. Сенеж. Пробы были взяты в августе 2006 г. В зарослях было значительно меньше сеголеток дрейссены, чем весной 1992 г. Живая дрейссена была отмечена только на двух станциях на веточках роголистника. Размеры сеголеток колебались от 3 до 6.5 мм, численность – от 40 до 320 экз./м², биомасса – от 0.08 до 3.2 г/м², соответственно. Ракуша встречалась почти на всех станциях:

- Ст. 2 – глубина 2.4 м, 4 створки, длина – 5.5–5.9 мм;
- Ст. 3 – глубина 4.5 м, 76 створок, длина – 2.8–28 мм;
- Ст. 4 – глубина 5.5 м, створок не было;
- Ст. 5 – глубина 1.8 м, 20 створок, длина – 2.8–12.3 мм;
- Ст. 6 – глубина 1.7 м, 20 створок, длина – 5.3–22 мм;
- Ст. 7 – глубина 4.5 м, 45 створок, длина – 2.7–28 мм;
- Ст. 8 – глубина 5.5 м, створок не было.

Ракуша не была обнаружена только на глубине 5.5 м (близкой к максимальной).

Итак, в разобраных нами бентосных пробах живая дрейссена была встречена в незначительном количестве даже на станциях с растительностью, однако по наблюдениям сотрудников, отбавивших в озере пробы, эти моллюски были обнаружены в массе на сваях и бревнах. По устному сообщению аквалантистов дрейссена также поселяется густыми щетками и друзами на крупных бетубках.

Чтобы судить о размере и возрастном составе дрейссены нами в августе 2006 г. была взята параллельно с бентосными пробами друза с бревна. Длина моллюсков была от 4 до 30 мм. Друза состояла из сеголеток и моллюсков прошлых лет – 1+, 2+ и в небольшом количестве 3+. В маленькой друзе, которую взяли с бетонного откоса 5 марта 2007 г. размер дрейссены колебался от 3 до 31 мм; возрастной состав – единично сеголетки, остальные моллюски 1+, 2+, 3+. С этого же бетонного откоса были взяты моллюски в августе 2007 г. При разбросе длины от 2 до 30 мм в друзе преобладали сеголетки длиной от 4 до 8 мм. Их численность достигла величины более тысячи экземпляров, старшие возраста были представлены либо единично, либо только десятками экземпляров. В середине ноября аквалантистами были собраны с глубины 2–5 м беззубки, на 80% которых были друзы *D. polymorpha*. Размерный состав этих моллюсков колебался от 1.5 до 25 мм. Пик приходился на сеголеток от 5 до 10 мм длиной.

Расположенный в густонаселенной местности Сенеж испытывает высокую антропогенную нагрузку. Потенциальными загрязнителями водоема являются различные промышленные предприятия и ведомства, занимающие до 75% побережья, а также сельскохозяйственные угодья. На западном берегу расположен г. Солнечногорск, его дома, транспортные магистрали, промышленные предприятия подходят почти к урзу воды. По всему периметру озеро окружают многочисленные поселки, садовые участки, рекреационные учреждения (дома отдыха, спортивно-рыболовные базы, пляжи). На водосборе озера, в верховьях его притока речки Мазихи, расположен полигон твердых бытовых отходов г. Москвы – Химьевская свалка.

Несмотря на это водоем продолжает оставаться довольно чистым и привлекательным для рекреации. На качество воды в озере положительно влияет развитие подводных зарослей и их богатое и разнообразное население (Сахарова и др., 1997). Вносит, конечно, свою лепту в трансформацию органического вещества и увеличение прозрачности воды своей фильтрационной деятельностью и дрейссена, которая поселяется в озере, как уже было сказано выше, на всех твердых субстратах – бетонных облицовках, сваях, бревнах и даже на пустых и живых раковинах крупных моллюсков (в основном беззубок).

Список литературы

- Сахарова М.И., Извекова Э.И., Белова С.Л. Состояние экосистемы подмосковного озера Сенеж // Проблемы биологического разнообразия водных организмов Поволжья. Тольятти. 1997. С. 82.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ ДРЕЙССЕНЫ В ВОДОХРАНИЛИЩАХ РЕСПУБЛИКИ БАШКОРТОСТАН

Истомин А.М.

Пермское отделение ФГНУ "ГосНИОРХ", 614002, г. Пермь, ул. Чернышевского, 3
 annamk@yandex.ru

Изучение распространения *Dreissena polymorpha* Pallas и ее роли в экосистеме особенно важно в водоемах рыбохозяйственного назначения, поскольку моллюск влияет на рыбопродуктивность водохранилищ в целом и является кормом некоторых промысловых видов рыб.

Исследования проводились Пермским отделением ФГНУ "ГосНИОРХ" на двух осваиваемых промыслом водохранилищах Республики Башкортостан – Кармановском и Павловском в 2005–2007 гг.

Кармановское водохранилище образовано в 1968 г. на реке Буй, как водоем-охладитель Кармановской ГРЭС. Длина водоема – 15 км, площадь его при НПГ – 35,5 км², средняя глубина – 3,8 м. Уровенный режим водохранилища достаточно стабилен, наибольшая сработка составляет 0,7 м. По тепловому режиму водохранилище относится к водоемам со слабым подогревом.

Известно, что численность и биомасса дрейссены значительно увеличиваются в зонах среднего и слабого подогрева в водоемах охладителях ТЭС и АЭС, расположенных в умеренной зоне (Дрейссена..., 1994). В Кармановском водохранилище дрейссена отмечалась с момента его образования, а к 1984 г. биомасса ее возросла в 3 с лишним раза и составила 430,62 г/м² (Гончаренко и др., 1988). В настоящее время моллюск так же является основным компонентом бентофауны водоема, на различных участках обеспечивая своим развитием от 59,4 до 81,3% общей биомассы макрозообентоса (12,6–361,3 г/м²). Массовые скопления дрейссены образует на заиленных песчано-галечных грунтах на глубине 1–2 м в сбросном канале ГРЭС и в нижнем участке водохранилища. В верхнем участке *D. polymorpha* отмечается реже, что связано с преобладанием заиленных песчано-глинистых грунтов в этой части водоема.

Как и в других водоемах, биоценоз *D. polymorpha* является самым продуктивным и разнообразным на всем Кармановском водохранилище (табл. 1).

Таблица 1. Структура биоценозов в Кармановском водохранилище в 2007 г.

Биоценозы	Число видов	N, экз./м ²	H бит/экз.	Грунты
		B, г/м ²		
<i>Dreissena polymorpha</i>	33	6035	3.25	Заиленные песчано-галечные мелководья
		355.20		
<i>Tubifex newaensis</i> + <i>Polypedilum tuberculatum</i>	17	6941	2.50	Заиленные песчано-глинистые мелководья
		15.95		
<i>Chironomus</i> f. l. <i>Plumosus</i> + <i>Procladius ferrugineus</i>	13	1890	2.15	Серые илы русловой зоны
		5.83		

На долю дрейссены приходится 85,7% общей биомассы зообентоса. Развиваясь в массе, моллюск создает благоприятные условия обитания и для прочих организмов макрозообентоса. Только в этом биоценозе в большом количестве встречаются ксипийские ракообразные *Dikerogammarus haemobaphes* (Eichwald) и *Portogammarus sarsi* (Sowinsky), средняя плотность поселений которых составляет 225 экз./м², при биомассе 2,37 г/м² и личинки ручейника *Ecnomus tenellus* (Rambur). На обилие ручейников и гаммарид в биоценозе с доминированием дрейссены указывают многие авторы (Дрейссена..., 1994).

Следует отметить, что при высокой биомассе макрозообентоса, уровень развития зоопланктона Кармановского водохранилища достаточно низкий (0,49 г/м³ по данным Пермского отделения ФГНУ «ГосНИОРХ»). Очевидно, снижение биомассы зоопланктона при высокой биомассе "мягкого" бентоса характерно для водоемов с доминированием дрейссены (Дрейссена..., 1994).

Павловское водохранилище образовано в 1961 г. в результате зарегулирования стока р. Уфы. Подпор распространяется вверх по реке на 150 км. Водохранилище относится к водоемам речного типа. Средняя ширина составляет около 760 м, наибольшая – 1750 м, средняя глубина – 11,7 м (Ресурсы пов. вод, 1973).

В 1974 г. по данным Башкирского госуниверситета в Павловском водохранилище *D. polymorpha* в большом количестве извлекалась рыболовными сетями, а ее пустые раковины в массе попадались в дночерпательные пробы. В 2005 г. массовые скопления дрейссены отмечались на заиленных песчано-галечных грунтах литорали водохранилища на глубинах до 2,0 м. Плотность поселений дрейссены

составляла 2417 экз./м², при биомассе – 129.14 г/м², причем 90% обеспечили своим развитием младшевозрастные особи. Всего в составе биоценоза *D. polymorpha* было зарегистрировано 68 видов и форм донных животных, значение индекса разнообразия Шеннона составило 3.87 бит/экз. (табл. 2).

В "мягком" бентосе доминирующее развитие получили личинки хирономид *Dicorendiplex modestus* (Say), *D. nervosus* (Staeger), *D. trilineatus* (Kieffer) и личинки хирономид *Dicorendiplex* Кармановскому водохранилищу к настоящему времени в Павловском отмечается снижение биомассы зоопланктонного сообщества: в 1975 г. биомасса зоопланктона равнялась 4.76 г/м² (данные Башкирского госуниверситета), а в 2007 – 1.79 г/м².

Таблица 2. Структура биоценозов в Павловском водохранилище в 2005 г.

Биоценозы	Число видов	N, экз./м ²	H бит/экз.	Грунты
		B, г/м ²		
<i>Dreissena polymorpha</i>	68	6679	3.87	Закисленные песчаногалечные мелководья
		154.40		
<i>Chironomus f. l. plumosus</i> + <i>Procladius ferrugineus</i> + <i>Potamotheix hammoniensis</i>	24	6180	2.95	Закисленные пески русловой зоны
		25.17		

Таким образом, распространение *D. polymorpha* в исследованных водохранилищах значительно улучшило условия обитания многих представителей донной фауны и привело к увеличению продуктивности донных сообществ. Так в Кармановском водохранилище в биоценозе дрейссены в большом количестве обитают личинки ручейников и каспийские ракообразные, в 70-е гг. прошлого века отмеченные единично, а в Павловском – в литеральной зоне, где дрейссена заселила все доступные биотопы, возросла биомасса личинок хирономид (с 0.3 г/м² в 1974 г. до 2.6 г/м² в 2005 г.), главным образом за счет детритофагов-собирателей. Что же касается продуктивности донных сообществ, то в настоящее время по уровню развития кормового зообентоса, в котором на долю ювенильных особей дрейссены приходится более 70%, водохранилища по классификации С.П. Китаева (1984) являются водоемами повышенного класса трофности: Павловское и сбросной канал Кармановской ГРЭС – эвтрофными, а собственно Кармановское водохранилище – мезотрофным. Вместе с тем в обиход водохранилищах массовое распространение дрейссены привело к угнетению зоопланктонных сообществ.

Список литературы

- Гончаренко Р.И., Махнин В.Г., Миловинова Г.Ф., Таиров Р.Г., Шуклина А.А. Водохранилище Кармановской ГРЭС и перспективы его рыбохозяйственного использования // Сб. научн. тр. ГосНИОРХ. Л., 1988. Вып. 280. Рыбное хозяйство Среднего Поволжья. С. 84–92.
- Дрейссена *Dreissena polymorpha* (Pall.) (Bivalvia, Dreissenidae). Систематика, экология, практическое значение. М., 1994. 239 с.
- Китаев С.П. Экологические основы биопродуктивности озер разных природных зон. М.: Наука, 1984. 208 с.
- Ресурсы поверхностных вод СССР. Т.11. Средний Урал и Приуралье. Л., 1973. 848 с.

МОРФОМЕТРИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА *DREISSENA POLYMORPHA* (PALLAS, 1771) КУЙБЫШЕВСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА И БАСЕЙНА Р. СВЯТЫ

Кастрыкина Л.Т., Семенов Д.Ю., Каменек В.М.

Ульяновский государственный университет, 432700, г. Ульяновск, Набережная реки Свияги, 40.
perchsdj@list.ru

В последние десятилетия в глобальном масштабе отмечено резкое возрастание темпов вселения в водные экосистемы чужеродных позвоночных и беспозвоночных организмов. Проблема биологических инвазий носит актуальный характер и для внутренних водоемов России. Наиболее важным антропогенным фактором инвазии водных беспозвоночных считается водный транспорт (Carlton, 1996), что даже при современном снижении темпов речного судоходства обеспечивает их быстрое распространение.

Двусторчатый моллюск *D. polymorpha* является одним из классических и наиболее агрессивных видов-вселенцев, которые интенсивно распространяются по водоемам Евразии и Северной Америки. Попадая в новый водоем, в течение 5–10 лет дрейссена стремительно увеличивает свою чис-

ленность и биомассу, что приводит к существенным и многоплановым перестройкам в экосистеме водоемов (Kargalauv et al., 1997). Вселение дрейссены в Великие североамериканские озера привело к вытеснению многих местных видов двусторчатых моллюсков (Schloesser, Nalepa, 1994; Nalepa et al., 1996) и вызвало серьезные изменения на экосистемном уровне. Прямые экономические потери от вселения дрейссены в водоемы США оцениваются до 500 миллионов долларов в год (Sea..., 1995).

Материал для данной статьи собран в 2006–2007 годах в ходе исследований, проводимых в р. Сви́гги в черте г. Ульяновска, карьере в экологическом парке «Черное озеро» (бассейн р. Сви́гги, водоем расположен в 400 м от коренного русла р. Сви́гги) и в Ульяновском плесе Куйбышевского водохранилища. Для сравнительного анализа проводили измерения следующих морфометрических признаков (табл. 1).

Таблица 1. Список морфометрических признаков

Признак	Название признака
L	Наибольшая длина створки ($L=L_1+L_2$)
DH	Наибольшая высота створки
TH ₁	Наибольшая толщина раковины
TH ₂	Толщина правой створки
TH ₃	Толщина левой створки
L ₁	Расстояние от переднего края раковины на брюшной стороне до точки наибольшей высоты
L ₂	Расстояние от заднего края раковины на брюшной стороне до точки наибольшей высоты
D ₁	Расстояние между крайними точками створки, лежащими на диагонали прямоугольника ($D_1=D_2+D_3$)
D ₄	Расстояние между крайними точками створки, лежащими на другой диагонали прямоугольника ($D_4=D_5+D_6$)
D ₂	Расстояние на диагонали прямоугольника от точки пересечения ее с крайней точкой переднего края до точки пересечения диагоналей
D ₃	Расстояние на той же диагонали прямоугольника от точки пересечения диагоналей до крайней точки спинного края
D ₅	То же что D ₂ для другой диагонали
D ₆	Расстояние на диагонали от точки пересечения диагоналей до крайней точки брюшного края
α	Угол, образуемый диагональю прямоугольника, направленной к заднему краю и брюшной стороне D ₁ и L
K ₁	Расстояние по линии между точками пересечения диагоналей прямоугольника с краями раковины на спинной стороне
K ₂	Расстояние по линии между точками пересечения диагоналей прямоугольника с краями раковины на заднем крае
K ₃	Расстояние по линии между точками пересечения диагоналей прямоугольника с краями раковины на брюшной стороне
K ₄	Расстояние по линии между точками пересечения диагоналей прямоугольника с краями раковины на переднем крае
H ₁	Расстояние по перпендикуляру, опущенному из точки пересечения диагоналей прямоугольника на спинную сторону
H ₂	Расстояние по перпендикуляру, опущенному из точки пересечения диагоналей прямоугольника на брюшную сторону
M	Расстояние от точки пересечения переднего края с диагональю D ₁ до точки пересечения раковины с перпендикуляром H на спинной стороне
G	Расстояние от точки пересечения раковины с диагональю D ₄ до точки пересечения с линией наибольшей высоты на спинной стороне
β	Угол, образуемый продолжением линий G и L

По данным Е.В. Милановского (1940), дрейссена полиморфа и дрейссена ростриформис (*Dreissena rostriformis* (Deshayes, 1838)) (возможно это неправильно определенная дрейссена бугская (*Dreissena bugensis* Andrusov, 1897)) обитали в бассейне Средней Волги еще в плиоценовую эпоху и соответственно, можно предположить, что современные популяции дрейссены, обитающие в бассейне р. Сви́гги и Куйбышевском водохранилище, берут свое начало еще с той эпохи. Позднее, в эпоху

редневековья, инвазия дрейссены могла произойти в связи с развитием судоходства (путь из «варяг-арябы»).

Относительно крупных речных суда, способные пассивно переносить дрейссены, появились в бассейне Средней Волги в IX–XI веках, в этот период и могла произойти инвазия (Семенов, 2007). Из анализа табл. 2 видно, что обнаружены достоверные морфометрические различия *D. polymorpha* р. Свияги и карьера в экологическом парке «Черное озеро» по следующим признакам: L; DH; TH₁; TH₂; L₁; L₂; D₁; D₂; D₃; D₄; K₁; M; G.

Количество признаков популяционных различий *D. polymorpha* р. Свияги и карьера в экологическом парке «Черное озеро» составляет 13 из 23, то есть 56,5%. Согласно имеющимся данным можно утверждать, что популяции р. Свияги и карьера в экологическом парке «Черное озеро» достоверно отличаются между собой и представляют две обособленные популяции.

Таблица 2. Морфометрические признаки популяций *D. polymorpha* р. Свияги и карьера в экологическом парке «Черное озеро» в 2007 г.

Признак	Русло р. Свияги у карьера «Новый», n = 25			Карьер в экологическом парке «Черное озеро», n = 25			T
	Колебания	M±m	CV	Колебания	M±m	CV	
L (мм)	27.4–55.0	37.37±0.73	1.95	23.6–29.3	26.53±0.21	0.79	4.52*
DH	14.1–31.7	20.06±0.87	4.33	11.3–16.5	13.55±0.38	2.81	2.93*
TH ₁	28.2–60.3	39.28±0.81	2.06	23.4–29.6	27.58±0.22	0.80	2.86*
TH ₂	14.1–31.7	19.92±0.88	4.41	11.1–16.5	13.61±0.39	2.86	8.65*
TH ₃	14.0–30.8	20.40±0.82	4.01	11.3–16.4	13.50±0.37	2.74	1.15
L ₁	13.2–27.3	18.16±0.78	4.29	11.1–15.2	12.93±0.31	2.40	2.97*
L ₂	13.2–27.5	18.93±0.75	3.96	11.1–15.3	12.70±0.17	0.72	6.48*
D ₁	19.4–43.5	31.77±0.75	2.36	21.4–26.1	23.56±0.20	0.85	2.16*
D ₂	23.2–42.8	29.75±0.65	2.18	21.1–25.7	23.07±0.21	0.86	5.24*
D ₃	15.4–21.6	19.57±0.31	1.58	12.6–17.4	14.84±0.32	2.16	1.15
D ₄	9.1–22.1	13.54±0.96	7.09	5.8–11.1	8.65±0.61	7.10	2.53*
D ₅	9.1–23.4	12.26±1.16	9.46	5.3–11.3	8.51±0.70	8.23	5.58*
D ₆	12.2–19.8	16.23±0.46	2.83	11.5–16.9	13.80±0.39	2.82	0.00
α	20–30	25.40±0.39	1.53	19–30	20.87±0.52	2.50	0.00
K ₁	10.1–22.2	14.82±0.81	5.46	10.1–15.4	11.92±0.32	1.93	0.00
K ₂	15.3–38.8	22.4±1.04	4.64	12.3–16.5	14.74±0.33	2.14	6.71*
K ₃	11.1–20.6	14.76±0.64	4.33	10.7–14.3	12.40±0.29	2.33	0.00
K ₄	24.5–36.1	30.04±0.38	1.26	15.4–26.5	24.11±0.46	1.90	1.50
H ₁	3.5–6.1	8.65±1.45	16.51	4.4–8.1	6.12±0.60	9.80	0.00
H ₂	5.2–15.5	7.85±1.31	16.60	3.6–8.5	5.73±0.85	4.83	0.00
M	18.4–32.7	24.26±0.58	2.39	15.5–19.5	17.76±0.22	1.24	2.18*
G	7.2–21.2	11.60±1.20	10.34	5.1–9.2	6.93±0.59	8.51	2.19*
β	17–31	24.01±0.58	3.40	17–31	28.08±0.50	1.78	1.23

Анализ табл. 3 показывает, что обнаружены достоверные морфометрические различия *D. polymorpha* Ульяновского плеса Куйбышевского водохранилища и р. Свияги по следующим признакам: L; DH; TH₁; TH₂; TH₃; L₁; D₁; D₂; D₃; D₄; K₁; H₁; G.

Таблица 3. Морфометрические признаки популяций речной дрейссены Куйбышевского водохранилища и р. Свияги в 2007 г.

Признак	Ульяновский плес Куйбышевского водохранилища, n = 25			Русло р. Свияги у карьера «Новый» n = 25			T
	Колебания	M±m	CV	Колебания	M±m	CV	
L (мм)	15.4–27.4	18.35±0.65	3.54	27.4–55.0	37.37±0.73	1.95	6.11*
DH	5.4–14.7	8.20±1.13	13.78	14.1–31.7	20.06±0.87	4.33	6.79*
TH ₁	10.1–8.9	16.35±1.15	7.05	28.2–60.3	39.28±0.81	2.06	2.44*
TH ₂	5.1–14.6	8.36±1.13	13.51	14.1–31.7	19.92±0.88	4.41	2.18*
TH ₃	5.5–14.4	8.09±1.10	13.59	14.0–30.8	20.40±0.82	4.01	7.95*
L ₁	7.4–13.2	9.07±0.63	6.94	13.2–27.5	18.16±0.78	4.29	4.31*

Признак	Ульяновский плес Куйбышевского водохранилища, n = 25			Русло р. Свияги у карьера «Новый» n = 25			T
	Колебания	M±m	CV	Колебания	M±m	CV	
L ₁	7.4 – 13.9	8.91±0.73	8.20	13.2–27.5	18.93±0.75	3.96	1.62
D ₁	13.1–24.5	16.41±0.69	4.20	19.4–43.5	31.77±0.75	2.36	2.16*
D ₂	13.2–23.3	16.58±0.60	3.61	23.2–42.8	29.75±0.65	2.18	6.32*
D ₃	7.4–15.5	10.45±0.77	7.40	15.4–21.6	19.57±0.31	1.58	7.66*
D ₄	5.4–9.1	7.21±0.51	7.07	9.1–22.1	13.54±0.96	7.09	5.14*
D ₅	4.2–9.6	6.85±0.78	11.38	9.1–23.4	12.26±1.16	9.46	1.03
D ₆	7.1–14.8	9.74±0.79	8.11	12.2–19.8	16.23±0.46	2.83	6.79*
α	23'–31'	28.04±0.28	0.99	20'–30'	25.41±0.39	1.53	0.00
K ₁	9.6–15.6	11.76 ±0.51	4.35	10.1–22.2	14.82±0.81	5.46	0.00
K ₂	11.1–16.4	14.79±0.36	2.44	15.3– 38.8	22.43±1.04	4.64	1.33
K ₃	9.5–24.5	12.16±1.23	10.11	11.1–20.6	14.76±0.64	4.33	0.00
K ₄	22.4–29.5	24.81±0.28	1.12	24.5–36.1	30.04±0.38	1.26	6.36*
H ₁	3.5–7.6	5.63±0.72	12.78	3.5–16.1	8.65±1.45	16.52	8.06*
H ₂	3.3–7.5	5.50±0.76	13.81	5.2–15.5	7.85±1.31	16.64	0.00
M	14.4–19.5	17.40±0.29	1.66	18.4–32.7	24.26±0.58	2.39	1.08
G	4.5–10.1	7.10±0.78	10.98	7.2–21.2	11.60±1.20	10.34	5.93*
β	10'–20'	13.96±0.71	5.08	17'–31'	24.03±0.58	3.40	1.23

Количество признаков популяционных различий *D. polymorpha* Куйбышевского водохранилища и р. Свияги составляет 14 из 23, то есть 60.9%, это позволяет утверждать, что популяция Куйбышевского водохранилища и р. Свияги достоверно различаются между собой и представляют две обособленные популяции.

На основании анализа таблиц 2 и 3, можно сделать вывод, что на данный исторический момент в водоемах Ульяновской области достоверно существует три популяции *D. polymorpha* – Куйбышевского водохранилища, р. Свияги и карьера в экологическом парке «Черное озеро»

Список литературы

- Милиновский Е.В. Очерк геологии Среднего и Нижнего Поволжья. М.-Л.: Нефтяная и горная литература, 1940. С. 161–180.
- Отчет о научно-исследовательской работе «Комплексное экологическое изучение реки Свияги в районе г. Ульяновска». Казань: КГУ, 1991. 144 с.
- Семенов Д.Ю. Дрейссена речная (*Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771)) бассейна р. Свияги // Природа Симбирского Поволжья. Сборник научных трудов. Вып. 8. Ульяновск: Корпорация технологий продвижения, 2007. С. 200–203.
- Karatayev A.Y., Burlakova L.E., Padilla D.K. The effects of *Dreissena polymorpha* (Pallas) invasion on aquatic communities in Eastern Europe // J. Shellfish Res. 1997. Vol. 16. P. 187–203.
- Carlton J.T. Invasion in the world seas: six centuries of reorganizing earth's marine life // Proc. of the Norway/UN Conference on Alien species. Trondheim, 1996. P. 99–102.
- Nalepa T.F., Harston D.J., Gastenik G.W., Fanslow D.L., Lang G.A. Changes in the freshwater mussel community of Lake St. Clair: from Unionidae to *Dreissena polymorpha* in eight years // J. Great Lakes Res. 1996. Vol. 22 (2). P. 354–369.
- Sea Grant Zebra Mussel Report (1988–1994). Ohio State University, 1995. 54 p.
- Schloesser D.W., Nalepa T.F. Dramatic decline of unionid bivalves in offshore waters of western Lake Erie after infestation by the zebra mussel, *Dreissena polymorpha* // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1994. Vol. 51. P. 2234–2242.

ВЗАИМООТНОШЕНИЯ ДРЕЙССЕНЫ С ПЛАНКТОННЫМИ СООБЩЕСТВАМИ В ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫХ УСЛОВИЯХ

Курбатова С.А., Лаптева Н.А.

Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанова РАН.

152742, Борок, Ярославская обл., Некоузский р-н

kurbatova@ibw.voroslavl.ru, lap@ibw.voroslavl.ru

Присутствие моллюсков *Dreissena polymorpha* (Pall.) в водоемах оказывает значительное влияние на ряд гидрохимических показателей (скорость оборота органических и минеральных веществ, общую минерализацию, цветность и прозрачность воды и др.) и на биоценотические связи в экосистемах. Известно, что в другах дрейссены формируются специфические сообщества зообентоса (Дрейссена *Dreissena* ..., 1994). Наряду с этим, активность дрейссены, как фильтратора-седиментатора, сказывается на структуре и функционировании планктонных сообществ. Воздействие дрейссены может проявляться как напрямую – через выедание планктона, так и опосредованно – за счет выделения в среду продуктов метаболизма и изменение биотопа. *D. polymorpha* меняет размерность и численность фито- и зоопланктона, трофическую структуру данных сообществ. Она конкурирует с зоопланктоном за все виды пищевых ресурсов (водоросли, бактерии, детрит). Поэтому чаще всего, после вселения дрейссены, в водоемах регистрируют значительное снижение численности и биомассы зоопланктона (Bridgeman et al., 1995). Однако, в последнее время исследователи стали отмечать, что это не всегда так (Maguire, Grey, 2006).

Эксперименты свидетельствуют о возможности прямого отрицательного действия дрейссены и на количество бактерий (Михеев, Сорокин, 1966; Silverman et al., 1994). Характер влияния дрейссены на бактерий зависит от трофности воды: в олиготрофных водоемах она стимулирует развитие гетеротрофных бактерий, в эвтрофных – снижает (Colthler et al., 1995).

В мелководных зонах активно фильтрующая дрейссена увеличивает прозрачность воды, вследствие чего глубже простирается зона зарастания укорененными водными растениями (Griffiths, 1994). В результате – в пелагический комплекс зоопланктона добавляются фитофильные виды, меняется видовой состав и численность фитопланктона.

Цель работы – исследовать изменения структурно-функциональных характеристик и корреляционных связей планктонных сообществ в экспериментальных экосистемах, содержащих дрейссены.

Опыты проводили в полевых условиях в пластиковых лотках с площадью дна 2.6 м² и бетонированных садках с площадью дна 16 м². В каждую емкость помещали грунт, отобранный в Рыбинском водохранилище из мест обитания дрейссены (слоем 2 см в лотках и 7 см в садках). Уровень воды в лотках был 0.5 м, в садках – 1 м. Параллельно с отбором грунта из драги отбирали разновозрастные други дрейссены, которые помещали в лотках на грунт, а в садках на проникающую сеть (газ №18), закрепленную в 30 см от дна. Начальная плотность заселенного зоопланктона составляла ~200 экз./л в лотках и ~150 экз./л в садках. В первом опыте экспериментальные экосистемы содержали дрейссены с биомассой 0.5 кг/м² и 1.5 кг/м², во втором – дрейссены с биомассой 1 кг/м². В контрольные экосистемы вносили только зоопланктон. Варианты опытов имели трех- или четырехкратную повторность. Наблюдения проводили в летние месяцы. Первые пробы отбирали через 2 нед после постановки опыта, затем через каждые 10 или 14 сут. Методика отбора и обработки проб бактерий описана в работе (Лаптева и др., 2004), фито- и зоопланктон обрабатывали по общепринятым гидробиологическим методикам (Методика изучения ..., 1975). В течение эксперимента контролировали абиотические факторы среды. Степень связи сравниваемых показателей оценивали с помощью линейной корреляции (Лаккин, 1990).

В первом эксперименте при организации экосистем в лотках и размещении дрейссены на грунте были получены следующие результаты.

В контроле с середины июня до середины июля в сообществе преобладали диатомовые и зеленые водоросли размером до 40 мкм. Пик численности, совпадающий с высоким содержанием нитратов (0.6 мг/л) и аммиачного азота (0.4 мг/л), наблюдали в конце июня. Затем на фоне снижения азотной концентрации минеральных форм азота развивались синезеленые водоросли с величиной клеток 40–100 мкм. Общая численность фитопланктона сокращалась. Второй небольшой подъем численности произошел в конце июля при увеличении концентрации нитратов до 0.6 мг/л.

Общая численность бактерий (ОЧБ) варьировала в пределах 2–3 млн. кл./мл и их биомасса в первые 20 сут эксперимента была невелика. С повышением содержания РОВ с 10 до 13–15 мг С/л, следовавшим после пика численности фитопланктона и интенсивным прогревом воды до 20–22°C увеличилась численность (5–6 млн. кл./мл) и биомасса бактерий. В конце третьей декады июля в период отмирания синезеленых водорослей биомасса достигала максимальных величин до 147 мкг С/л.

за счет развития крупных клеток – 0.2 мкм^3 . Интенсивная ассимиляция углекислоты бактериями $12-19 \text{ мкг C/л·сут}^{-1}$ и их продукция $192-321 \text{ мкг C/л·сут}^{-1}$ протекали в середине июля. Время генерации бактерий в этот период было наименьшим (8–12 ч) и повышалось до 27 ч к концу июля, что совпадало с понижением среднесуточной температуры воды. Между биомассой бактерий и численностью фитопланктона отмечали достоверную отрицательную корреляцию ($r = -0.6$).

За время эксперимента в контрольных лотках было зарегистрировано 68 видов зоопланктона (26 Rotatoria, 26 Cladocera, 16 – Copepoda). Ветвистоусые ракообразные составляли в среднем 77% общей численности и 62–97% общего количества видов. Большую часть времени доминировала *Daphnia longispina* O.F. Müller (13–66%). Численность этого вида находилась в обратной зависимости от численности фитопланктона ($r = -0.54$). После пика бактериального развития, с третьей декады июля, значительно увеличилось количество науплиусов.

В экосистемах с дрейссеной численность фитопланктона была ниже контрольной в периоды развития с размером клеток до 40 мкм . В среднем за опыт численность составила в варианте с меньшей плотностью моллюсков – 0.84 млн. кл./л , с большей – 0.76 млн. кл./л , против 1.31 млн. кл./л в контроле. В середине июля во время регистрации массового развития синезелены водорослей количество фитопланктона было сходным во всех вариантах.

Величины ОЧБ колебались в тех же пределах, что и в контроле, но биомасса микроорганизмов с середины июля была достоверно ниже. Объем бактериальных клеток снизился до $0.07-0.08 \text{ мкм}^3$. Максимальную активность бактерий $15 \text{ мкг C/л·сут}^{-1}$ так же отмечали во второй половине июля, продукция составляла $99-261 \text{ мкг C/л·сут}^{-1}$. Время генерации бактерий составляло 12–13 ч.

В зоопланктоне изменялось соотношение основных групп. Увеличилась доля веслоногих ракообразных и коловраток. Среди коловраток массовыми были планктонные альгофаги рода *Synchaeta* Ehrenberg и детрито-альгофаг *Brachionus angularis* Gosse. Из ветвистоусых ракообразных более интенсивно, по сравнению с контролем, развивался *Scapholeberis mucronata* (O.F. Müller).

При введении в экосистему дрейссены происходило усиление корреляционных связей между биомассой бактерий и численностью науплиусов Copepoda ($r = 0.74$ и 0.81) и коловраток ($r = 0.49$ и 0.54). Одновременно, в экосистемах с большей плотностью моллюсков ослаблялась связь бактерий с Cladocera (в контроле $r = -0.68$, с дрейссеной 1.5 мг/м^2 $r = -0.13$).

Таким образом, в первом эксперименте присутствие дрейссены вызвало достоверное уменьшение количества водорослей размером до 40 мкм , снижение биомассы и средних размеров клеток бактерий спустя 1 мес от начала эксперимента. Это свидетельствует о потреблении моллюсками в пищу не только фитопланктона, но и крупных бактерий. Способность дрейссены отфильтровывать бактерий подтверждается исследованиями других авторов (Михеев, Сорокин, 1966; Cother et al., 1995; Silvertman et al., 1994).

Средняя за все время эксперимента численность фильтраторов Cladocera была ниже в вариантах с моллюсками. В середине июля количество ветвистоусых рачков достигло максимальных, но меньших, чем в контроле величин. Это увеличение следовало после пика численности фитопланктона и на подъеме биомассы бактериопланктона. Наиболее существенным, по сравнению с контрольным вариантом, было снижение численности доминирующего вида, тонкого фильтратора – *Daphnia longispina*. Рачок *Scapholeberis mucronata*, возможно, получил преимущество в экосистемах с дрейссеной из-за отличающегося от других ветвистоусых, способа добывания пищи – не из толщи воды, а у поверхностной пленки. Тем самым, он использовал ресурсы, недоступные для моллюсков.

Снятие напряженности конкурентных отношений между коловратками и кладокерами (Amet et al., 1998) могло послужить одной из причин более интенсивного развития Rotatoria в экосистемах с дрейссеной, где в конце июля–начале августа вид *Brachionus angularis* составлял около 15% общей численности зоопланктона, а в контроле только 0.3%, *Synchaeta* sp. в варианте с меньшей плотностью моллюсков – около 12%, в лотках с большей плотностью дрейссены – 77% и только 0.3% в контроле.

Ключевыми факторами регуляции обилия бактерий является выедание их зоопланктоном и трофическая стимуляция фитопланктоном (Бульон и др., 1999). В проведенном эксперименте в присутствии дрейссены пресс “сверху” со стороны *Daphnia longispina* был устранен, но не произошло стимуляции “снизу”, т.к. количество фитопланктона снижалось моллюсками. Влияние дрейссены на снижение биомассы бактериопланктона проявилось напрямую за счет выедания крупных форм и опосредованно через уменьшение продукции легкоусвояемого органического вещества (ЛОВ) фитопланктоном.

Во втором эксперименте численность фитопланктона в контроле колебалась в пределах $0.41-5.16 \text{ млн. кл./л}$, его средняя биомасса составила 0.89 мг/л . Максимальные величины этих характеристик приходились на июль. В экосистемах с дрейссеной численность составляла $0.03-1.28 \text{ млн. кл./л}$

при средней биомассе 0.4 мг/л. Фотосинтез фитопланктона был значительно меньше в присутствии дрейссены (0.18 мг О₂/л·сут против 0.36 мг О₂/л·сут в контроле).

Средние за все время наблюдений значения численности бактерий и размах колебаний этой величины были сходны в контроле и в экосистемах с дрейссеной. Но связь ОЧБ с количеством хлорофилла *a* ($r = 0.69$ в контроле) ослабевала в присутствии дрейссены ($r = 0.13$). Объем бактериальных клеток в садках с моллюсками увеличился с 0.06 до 0.17 мм³, в то время как в контроле уменьшился с 0.09 до 0.06 мм³. Вследствие этого биомасса бактерий в экосистемах с дрейссеной была несколько выше, чем в контроле в период наибольшего прогрева воды (с конца июня до середины августа). Отмечалась положительная корреляция биомассы с РОВ ($r = 0.4-0.6$). Ассимиляция углекислоты бактериями колебалась от десятых долей до 18 мкг С/л·сут в контроле и до 14 мкг С/л·сут в экосистемах с дрейссеной. Средняя ее величина за весь период наблюдений была сходной. В садках с дрейссеной бактериальная деструкция органического вещества протекала более активно, чем в контроле в начале и в конце опыта.

Во втором эксперименте было зарегистрировано 76 видов зоопланктона (35 – Rotatoria, 27 – Cladocera, 14 – Copepoda). В зоопланктоне экосистем с дрейссеной относительное количество ветвистоусых рачков оставалось, как и в контроле, преобладающим. Отмечали отсутствующие в контроле два пика численности Cladocera за счет развития *Daphnia longispina* и *Ceriodaphnia quadrangula* (O.F. Müller). Численность и биомасса молоди Copepoda и Rotatoria снижались. Наблюдали меньший, чем в контроле показатель индекса видового разнообразия (2.63 бит/экз. против 3.12 бит/экз.). Отношение биомассы зоопланктона к биомассе фитопланктона в контроле было ~ 1, в экспериментальных экосистемах с дрейссеной ~ 3. В то время как в контроле численность коловраток значительно коррелировала с содержанием хлорофилла *a* ($r = 0.66$), в экосистемах с дрейссеной количество коловраток имело тесную связь с численностью бактерий ($r = 0.66$). Таким образом, при расположении дрейссены в водной толще (на сетке) в сообществе зоопланктона не произошло значительного уменьшения численности, биомассы и доли ветвистоусых рачков, как при расположении моллюсков на грунте. Биомасса бактерий была выше в экосистемах с дрейссеной. Численность, биомасса, фотосинтез фитопланктона снижались. Данные эксперимента подтверждают наблюдения, что на камнях и сваях высоко над дном дрейссены питается в основном фитопланктоном (Дрейссена..., 1994), оставляя фильтраторам зоопланктона другие пищевые ресурсы – бактерий и детрит. Влияние дрейссены на бактериопланктон в большей степени проявлялось опосредованно через фитопланктон, что наблюдали и другие авторы на водоемах (Cothner et al., 1995).

Таблица. Влияние дрейссены на планктонные организмы

Сообщество	Эффект	
	Снижение количества	Стимулирование (увеличение численности и биомассы)
Бактериопланктон	Отфильтровывание крупных форм и агрегатов бактерий, бактерий, ассоциированных с частицами детрита. Обеднение питательной среды вследствие снижения продукции ЛОВ фитопланктоном	Размножение и усиление активности бактерий за счет обогащения субстратов питательными веществами при образовании агглютинатов и фекалий и отмирании моллюсков
Фитопланктон	Выедание водорослей	Развитие синезеленых водорослей
Зоопланктон	Снижение численности фильтраторов в результате конкуренции за пищевые ресурсы и в слабой степени за счет прямого отфильтровывания науплиусов, коловраток, велигеров	Увеличение количества детритофагов-собирателей

Проведенные эксперименты и литературные данные показывают, что в любой ситуации дрейссена оказывает прямое отрицательное влияние на фитопланктон, уменьшая численность водорослей размером до 40 мкм. Снижение доли фильтраторов зоопланктона происходит при увеличении напряженности конкурентных отношений за все виды пищевых ресурсов. Это зависит от видового состава фитопланктона, местоположения и активности дрейссены, а также от комплекса абиотических факторов, влияющих на скорость оборота органических и минеральных веществ. Влияние дрейссены на бактериопланктон проявляется напрямую при отфильтровывании пригодных для питания форм, а опосредованное влияние может быть как положительным, так и отрицательным для развития бактерий (таблица).

Список литературы

- Булънов В.В., Никулина В.Н., Пивельева Е.Б., Степанова Л.А., Хлебков Т.В. Микробная "петля" в трофической сети озерного планктона // Журн. общ. биологии. 1999. Т. 60. № 4. С. 431–444.
- Дрейссена *Dreissena polymorpha* (Pall.) (Bivalvia, Dreissenidae). Систематика, экология, практическое значение. М.: Наука, 1994. 240 с.
- Лакин Г.Ф. Биометрия. М.: Высш. шк., 1990. 352 с.
- Лантева Н.А., Курбатова С.А., Солнцева И.О., Коренева Е.А. Влияние дрейссены (*Dreissena polymorpha* (Pall.)) на формирование сообществ микроорганизмов и зоопланктона в экспериментальных экосистемах // Биология внутр. вод. 2004. № 1. С. 52–61.
- Методика изучения биоценозов внутренних водоемов / Под ред. Ф.Д. Мордухай-Болтовского. М.: Наука, 1975. 240 с.
- Мухеев В.П., Сорокин Ю.И. Количественные исследования питания дрейссены радиоуглеродным методом // Журн. общ. биологии. 1966. Т. 27. № 4. С. 463–472.
- Arner M., Koivisto S., Norberg J., Kautsky N. Trophic interactions in rockpool food webs: Regulation of zooplankton and phytoplankton by *Notonecta* and *Daphnia* // Freshwater Biol. 1998. V. 39. № 1. P. 79–80.
- Bridgeman T.B., Fahnenstiel G.L., Lang G.A., Nalepa T.F. Zooplankton grazing during zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) colonization of Saginaw Bay, Lake Huron // J. Great Lakes Res. 1995. V. 21. № 4. P. 567–573.
- Cotner L., Johnson J., Gardner W., Sada R., Cavalletto Y., Heaht R. Effects of the zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) on bacterioplankton: evidence for both size-selective consumption and growth stimulation // J. Great Lakes Res. 1995. V. 21. № 4. P. 517–528.
- Griffiths R.W. Habitat alteration caused by the keystone species *Dreissena polymorpha* // 37th Conf. Int. Assoc. Great Lakes Res. and Estuarine Res. Fed.: Program and Abstr. Windsor, 1994. P. 36.
- Maguire C.M., Grey J. Determination of zooplankton dietary shift following a zebra mussel invasion, as indicated by stable isotope analysis // Freshwater Biology. 2006. V. 51. № 7. P. 1310–1319.
- Silverman N., Lynn J., Achberger E., Dietz T. Gill structure in zebra mussels: Bacterial-sized particle filtration: [Abstr.] ASZ. Annu. Meet. Chicago // Amer. Zool. 1994. V. 34. № 5. P. 3.

ВЕЛИГЕРЫ ДРЕЙССЕН В ПЛАНКТОНЕ РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА: РАСПРЕДЕЛЕНИЕ И ЗНАЧЕНИЕ В СООБЩЕСТВЕ

Лазарева В.И., Жданова С.М.

Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанова РАН

152742, Ярославская обл., Некоузский район, пос. Борок. E-mail: lazareva_v57@mail.ru

Моллюски рода *Dreissena* в пресноводных экосистемах служат одним из немногих настоящих эдификаторов, способных коренным образом изменить не только донные, но и пелагические сообщества. Этот мощный фильтратор активно осаждаёт сестон и аккумулирует его в своих многоярусных колониях (дружках), в которых находят убежище и пищу другие донные животные (Перова, Щербина, 1998; Экологические проблемы..., 2001). Дрейссена увеличивает продуктивность донных сообществ и способствует снижению продуктивности планктона (Харченко, 1995; Осталеня, 2007). По расчетам, сделанным для оз. Нарочь (Беларусь), в присутствии дрейссены потери взвеси от общего ее содержания в толще воды увеличиваются в 8 раз (Деренговская и др., 2002). Согласно обзору (Харченко, 1995), объем профильтрованной дрейссеной воды в течение года сопоставим с объемом водоема, где она обитает. Планктонная личинка дрейссены (велигер) конкурирует за пищу с пелагическими фильтраторами-микродетритофагами, в первую очередь с простейшими и коловратками, для успешного развития которых необходима высокая концентрация корма (Гутельмахер и др., 1988).

К началу 70-х годов XX-го века по всей акватории Рыбинского водохранилища расселилась *D. polymorpha* (Pallas) (Рыбинское водохранилище, 1972). Ее колонии в 80–90-х годах сформировали новый высокопродуктивный биотоп замкнутого ракушечника, биомасса животных в котором, без учета самих моллюсков, близка к наблюдаемой на серых илах (Перова, Щербина, 1998; Перова, 1999). Общий запас дрейссены в водохранилище составляет более 700 тыс. т (Щербина, 2002). В начале 90-х годов прошлого века в водохранилище наметилась тенденция к конкурентному вытеснению дрейссеной других моллюсков (Перова, Щербина, 1998). На рубеже веков началось распространение второго вида *D. bugensis* (Andrusov) (Экологические проблемы..., 2001).

Изменение в структуре зоопланктона, в частности, снижение в 1,5–2 раза численности коловраток, стали заметны с 1992 г., особенно отчетливо – с 1997 г. в современную маловодную фазу гидро-

логического цикла (Лазарева и др., 2001; Лазарева, 2005а). Это, скорее всего, представляет следствие их конкуренции с дрейссенами за ресурсы сестона. В 2002–2004 гг. максимальная численность (до 150 тыс. экз./м³) велигеров моллюска отмечена в речных плесах и устьях рек, она сравнима с количеством зоопланктона, во второй половине лета дрейссены в ряде биотопов преобладали над зоопланктоном (Лазарева, 2005б). В 2007–2008 гг. численность велигеров оставалась высокой, наибольшее (>100 тыс. экз./м³) их количество в конце июля обнаружено на руслах затопленных рек Мологи и Су-ды с глубинами 10–14 м (табл. 1).

Таблица 1. Численность (тыс. экз./м³) велигеров дрейссен в планктоне Рыбинского водохранилища в 2006–2008 гг.

Биотоп	Июнь	Июль	Август	Сентябрь	Октябрь
Главный плес:					
– русла затопленных рек	1.4–1.9	3.8–186.6	2.2–28.9	0.11–0.33	0.04–3.3
– затопленная пойма	0.4	7.5–78.6	20.7–39.4	0.33–0.36	0.08–0.2
– мелководные заливы	0	–	–	0.01	0–0.57
Моложский плес	0.11–8.3	65.4–122.6	89.7	0.01–0.1	0–0.07
Шекснинский плес	0.16	1.02–213.3	22.2–37.4	0.04–0.4	0–0.08
Волжский плес	0.34–2.0	16.2–56.1	9.5–49.5	0.04–0.92	0
Приплотинный участок	0	39.1–74.7	–	0.13	0.11–0.43
Среднее	0.6±0.35	51.2±9.9	27.0±5.9	0.19±0.05	0.41±0.16

Примечание. Прочерк – отсутствие данных, нуль – отсутствие в пробах велигеров.

В расчете на 1 мг сырого веса скорость фильтрации велигеров длиной 0.2 мм невелика и составляет 2–4 мкл/сут (расчет наш по уравнениям Каратаева, Буракова, 1991). Для сравнения, скорость фильтрации рачков рода *Daphnia* достигает 65–300 мл/мг в сут, коловраток – 36–150 мл/мг в сут (наш расчет по: Монаков, 1998). Вероятно, сами велигеры лишь в период пика численности могут конкурировать с зоопланктоном. Однако концентрация велигеров отражает количество взрослых моллюсков на дне водоема, именно их фильтрационная активность приводит к снижению концентрации в воде кормового сестона. Скорость фильтрации у водных животных зависит от их массы (Монаков, 1998). Суточная скорость фильтрации 1 экз. взрослой дрейссены с длиной тела >20 мм из Рыбинского водохранилища составляет >1 л/экз (Пряничникова, Щербина, 2005). В гидродинамически активном водоеме, к каковым относится водохранилище (Поддубный, 1991), дрейссене доступен сестон всей толщи воды.

В сезонном цикле в планктонных сборах велигеры зарегистрированы в пелагиали речных плесов (глубина 8–13 м) с первой декады июня при температуре воды ~17 °С, в это время их численность (до 8.3 тыс. экз./м³) много ниже таковой (25–200 тыс. экз./м³) зоопланктона (Rotifera, Cladocera, Serepoda). Со второй декады июля высокая (до 65 тыс. экз./м³) численность велигеров отмечена на большинстве станций водохранилища. «Пиковая» их концентрация превышает 200 тыс. экз./м³, в 2007–2008 гг. пик численности наблюдали в третьей декаде июля при температуре воды 18–20 °С (табл. 1). Осенью с конца сентября до конца октября при температуре воды 7–13 °С на большинстве станций количество велигеров было не велико, в 2006–2007 гг. максимальную их численность (0.6–3.3 тыс. экз./м³) отмечали в западной части Главного плеса водохранилища на участках затопленного русла Мологи. Единично велигеры обнаружены и в более поздние сроки, в том числе в феврале 2008 г. подо льдом на затопленном русле Волги при температуре 0.3 °С. Вероятно, осевшие поздней осенью велигеры не могут прочно закрепиться на дне, и их сносит течением воды.

В целом, период высокой численности велигеров (июль–август) совпадает с массовым развитием большинства летних видов зоопланктона. В июле концентрация велигеров (>50% станций водохранилища) превышает численность не только ракообразных-фильтраторов, но и коловраток (см. рисунки). Доля велигеров в период максимальной их численности составляет в среднем 50% количества фильтраторов планктона (велигеры+зоопланктон), в Волжском и Главном плесах она достигает 64–83%. В это время возможны напряженные трофические отношения между дрейссеной и зоопланктоном. Вместе с тем, высокая численность коловраток зарегистрирована на тех же станциях, что и максимальное количество велигеров ($r = 0.60$, $p < 0.01$). Обе группы микрофагов многочисленны на затопленных руслах рек Мологи, Шексны и Волги вблизи границы с речными плесами, эти биотопы представляют наиболее продуктивные участки водохранилища – зоны аккумуляции сестона. Здесь же, вероятно сконцентрированы и родительские поселения моллюсков.

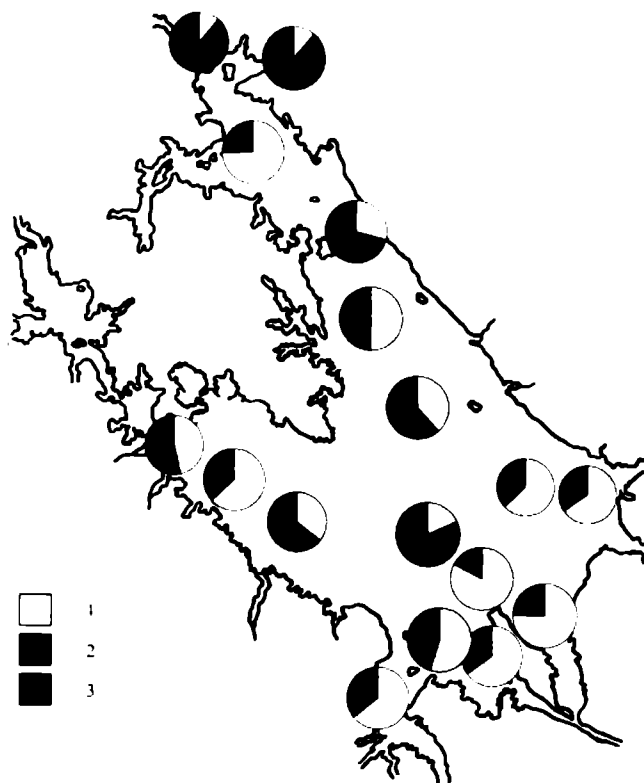


Рис. Соотношение численности велигеров дрейссен и фильтраторов зоопланктона на акватории Рыбинского водохранилища в июле 2008 г.

1 – велигеры дрейссен, 2 – коловратки, за исключением *Asplanchna*; 3 – ракообразные-фильтраторы (Cladocera, кроме *Leptodora*, *Bythotrephes*; *Eudiaptomus gracilis* Sars, *E. graciloides* Lill. и науплиусы Cyclopoida)

В современный период численность велигеров дрейссен в Рыбинском водохранилище одна из самых высоких среди водоемов Верхней Волги, она существенно выше, чем в расположенных ниже по каскаду водохранилищах (табл. 2). Только в Ивановском водохранилище количество велигеров превышает отмеченное в Рыбинском. С конца 80-х годов прошлого века наблюдали увеличение численности велигеров дрейссен в Ивановском и Угличском водохранилищах, в июле 1991–1995 гг. регистрировали до 1,3–1,5 млн экз./м³ (Столбунова, 1999). В Рыбинском водохранилище количество велигеров >3 млн. экз./м³ отмечали локально в июне–июле 1981 г. (Волков, Латыш, 1982). В 1982 г. в Моложском плесе В.И. Лазаревой зарегистрирована «пиковая» концентрация велигеров в середине июля, при температуре воды 22–23 °С она составляла 68–82 тыс. экз./м³, в поверхностном (0–2 м) горизонте воды достигала 370–760 тыс. экз./м³. После 2006 г. зафиксирован, по-видимому, новый под-

ем их численности в Рыбинском водохранилище (табл. 1), по данным Е. А. Соколовой концентрация велигеров на стандартных станциях достигала >400 тыс. экз./м³ (ист. сб.).

Таблица 2. Численность (тыс. экз./м³) велигеров дрейссен в водохранилищах Верхней и Средней Волги в августе

Водохранилище	2005 г.		2008 г.	
	Min-max	Среднее	Min-max	Среднее
Иваньковское	0.05–72.4	16.8±8.0	–	–
Угличское	0.03–0.95	0.18±0.06	–	–
Рыбинское	0.24–49.3	10.6±2.0	2.2–89.7	27.0±5.9
Горьковское	0.55–9.1	3.9±0.76	2.2–33.8	12.8±3.0
Чебоксарское	1.1–2.1*	1.7±0.22*	0.08–3.0	0.55±0.21
Куйбышевское (выше устья Камы)	–	–	0.09–1.7	0.70±0.13

Примечание: * – выше устья Оки

Дрейссены способствуют деэвтрофированию пелагиали водоемов, поскольку активно осаждают и аккумулируют сестон на дне водоема. Они перераспределяют поток вещества и энергии от планктона к бентосу и в мелководных водоемах усиливают динамическое взаимодействие между пелагиалью и бенталью (MacIsaac et al., 1999). Этот процесс называют «бентификацией», в Нарочанских озерах новое направление сукцессии зафиксировано с 1995 г. (Остапеня, 2005, 2007). Велигеры дрейссены активно включаются в трофическую сеть пелагиали Рыбинского водохранилища. Они потребляют микросестон, а их используют в пищу планктонные хищники, обитающие в водохранилище. Например, в желудках крупных коловраток *Asplanchna herricki* Guette сравнительно часто (13% просмотренных особей) находили велигеров длиной 100–300 мкм (Лазарева, 2004). Данные о рационе и составе пищи велигеров нам не известны, из-за их отсутствия трудно оценить вклад дрейссены в трансформацию вещества и энергии в трофической сети пелагиали водохранилища. Но, учитывая высокую численность личинок моллюска, можно предположить, что этот вклад сравним с ролью фильтраторов зоопланктона. В настоящее время уже нельзя не учитывать влияние на функционирование планктонных и бентосных сообществ Рыбинского водохранилища такого мощного биогенного фактора.

Список литературы

- Волков А.Ф., Латыш Л.В. Структура планктонного сообщества Рыбинского водохранилища летом (июнь–июль) 1981 г. // ИБВВ АН СССР, Деп. в ВИНТИ 24.08.1982. №4665–82. 27 с.
- Гутельмахер Б.Л., Садчиков А.П., Филиппова Т.Г. Питание зоопланктона // Итоги науки и техники. Сер. Общая экология. Биоценология. Гидробиология. М.: ВИНТИ, 1988. Т. 6. 156 с.
- Деренговская Р.А., Жукова Т.В., Макаревич О.А., Остапеня А.П. Седиментация взвешенных веществ в пелагической и литеральной зонах мезотрофного водоема, заселенного дрейссеной // Актуальные проблемы водохранилищ. Тез. докл. Всероссийской. конф. 29 окт. – 3 нояб. 2002 г. Ярославль: Ин-т биологии внутр. вод РАН, 2002. С. 85–86.
- Каратаев А.Ю., Бурлакова Л.Е. Скорость фильтрации // Дрейссена: систематика, экология, практическое значение. М.: Наука, 1991. С. 132–137.
- Лазарева В.И. Сравнительный анализ состава и обилия летнего зоопланктона Рыбинского водохранилища в 1987–1988 гг. и 1997–2004 гг. // Биологические ресурсы пресных вод: беспозвоночные. Рыбинск: Изд-во ОАО «Рыбинский дом печати», 2005а. С. 182–224.
- Лазарева В.И. Сукцессия экосистемы Рыбинского водохранилища: анализ данных за 1941–2001 гг. // Актуальные проблемы рационального использования биологических ресурсов водохранилищ. Рыбинск. Изд-во ОАО «Рыбинский дом печати», 2005б. С. 162–177.
- Лазарева В.И. Сезонный цикл развития и питание хищных коловраток рода *Asplanchna* в Рыбинском водохранилище // Биология внутр. вод. 2004. №4. С. 59–68.
- Лазарева В.И., Лебедева И.М., Овчинникова Н.К. Изменения в сообществе зоопланктона Рыбинского водохранилища за 40 лет // Биология внутр. вод. 2001. № 4. С. 62–73.
- Монаков А.В. Питание пресноводных беспозвоночных. М.: Ин-т проблем экологии и эволюции РАН, 1998. 318 с.
- Остапеня А.П. Деэвтрофирование или бентификация? // Озерные экосистемы: биологические процессы, антропогенная трансформация, качество воды. Матер. III Междунар. науч. конф. Минск: Изд. центр. Белорусского гос. ун-та, 2007. С. 31–32.

- Перова С.Н. Современное состояние кормовой базы бентосоядных рыб глубоководной зоны Рыбинского водохранилища // Биологические ресурсы, их состояние и использование в бассейне Верхней Волги. Ярославль: Изд-во ЯРГУ, 1999. С. 140–145.
- Перова С.Н., Щербина Г.Х. Сравнительный анализ структуры макрозообентоса Рыбинского водохранилища в 1980 и 1990 гг. // Биология внутр. вод. 1998. №2. С. 52–61.
- Подобный С.А. Комплексный метод верификации гидродинамических моделей // Формирование и динамика полей гидрологических и гидрохимических характеристик во внутренних водоемах и их моделирование. СПб.: Гидрометеиздат, 1993. С. 47–65.
- Пряничникова Е.Г., Щербина Г.Х. Сравнение скоростей фильтрации *D. polymorpha* (Pallas) и *D. hygenis* (Andrusov) в эксперименте // Биологические ресурсы пресных вод: беспозвоночные. Рыбинск: Изд-во ОАО «Рыбинский дом печати», 2005. С. 278–290.
- Рыбинское водохранилище и его жизнь. Л.: Наука, 1972. 364 с.
- Столбунова В.Н. Многолетние изменения зоопланктонного комплекса в Ивановском и Угличском водохранилищах // Биология внутр. вод. 1999. №1–3. С. 92–100.
- Щербина Г.Х. Роль массовых видов-вселенцев в повышении продуктивности верхне-волжских водохранилищ // Актуальные проблемы водохранилищ. Тез. докладов. Ярославль. 2002. С. 333–334.
- Экологические проблемы Верхней Волги. Ярославль: Изд-во ЯГТУ, 2001. 427 с.
- Харченко Т.А. Дрейссена: ареал, экология, биопомехи // Гидроб. журн. 1995. Т. 31. № 3. С. 3–21.
- MacIsaac H.J., Johansson O.E., Ye J. et al. Filtering impacts of an introduced Bivalve (*Dreissena polymorpha*) in a shallow lake: application of a hydrodynamic model // Ecosystems. 1999. № 2. P. 338–350.
- Ostapenya A.P. Narochanskiye Lakes from the Winberg's Time up to now // Aquatic Ecology at the Dawn of XXI Century. An International Scientific Conference in honor of the 100th anniversary of corresponding member of the USSR Academy of Sciences, Prof. G.G.

TRENDS IN THE LONG-TERM CHANGES OF DREISSENA POLYMORPHA (PALLAS) POPULATIONS IN THE GREAT MASURIAN LAKES (NORTH-EASTERN POLAND)

Lewandowski K., Stańczykowska A.

Institute of Biology, University of Podlasie, B. Prusa str. 12, 08-110 Siedlce, Poland
ekologia@up.siedlce.pl

Introduction

The oldest reports on the presence of the zebra mussel *Dreissena polymorpha* (Pall.) in northern Poland (within present borders) reach back to the first half of the XIX century. Now, three zones can be distinguished in Poland (the northern, central and southern) which differ in the occurrence of zebra mussels as a consequence of their distribution and trophic status of fresh waters.

In northern Poland *D. polymorpha* occurs in most sites and achieves highest densities. Its presence was noted in lower reaches and outlet stretches of largest Polish rivers – the Vistula and the Odra together with Vistula and Szczecin Lagoons, in most lakes of Pomorskie, Mazurskie and Suwalskie Lakelands and in small clean rivers (Stańczykowska, Lewandowski, 1997; Świerczyński, 1997; Kołodziejczyk, 1999 and others). In central Poland *D. polymorpha* is most numerous in large lowland dam reservoirs built on large rivers, in outlet reaches of the latter and in oxbow lakes (e.g. Abraszewska-Kowalczyk et al., 1999; Jurkiewicz-Karmowska, 2004). In some lakes of small and scarce lakelands there, *D. polymorpha* is relatively rare and present in small densities. Konin lakes – recipients of cooling waters from two electric power plants – are the examples of such lakes inhabited by zebra mussel (Kornobis, 1977; Sinicyna et al., 2001 and others). In southern Poland the zebra mussel was found not until recently in several small water bodies of anthropogenic origin (Serafiński et al., 1999).

In various types of water bodies (lakes, channels, dam reservoirs, rivers and oxbow lakes) *D. polymorpha* may reach large densities. Usually it is several hundred individuals per 1 m² in the zone of occurrence but maximum densities might be up to several thousands individuals/m². Maximum density of over 100 000 ind/m² was found in the sixties of the XX century in some places of Szczecin Lagoon (the Odra outlet) (Wiktor, 1969).

Some research institutions carry long term studies on *D. polymorpha* populations in various water bodies. In the past these populations were more stable, now remarkable changes are being observed. The longest studies of that type have been carried out in the Great Masurian Lakes.

Dreissena polymorpha in the Great Masurian Lakes

Systematic studies on *D. polymorpha* have been carried out there for 50 years by the same (more or less) research team with the same methods in several dozen lakes.

The Great Masurian Lakes are situated in central part of Mazurskie Lakeland, east of the Vistula (north-eastern Poland). It is the largest group of lakes in Poland covering c. 20% of the region area. There are two largest Polish lakes – Śniardwy (over 100 km² area) and Mamry are located. Lakes of the region are interconnected by a network of natural streams and artificial channels built in the XVIII and XIX centuries. The Great Masurian Lakes are frequently visited by tourists, especially in summer. Most lakes of the lakeland are characterised by advanced eutrophication – over 90% of lakes are eutrophic water bodies, mesotrophic lakes are scarce. High trophic status is caused by surface nutrient runoff from agriculture, the delivery of domestic sewage and intensive tourism (e.g. Zdanowski, Hutorowicz, 1993).

D. polymorpha appeared in the Great Masurian Lakes c. 170 years ago. In the fifties of the XX century it belonged to most common and numerous mollusc species of the region (Berger, 1960).

Our monitoring studies of *D. polymorpha* in the Great Masurian Lakes covering several dozen lakes of various mixing regime and trophic status have been carried out since 1959. In the beginning of the sixties Stańczykowska (1964) in a comprehensive monograph presented the occurrence, density and biomass of zebra mussels in 36 lakes. Until mid-seventies *D. polymorpha* was being found in most lakes (in 80% of studies water bodies). It inhabited littoral and upper sublittoral zone; it reached the depth of up to 12 m and densities of several thousand individuals per m² of the bottom.

In the end of the seventies *D. polymorpha* was found to disappear from some lakes – mainly from small shallow and highly eutrophic water bodies (Stańczykowska, Lewandowski, 1993a; Stańczykowska, Stoczowski, 1997). The retreat intensified in the beginning of the eighties with increasing organic pollutant and nutrient loads. At increasing trophic status the bivalves retreated also from large and deep lakes like e.g. Lake Mikołajskie. *D. polymorpha* gradually decreased its density, depth range and finally retreated from some sites.

Eutrophication of some lakes of the Great Masurian Lakes complex stopped increasing in the beginning of the nineties. It was associated with restricted nutrient loading due to changes in agriculture and to improved waste water treatment. Gradual reconstruction of *D. polymorpha* population in Lake Niegocin observed since the end of the nineties is associated with the building of modern waste water treatment plant in nearby town Giżycko. Similar situation was observed in Lake Mikołajskie where municipal waste water treatment plant was established in 1998. However, nutrient pool delivered to Masurian lakes is still large enough to maintain high trophic status of lakes for long time (Kufel, Kufel, 1995). One shouldn't thus expect marked improvement of environmental conditions which, in our opinion, are decisive for the occurrence of *D. polymorpha*.

The density of zebra mussels might be affected by predators and parasites (Molloy et al., 1997). In the Great Masurian Lakes some impact of fish was observed, particularly of the roach (*Rutilus rutilus*) which, when grown to the length of several cm, may switch to food composed of zebra mussels. These fishes prefer, however, only bivalves of specific (medium) body size (Prejs et al., 1990). Birds, e.g. the coot (*Fulica atra*), do not exert significant impact on zebra mussel populations but in a large Lake Gopło (Wielkopolskie Lakeland) these birds markedly reduced the density of *D. polymorpha* (Stempniewicz, 1974).

In some lakes of the system a rapid reduction of zebra mussel density was observed (at maximum initial densities) which was then followed by gradual reconstruction of population in the next years. For example in Lake Mikołajskie such reductions were observed twice in the sixties and seventies of the XX century. These reductions started at a high density of over 2000 ind./m² and ended up at nearly zero density of *D. polymorpha* (Stańczykowska, 1975, 1994). It seems that such reduction should be associated with overpopulation of the bivalves. Very low densities of *D. polymorpha* that persisted in the eighties and nineties after the last density collapse in mid-seventies might be associated with the worsening of water quality in Lake Mikołajskie.

Observed variability of the occurrence and density of *D. polymorpha* might be important for the functioning of the whole lake ecosystems – for nutrient cycling, heavy metal accumulation etc.

Data obtained from parallel field and experimental studies on filtering properties, accumulation of various elements indicate a broad range within which the role of the bivalve may vary in lakes (Stańczykowska, Planter, 1985; Stańczykowska, 1977; Stańczykowska, Lewandowski, 1993b; Królak, 1997).

To sum up, the long term (50 years long) studies on *D. polymorpha* in several dozen lakes of the Great Masurian Lakes system indicate that:

- distribution and density of *D. polymorpha* vary largely in time and space:

populations of *D. polymorpha* are mainly determined by environmental factors like trophic status of lakes. Water flow, mixing and the type of substratum appropriate for the settlement of bivalves' larvae are also important.

biocenotic (predatory fishes and birds and parasites) and population (overpopulation) factors are less important for the occurrence of *D. polymorpha* in this area;

- great variability of the occurrence and density of *D. polymorpha* might affect the functioning of lake ecosystems.

References

- Abraszewska-Kowalczyk A., Johczyk J., Pacera E. Inwazja racicznicy zmiennej *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771) w Zbiorniku Sulejowskim i w dolnym biegu Pilicy. [The invasion of the zebra mussel *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771) in Sulejowski Dam Reservoir and in the lower Pilica River] XV Krajowe Seminarium Malakologiczne, Łódź 23-25 IX 1999. P. 3-5.
- Berger L. Badania nad mięczakami (Mollusca) Pojezierza Mazurskiego [Investigations on molluscs in the Mazurskie Lakeland]. Bad. Fizjogr. Pol. Zach. 1960. 6. P. 7-49.
- Jurkiewicz-Karłowska E. Malacocoenoses of large lowland dam reservoirs of the Vistula river basin and selected aspects of their function. Folia Malacologica, 2004. 12. P. 1-56.
- Kolodziejczyk A. Mięczaki słodkowodne Suwalskiego Parku Krajobrazowego [The freshwater molluscs of Suwałki Landscape Park]. Zeszyty Naukowe Komitetu „Człowiek i Środowisko”, 1999. 7. P. 243-265.
- Kornobis S. Ecology of *Dreissena polymorpha* (Pall.) (*Dreissenidae*, *Bivalvia*) in lakes receiving heated water discharges. Pol. Arch. Hydrobiol. 1977. 24. P. 531-545.
- Królak E. The content of heavy metals in *Dreissena polymorpha* (Pall.) in lakes Majecz and Inulec, Masurian Lakeland. Pol. Arch. Hydrobiol. 1997. 44. P. 477-486.
- Kufel I., Kufel L. Abiotic environment of Great Masurian Lakes. Hydrobiological Station Mikołajki, Progress Report 1992-1993, 1995. P. 22-24.
- Molloy D. P., Karatayev A. Y., Burlakova L. E., Kurandina D. P., Laruelle F. Natural enemies of zebra mussels: predators, parasites, and ecological competitors. Reviews in Fisheries Science, 1997. 5. P. 27-97.
- Prejs A., Lewandowski K., Stańczykowska-Piotrowska A. Size-selective predation by roach (*Rutilus rutilus*) on zebra mussel (*Dreissena polymorpha*): field studies. Oecologia. 1990. 83. P. 378-384.
- Serafiński W., Strzelec M., Kradkiewska M., Michalik-Kucharcz A., Małże (*Bivalvia*) Górnego Śląska [Bivalves of the Upper Silesia] Kształtowanie środowiska geograficznego i ochrona przyrody na obszarach uprzemysłowionych i zurbanizowanych, 1999. 28. P. 5-13.
- Simicyna O. O., Protasov A. A., Zdanowski B., Kraszewski A. Ecological niche of *Dreissena polymorpha* (Pall.) aggregations in the heated Konin lakes system. Arch. Pol. Fish. 2001. Vol. 9. P. 133-142.
- Stańczykowska A. On the relationship between aggregations and „condition” of *Dreissena polymorpha* (Pall.) in 36 Mazurian lakes. Ekol. Pol. A, 1964. 12. P. 653-690.
- Stańczykowska A. Ecosystem of the Mikołajskie Lake. Regularities of the *Dreissena polymorpha* (Pall.) (*Bivalvia*) occurrence and its function in the lake. Pol. Arch. Hydrobiol. 1975. 22. P. 73-78.
- Stańczykowska A. Ecology of *Dreissena polymorpha* (Pall.) (*Bivalvia*) in lakes. Pol. Arch. Hydrobiol. 1977. 24 P. 461-530.
- Stańczykowska A. Long-term changes in some *Dreissena polymorpha* populations in Poland. Int. Ver. Theor. Angew. Limnol. Verh. 1994. 25. P. 2352-2354.
- Stańczykowska A., Lewandowski K. Thirty years of studies of *Dreissena polymorpha* ecology in Mazurian Lakes of Northeastern Poland. In: Nalepa T. F., Schloesser D. W. (eds.) Zebra Mussels: biology, impacts, and control. Lewis Publishers, Boca Raton, Ann Arbor, London, Tokyo, 1993a. P. 3-37.
- Stańczykowska A., Lewandowski K. Effect of filtering activity of *Dreissena polymorpha* (Pall.) on the nutrient budget of the littoral of Lake Mikołajskie. Hydrobiologia, 1993b. 251. P. 73-79.
- Stańczykowska A., Lewandowski K. (eds.) *Dreissena polymorpha* (Pall.) in the lakes of northern Poland. Pol. Arch. Hydrobiol. 1997. 44. P. 401-520.
- Stańczykowska A., Planter M. Factors affecting nutrient budget in lakes of the R. Jorka watershed (Masurian Lakeland, Poland) X. Role of mussel *Dreissena polymorpha* (Pall.) in N and P cycles in a lake ecosystem. Ekol. Pol. 1985. 33. P. 345-356.
- Stańczykowska A., Stoczkowski R. Are the changes in *Dreissena polymorpha* (Pall.) distribution in the Great Masurian Lakes related to trophic state? Pol. Arch. Hydrobiol. 1997. 44. P. 417-429.
- Stempniewicz L. The effect of feeding of coot (*Fulica atra* L.) on the character of the shoals of *Dreissena polymorpha* Pall. in the Lake Gopło. Acta Univ. N. Copernici, Ser. Mat.-Przyr. 1974. 34. P. 84-103.

- Świerczyński M. Occurrence of *Dreissena polymorpha* (Pall.) in lakes Miedwie and Insko. Pol. Arch. Hydrobiol. 1997. 44. P. 487–503.
- Wiktor J. Biologia *Dreissena polymorpha* (Pall.) i jej ekologiczne znaczenie w Zalewie Szczecińskim [The biology of *Dreissena polymorpha* (Pall.) and its ecological importance in the Firth of Szczecin]. Stud. Mat. Morsk. Inst. Ryb. Gdynia, Ser. A, 1969. 5. P. 1–88.
- Zdanowski B., Huttorowicz A. Trofia i czystość Wielkich Jezior Mazurskich [Trophy and water quality in the Great Masurian Lakes]. Komunikaty Rybackie, 1993. 6. P. 1–5.

РОЛЬ СИСТЕМ ИОННОГО ТРАНСПОРТА В РАСПРОСТРАНЕНИИ ДРЕЙССЕНЫ

Мартеньянов В.И.

Институт биологии внутренних вод РАН им. И.Д. Папанина,
Ярославская обл., Некоузский р-н, п. Борок,
marlem@ibw.yaroslavl.ru

Среди пресноводных двусторчатых моллюсков дрейссена является наиболее пластичным видом, интенсивно заселяющим новые водоемы. При этом она оказывает отрицательное воздействие на технические сооружения, главным образом электростанции, нанося огромный материальный ущерб. В связи с этим изучению роли дрейссены в экосистемах, выявлению адаптивных возможностей, составлению на этой основе прогнозов о возможном ее дальнейшем расселении, разработке экологически безвредных способов борьбы с ней на технических объектах уделяется особое внимание. Тем не менее, эти проблемы до сих пор во многом остаются нерешенными.

В водной среде присутствуют различные ионы, которые являются необходимыми для осуществления жизнедеятельности гидробионтов. При этом выживание какого-либо вида может осуществляться только в определенных диапазонах концентраций того или иного электролита, растворенного в воде. Эта способность обуславливается наличием у вида определенных структур и систем, осуществляющих поддержание осмотического, ионного и кислотно-щелочного баланса в интервале совместимости с жизнедеятельностью организма. Данные о взаимосвязи между содержанием ионов во внешней среде и функционированием систем поддержания водно-солевого гомеостаза у пресноводных двусторчатых моллюсков являются фрагментарными.

В настоящее время установлено (Мартеньянов, 1996), что по сравнению с пресной водой, содержание ионов в гемолимфе пресноводных двусторчатых моллюсков выше по натрию в 44–80 раз, калию в 10–30 раз, кальцию в 4–8 раз, магнию в 2–5 раз (рисунок а). В силу этого обстоятельства между организмом и внешней средой создаются ионные градиенты, обуславливающие с определенной скоростью (рисунок б) диффузию электролитов из внутренней среды через поверхность мантии и жабр в пресную воду (Виноградов и др., 2004). Этим негативным процессам противостоят структуры (ионные насосы), расположенные главным образом в жабрах, которые осуществляют активный транспорт ионов из внешней среды в гемолимфу и выводят продукты жизнедеятельности, поддерживая осмотический, ионный и кислотно-щелочной баланс организма.

Нижние границы содержания электролитов в воде, при которых возможно осуществление поддержания устойчивого гомеостаза внутренней среды гидробионтов, определяются способностью транспортных систем поглощать ионы из внешней среды, которую обычно выявляют на основе измерения скорости чистого потока (разности между потерями и транспортом) электролитов в зависимости от их концентрации в воде. Этот параметр определен (Виноградов, Биочино, 2005) у *Dreissena polymorpha* и *D. bugensis* для ионов кальция (рисунок, в). Выявлено, что уровни кальция в среде менее 0.35 ммоль/л (14 мг/л) являются губительными для моллюсков, поскольку наблюдается отрицательный кальциевый баланс из-за преобладания скорости потерь этого иона из организма над транспортом. При содержании кальция в среде больше 0.35 ммоль/л, скорость транспорта этого иона в организм выше потерь. В результате создается положительный кальциевый баланс, который обеспечивает моллюсков необходимым количеством кальция для обеспечения жизнедеятельности и формирования раковины.

Нами были проведены опыты по выявлению предельных диапазонов содержания натрия, калия, кальция, магния во внешней среде необходимых для поддержания жизнедеятельности *D. polymorpha*. Минимально допустимые концентрации катионов в среде определялись в опытах с помещением дрейссены в дистиллированную воду, а максимальные – с добавками в пресную воду морской соли. При посадке дрейссены в дистиллированную воду, в среде вначале наблюдалось увеличение концентрации каждого из катионов, свидетельствующее об их утечке из организма. В последующем, содержание катионов в дистиллированной воде стабилизировалось, указывая на достижение равновесия (равенства между потерями и активным транспортом). Для этих моллюсков, а также из природной среды и акклиматизированных к артезианской воде и с добавками морской соли, определяли содержание

катионов в среде (рисунок г, ось абсцисс), гемолимфе (рисунок г, светлые маркеры) и тканях тела (рисунок г, темные маркеры).

Равновесное состояние обмена ионов натрия между организмом дрейссены и средой наступило при достижении его уровня в дистиллированной воде 0.071 ммоль/л (1.63 мг/л). При этом содержание натрия снизилось в гемолимфе на 42.4%, а тканях на 53.5% (рисунок г, первая выборка), по сравнению с животными из природной среды (рисунок г, вторая выборка) и акклиматизированными в лаборатории к артезианской воде (рисунок г, третья выборка).

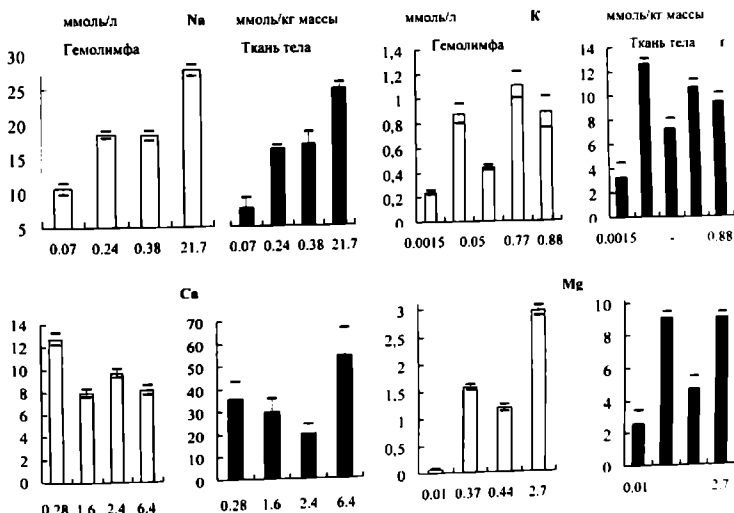
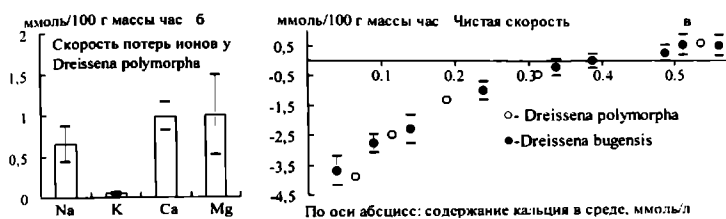
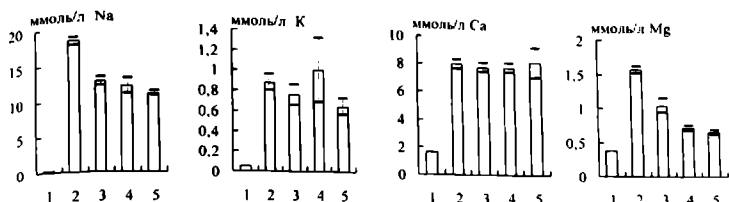


Рисунок. Показатели ионного обмена двусторчатых моллюсков при адаптации к различным условиям внешней среды (пояснения в тексте).

Эти результаты показывают, что концентрация натрия в среде 0.07 ммоль/л является нижним пределом для распространения дрейссены в пресноводных водоемах. Постепенное добавление в артезианскую воду морской соли до концентрации натрия в среде 21.7 ммоль/л сопровождалось увеличением содержания ионов в гемолимфе на 51.4%, а в тканях на 50.3%, по сравнению с дрейссеной из природной среды и акклиммированной к артезианской воде. Это свидетельствует о том, что при концентрациях натрия в воде выше, чем в гемолимфе пресноводных животных, дрейссена не может регулировать натриевый гомеостаз. При добавках морской соли с содержанием натрия выше 22 ммоль/л, дрейссена погибала. Эта концентрация натрия в среде является верхним пределом для распространения дрейссены в солоноватых водах.

Выявлено, что дрейссена обладает чрезвычайно высокой способностью транспортных структур поглощать ионы калия из внешней среды. У животных, помещенных в дистиллированную воду, равенство между потерями и транспортом (отсутствие чистого потока) ионов калия наступало при достижении его уровня в среде 0.0015 ммоль/л (0.06 мг/л). При этом содержание калия в гемолимфе и тканях снижалось по сравнению с животными из природы (рисунок г, вторая выборка) и акклиммированными к артезианской воде (рисунок г, третья выборка). Полученные результаты свидетельствуют, что дрейссена не может осваивать пресноводные водоемы с концентрацией калия в среде менее 0.0015 ммоль/л (0.06 мг/л). Следует отметить, что у дрейссены в природных условиях содержание калия в гемолимфе и тканях было в 2 раза выше по сравнению с животными, акклиммированными в лабораторных условиях к артезианской воде. Видно, что лабораторные условия существенно влияют на систему регуляции уровня калия во внутренней среде и тканях дрейссены. Добавки в артезианскую воду хлористого калия (рисунок г, четвертая выборка) и морской соли (рисунок г, пятая выборка) сопровождалась достижением равновесия между концентрацией ионов калия в среде и гемолимфе. Это указывает на то, что у дрейссены нет структур, которые выводили бы избытки ионов калия из организма при повышении его уровня в наружной среде выше, чем в гемолимфе. Из-за чего при концентрации калия в воде выше, чем 0.9 ммоль/л, дрейссена погибает. Эта концентрация калия в среде является верхним пределом для распространения дрейссены в солоноватых водах.

У дрейссены, помещенных в дистиллированную воду, равенство между потерями и транспортом ионов кальция наступало при достижении его уровня в среде 0.28 ммоль/л (11 мг/л). Полученное значение на 0.07 ммоль/л (3 мг/л) ниже такового, зарегистрированного другим методом в опытах Виноградова и Биончино (рисунок в). Это связано с тем, что у животных в экстремальных условиях, к которым является дистиллированная вода, происходила максимальная мобилизация адаптивных ресурсов организма, позволившая несколько увеличить способность транспортных структур поглощать ионы кальция из среды с более низкой его концентрацией. Наши данные показывают, что дрейссена не может осваивать пресноводные водоемы с концентрацией кальция в среде менее 0.28 ммоль/л (11 мг/л).

Как было показано выше (рисунок г), у дрейссены помещенной в дистиллированную воду, накопление ионов натрия и калия во внешней среде до достижения ионного баланса происходило за счет их потери из гемолимфы и мягких тканей тела. Иная картина наблюдается в отношении ионов кальция. Дрейссена, находящаяся в дистиллированной воде, имела более высокие уровни кальция в гемолимфе и мягких тканях тела по сравнению с животными из природной среды и акклиммированными к артезианской воде. Этот факт прямо указывает на то, что у дрейссены в дистиллированной воде происходила мобилизация ионов кальция из раковины, позволяющая повышать его уровни во внешней среде и тканях тела. Следовательно, дрейссена в пресноводных водоемах с концентрацией кальция в среде менее 0.28 ммоль/л не сможет выживать из-за отсутствия возможности формировать раковину. Дрейссена, акклиммированная к артезианской воде с добавками морской соли до концентрации кальция в среде 6.4 ммоль/л, имела более высокий уровень этого иона в мягких тканях тела. Видно, что данная концентрация кальция в среде существенно сказывается на кальциевом метаболизме и вероятно близка к верхнему пределу для выживания дрейссены. Чтобы сделать окончательный вывод о верхнем пределе содержания кальция в среде для выживания дрейссены, необходимы дополнительные исследования.

Показано, что вслед за калием, дрейссена способна эффективно поглощать из внешней среды ионы магния. У животных, помещенных в дистиллированную воду, равенство между потерями и транспортом ионов магния наступало при достижении его уровня в среде 0.01 ммоль/л (0.24 мг/л). При этом содержание магния в гемолимфе и тканях снизилось до критически низких значений по сравнению с животными из природы (рисунок г, вторая выборка) и акклиммированными к артезианской воде (рисунок г, третья выборка). Результаты свидетельствуют, что дрейссена не может осваивать пресноводные водоемы с концентрацией магния в среде менее 0.01 ммоль/л (0.24 мг/л).

Дрейссена, акклиматизированная к условиям с добавками морской соли до концентрации магния в среде 2.7 ммоль/л, имела такой же уровень этого иона в гемолимфе, который был в среднем в 2 раза выше по сравнению с таковым у животных из природной среды и акклиматизированными к артезианской воде. Это указывает на то, что дрейссена не обладает структурами и системами, которые выводили бы из организма избытки ионов магния при достижении его концентраций во внешней среде выше, чем в гемолимфе пресноводных животных. Уровень магния в среде 2.7 ммоль/л является близким к верхнему пределу для выживания дрейссены. Для окончательного вывода о верхнем пределе содержания магния во внешней среде для выживания дрейссены, необходимы дополнительные исследования.

Выводы

1. Дрейссена обладает структурами и системами, которые позволяют ей эффективно поглощать различные ионы из внешней среды. Минимальные концентрации катионов во внешней среде, при которых транспортные системы дрейссены способны извлекать ионы для обеспечения нормальной жизнедеятельности организма, составляют для калия 0.0015 ммоль/л (0.06 мг/л), магния 0.01 ммоль/л (0.24 мг/л), натрия 0.07 ммоль/л (1.6 мг/л), кальция 0.28 ммоль/л (11 мг/л). Дрейссена не способна осваивать пресноводные водоемы с содержанием катионов в воде ниже этих минимальных значений.
2. Дрейссена не обладает структурами и системами, которые позволяли бы ей эффективно изгонять из организма избытки различных катионов, при повышении их концентрации во внешней среде выше, чем в гемолимфе пресноводных животных. Из-за этого, дрейссена не может осваивать солоноватые воды с содержанием солей в них больше, чем в гемолимфе пресноводных организмов.
3. Полученные результаты четко указывают на то, что дрейссена является типичным стеногаллиным пресноводным видом. Нет каких-либо признаков, имеющих отношение к показателям ионной регуляции, которые указывали бы на то, что предки дрейссены могли быть морскими формами.

Список литературы

- Виноградов Г.А., Биочино Г.И. Физиологические особенности моллюсков *Dreissena polymorpha* (Pall.) и *Dreissena bugensis* (Andr.), обитающих в Рыбинском водохранилище // Биология внутренних вод. 2005. № 3. С. 74–78.
- Виноградов Г.А., Мартымянов В.И., Щеглова Н.Б. Влияние экологических факторов на показатели водно-солевого обмена дрейссены *Dreissena polymorpha* (Pall.): Эффект изменения температуры воды // Биология внутренних вод. 2004. № 1. С. 61–66.
- Мартымянов В.И. Содержание воды и катионов в различных тканях двустворчатых моллюсков, обитающих в Волжском плесе Рыбинского водохранилища // Ж. эволюц. биохимии и физиологии. 1996. Т. 32. № 2. С. 151–155.

ЭКОЛОГИЯ МОЛЛЮСКОВ РОДА *DREISSENA* ВЕРХНЕГО УЧАСТКА КУЙБЫШЕВСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

Набеева Э.Г., Мингазова Н.М., Ахатова В.М., Набуллин И.Р.
Казанский государственный университет
levira_nn@mail.ru

Виды *Dreissena polymorpha* (Pallas) и *D. bugensis* (Andrusov) представляют собой двустворчатых моллюсков пресноводной группы. Ранее эти моллюски населяли прибрежные воды бассейнов Каспийского и Аральского морей. О вселениях дрейссены от Понто-Каспийского бассейна до Европы сообщается с XVIII в. О первых вторжениях *D. bugensis* от устьев Черных и Азовских морей в искусственные каналы и реки Украины сообщается с 1960-х гг. (Дрейссена, 1994). Впервые *D. polymorpha* (DP) была зарегистрирована в Куйбышевском водохранилище на второй год существования водоема (Куйбышевское..., 1983). *D. bugensis* (DB) отмечена здесь с 1992 г. (Антонов, 1993).

Половой деморфизм у дрейссенид практически не развит. В отличие от других пресноводных моллюсков, виды рода *Dreissena* имеют жизненный цикл сходный с морскими двустворчатыми моллюсками. В настоящее время в Куйбышевском водохранилище отмечается увеличение роли моллюсков-вселенцев. В большей степени это относится к двустворчатым моллюскам рода *Dreissena*. Изучение экологии данного рода представляется очень важным для экосистемы водохранилища ввиду доминирования моллюска в последние годы.

Исследования донных сообществ проводились на верхнем участке Куйбышевского водохранилища в пределах Республики Татарстан. Отбор проб и изучение зообентоса осуществлялись в соответствии с общепринятыми гидробиологическими методиками. Пробы отбирались дночерпачом Петер-

сена по руслу и на участках фарватера на станциях, расположенных от Камского Устья до Свижского залива Верхнее-Волжского плеса. Глубины станций исследования составляли от 3 до 15 м. После отбора пробы фиксировались, далее в лаборатории водных экосистем КГУ проводилось определение видового состава, расчет величин численности и биомассы, показателей качества воды. В ходе исследования анализировалось влияние различных факторов на распространение дрейссенид. В литературе отмечено, что основным фактором, влияющим на их обилие, является количество питательных веществ и доступность субстрата для поселения. Биотопы Куйбышевского водохранилища, на которых обнаружены скопления дрейссенид, представлены по нашим данным песчано-илистыми и илисто-глинистыми грунтами. Предпочтительные глубины распространения составляли 2,5–4 м, здесь отмечалась большая численность и скопления моллюсков.

При исследовании изменений, происходящих в донном сообществе Куйбышевского водохранилища в период с 2002 по 2007 гг. отмечено увеличение численности двустворчатых моллюсков, в основном благодаря дрейссенидам. Общие количественные показатели популяций моллюсков (размерные признаки, численность и биомасса) варьировали в годы исследований (табл. 1).

Таблица. Количественные характеристики популяций дрейссенид Куйбышевского водохранилища в различные годы

Характеристика	2003 г.		2004 г.		2006 г.		2007 г.	
	DP	DB	DP	DB	DP	DB	DP	DB
Средняя длина, мм	17.6	20.7					15.8	11.5
Средняя ширина, мм	10.3	12.4					9.11	6.7
Биомасса, г/м ²	7.5–	25.3–		2.25–	28.7–	23.9–	90.7	28.3
min–max	243.2	455.4		179.5	46.18	219.7		
Численность, экз./м ²	1475–	1160–	160–	40–	140–	80–	6780–	400–
min–max	2920	4240	180	1940	560	880	24440	20160

Дрейссениды играют значительную роль в сообществах зообентоса Куйбышевского водохранилища. На верхнем участке Куйбышевского водохранилища в период исследования отмечалось несомненное увеличение численности двустворчатых моллюсков (рис. 1), именно за счет представителей дрейссенид (рис. 2). При этом в период с 2004 по 2007 гг. отмечалось увеличение численности вида *D. polymorpha* (рис. 2).

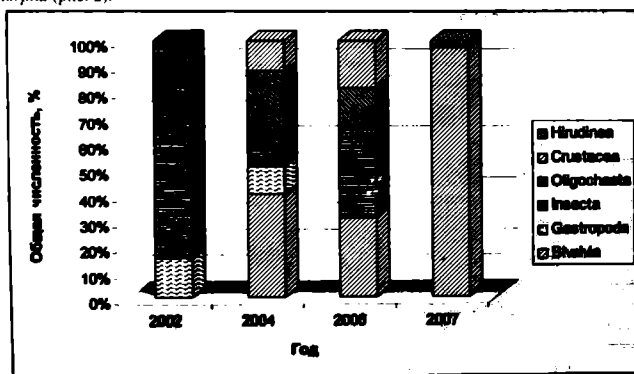


Рис. 1. Увеличение доли двустворчатых моллюсков в численности организмов зообентоса в период с 2002 по 2007 гг. (верхний участок Куйбышевского водохранилища).

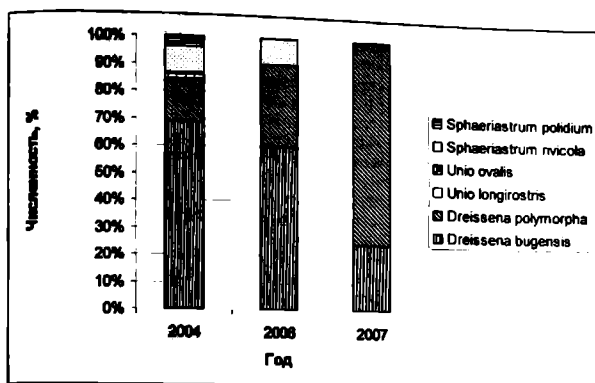


Рис. 2. Доля моллюсков рода *Dreissena* среди двусторчатых моллюсков (верхний участок Куйбышевского водохранилища).

Изучению роли дрейссенид в экосистемах придается особое значение в связи с их активным участием в процессах фильтрации и самоочищения. В последние годы в связи с этим активно используется термин «бентификация», под которым понимается увеличение значимости бентических процессов, ведущих за собой увеличение чистоты воды (увеличение прозрачности, снижение содержания взвешенных веществ, биомассы фитопланктона и концентрации хлорофилла), вызванного уменьшением количества биогенов и вселением моллюсков рода дрейссена. Прозрачность в значительной степени определяется уровнем продукционных процессов в водной толще и биологическими механизмами седиментации взвешенных веществ, например таких, как фильтрационная активность планктонных и бентосных организмов (Остапеня, 2007). Для верхнего участка Куйбышевского водохранилища в последние 10 лет отмечается устойчивое увеличение прозрачности вод (до 1.5 м) при преобладании желтоватого, желтовато-зеленоватого и желтовато-коричневатого цвета вод. Ранее, в 1990-х гг. отмечалась меньшая прозрачность (0.5–0.7 м) при зеленоватом цвете вод. По-видимому, для Куйбышевского водохранилища также следует говорить о процессах бентификации (за счет моллюсков дрейссенид), ведущих к деэвтрофированию водоема.

Список литературы

- Антонов П.И., О проникновении двусторчатого моллюска *Dreissena bugensis* (Andr.) в Волжские водохранилища // Экологические проблемы бассейнов крупных рек. Тез. междунар. конф. Тольятти, Россия, 6–10 сентября, 1993 г. Тольятти: ИЗВБ РАН, 1993. С. 52–53.
- Дрейссена *Dreissena polymorpha* (Pallas) (Bivalvia, Dreissenidae) Систематика, экология, практическое значение. М.: Наука, 1994. 240 с.
- Куйбышевское водохранилище. Л.: Наука, 1983. 214 с.
- Остапеня А.П. Деэвтрофирование или бентификация // Озерные экосистемы: биологические процессы, антропогенная трансформация и качество воды. Матер. III междунар. научн. конф. Минск-Нарочь, 2007. С. 31–32.

СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА КОЛИЧЕСТВЕННЫХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ *DREISSENA POLYMORPHA* В ДЕЛЬТЕ Р. ВОЛГА В 2005–2006 ГГ.

Наход К.В.

ФГУП «КаспНИИРХ», г. Астрахань
nahk84@mail.ru

Биология дрейссены (*Dreissena polymorpha* (Pallas)) как отдельного вида достаточно хорошо изучена и описана. Вселяясь в водоем моллюск быстро увеличивает свою численность, изменяет и в последствии определяет структуру гидроценоза (Курбатова, 1998).

и гидробиологические работы, проведенные рядом исследователей прошлых лет, а также указания некоторых авторов, казалось бы, позволяют считать дрейссену весьма распространенным видом, занимающим ведущее место по численности и биомассе в бентосе дельты р. Волги (Пирогов, 1968). Однако следует различать сезонную изменчивость количественных показателей в течение года.

Как известно *D. polymorpha* по способу питания является фильтратором-седиментатором, изымая из воды огромное количество минеральных и органических веществ тем самым осветляя воду.

Значительное развитие дрейссены в весенний период на наш взгляд, связано с выносом биогенов во время весеннего половодья. Так в 2005 г. в пробах бентоса у г. Астрахани и на Кировском канале значения численности и биомассы составляли интервал 84–102 экз./м² и 1.2–15.9 г/м². Условия были благоприятны для развития других видов макрофауны, составляющие комплекс с дрейссеной – *Theodoxus pallasi* Lindholm, *Viviparus viviparus* L., *Lymnaea stagnalis* L., *Lithoglyphus naticoides* C. Pfeiffer, *Cincina piscinalis* Mueller.

В маловодном 2006 г. помимо колебаний содержания биогенов, происходило обмеление дельты и образование мощных зарослей макрофитов, которые являются как бы фильтром, препятствующим сносу биогенов в южные расположенную акваторию. В результате всего этого сократилось количество пищи для велиеров дрейссены, уменьшилась ее концентрация. Это отразилось на летних значениях численности и биомассы *D. polymorpha* на Волго-Каспийском канале (47 экз./м² и 21 г/м²). Тогда как весной на данном водотоке значения количественных показателей были наибольшими за 2005–2006 гг., соответственно 1900 экз./м² и 84.6 г/м².

Список литературы

- урбатова С.А. Роль моллюска *Dreissena polymorpha* (Pallas) в водоеме и его влияние на зоопланктонное сообщество // Биология внутренних вод. 1998. № 1. С. 39–46
ирогов В.В. Дрейссена в дельте Волги // Тезисы докладов «Первая конф. по изуч. водоемов бас. Волги». Тольятти. 1968. С. 150.

СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА РАЗМЕРНО-ВЕСОВОГО СОСТАВА *DREISSENA POLYMORPHA* (PALLAS) ЧОГРЯЙСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

Никитенко Е.В.

Калмыцкий государственный университет. 358000, Республика Калмыкия, г. Елиста,
ул. Пушкина 11, ЮГУ
eleni.nikitenko@mail.ru

Dreissena polymorpha – массовый вид двусторчатых моллюсков наших водоемов. Роль этого моллюска нельзя переоценить: во-первых, это мощный фильтратор, значительно ускоряющий процессы биологической очистки воды и минерализации взвешенного органического вещества в водохранилищах и озерах, во-вторых, это полноценный белковый корм для рыб-бентофагов, который может быть использован как в прудовых, так и в садово-выростных хозяйствах (Лылова, 1977), в-третьих, дрейссена существенно подрывает кормовую базу зоопланктонных фильтраторов и увеличивает кормовые ресурсы донных пелагиофилов, что ведет к увеличению биомассы мягкого зообентоса (Каратаев, 1983), в-четвертых, дрейссена, проникая в водопроводные трубы, полностью их закупоривает или же, погибая от неблагоприятных условий, снижает качество питьевой воды (Жизнь пресных..., 1940).

До начала наших исследований, нам не известны работы посвященные изучению дрейссены Чограйского водохранилища. Было не ясно, в каком состоянии находится популяция этого вида, какое воздействие оказывает на водохранилище и каково ее участие в питании бентосоядных рыб.

Цель данной работы – определение размерно-вещного состава *D. polymorpha* Чограйского водохранилища и выявление динамики этих параметров в течение года.

Материал и методы

Материалом послужили пробы собранные нами в 2007г. в Западной части Чограйского водохранилища. Других дрейссен собирались вручную на литорали водохранилища в разные сезоны года: весной – 18 марта, летом – 29 июня и осенью – 18 сентября.

Всего в ходе работы было обработано 1525 особей дрейссен, относящихся к одному виду – *D. polymorpha*. Фиксация дрейссены проводилась 4%-ным формалином. Перед взвешиванием измеряли длину, высоту и выпуклость (у экземпляров длиной до 5 мм только длину раковины) с помощью штангенциркуля с точностью 0.1 мм по общепринятой методике (Методы..., 1990). Дрейссену для

ной до 5 мм включительно по 10–20 экземпляров, более крупных – индивидуально по количеству не менее 3 шт. Обработанные дрейссены мы разделили на 11 размерных групп – логическое соотношение. На основании полученных данных построили диаграммы и проанализировали группы в разные сезоны года, проанализировали их изменения в течение года и провели сравнения с имеющимися данными по другим водоемам.

Физико-географическая характеристика района исследования

Чотрайское водохранилище сооружено в долине Восточного Маныча в 1969 г. Расположено на границе Ставропольского края и Калмыкии. Вытнуто водохранилище с запада на восток и его протяженность составляет 48,8 км, ширина 8,8 км (у плотины, расположенной в восточной части водохранилища). Средняя глубина – 3,0 м, максимальная – 8,5 м. Площадь водного зеркала 15 тыс. га водохранилища (Петрушкова, 2002). Вследствие небольших глубин, на гидрологический режим водохранилища сильное влияние оказывают ветры, перемешивающие воду, ускоряющие круговорот воды, которых иногда 15–20 м/сек и более (Технический проект., 1971).

Исследуемое водохранилище заливается водами рек Терек и Кумы, поступающей по Терско-Кумскому и Кумо-Манычскому каналам, кроме того, в водохранилище впадают реки Чотрай, Голубь и Рагули, не имеющие важного значения в питании водохранилища, и пересыхающие в летний период. От плотины Чотрайского водохранилища отходит Черноморский магистральный канал (ЧМК) и Донный водовыпуск. Однако характер подачи воды в них существенно отличается. В ЧМК вода поступает с начала весны до конца октября, тогда как в Донный водовыпуск, питающий Восточный Маныч – с конца октября до начала весны.

В настоящее время плотина Чотрайского водохранилища находится в аварийном состоянии, из-за чего не происходит его наполнение до планируемого уровня. В результате на 15.06.2008 г. водохранилище сплошным ковром, на расстоянии 2–3 м от нижней береговой линии, заросло рдестом курчавым и рдестом гребенчатым. В западной части Чотрайского водохранилища, где проводился сбор материала, количество погибших дрейссен колебалось от 23 до 256 экз/м². Как повлияет обмеление водохранилища на дрейссен исследуемого водоема, предстоит выяснить.

Бентос Чотрайского водохранилища в период его становления развивался гораздо менее интенсивно, чем фито- и зоопланктон. В первые годы существования водоема общая средняя биомасса донных организмов составила 4,4 г/м² (Круглова, 1971), это свидетельствует о слабом обеспечении пищей взрослых рыб, питающихся преимущественно бентосом. По данным Д.С. Петрушковой (2002) в 1999 г. средняя за сезон биомасса бентоса исследуемого водоема составила 6,5 г/м². Появление дрейссены в Чотрайском водохранилище могло способствовать увеличению биомассы бентоса. Кроме того, сама дрейссена стала неотъемлемым кормом бентосоядных рыб занного водохранилища. Остатки раковин которых обнаружены в желудочно-кишечном тракте плотвы – *Rutilus rutilus* (Linnæus, 1758), густеры – *Blicca bjoerkna* (Linnæus, 1758).

Результаты и обсуждение

Материалы, собранные в разные сезоны года, обработаны, и распределение особей дрейссены по размерным группам представлено в таблице 1.

Таблица 1. Количественные соотношения размерных групп *Dreissena polymorpha* Чотрайского водохранилища в весенне-осенний период 2007 г.

Размерная группа, мм	Весна		Лето		Осень	
	N, экз.	N, %	N, экз.	N, %	N, экз.	N, %
>3	6	1,4	132	26,0	43	7,2
3.1–6	96	22,7	52	10,3	100	16,8
6.1–9	63	14,9	31	6,1	112	18,8
9.1–12	42	9,9	60	11,8	89	15,0
12.1–15	74	17,4	87	17,2	119	20,0
15.1–18	86	20,3	61	12,0	58	9,7
18.1–21	37	8,7	57	11,2	51	8,6
21.1–24	17	4	24	4,7	19	3,2
24.1–27	1	0,7	2	0,4	3	0,5
27.1–30	–	–	1	0,2	1	0,2
30.1–33	–	–	1	0,2	–	–
Всего	422	100	508	100	595	100

Как видно из таблицы, в марте доминируют размерные группы 3.1–6 мм и особи размером от 12.1 до 18 мм, на долю которых приходится от 17 до 23%. Вполне возможно, что это особи моллюсков осевшие в августе-сентябре и июне прошлого 2006 г. соответственно. В июньской же пробе более 25% моллюсков приходится на особей размерами раковин, которых менее 3 мм. Учитывая то, что в пробах собранных в мае 2007 г. особей этой размерной группы практически нет, то оседание произошло в июне. Стоит отметить, что таково массового оседания личинок дрейссены как в июне не отмечено ни в один из летних месяцев. Весна и лето 2007 г. были достаточно жаркими, и в середине мая температура воды на глубине 50–70 см достигала 21 °С. Размножение дрейссены наступает при температуре 15 °С, а массовый нерест отмечается при температуре 18–20 °С (Дрейссена: систематика..., 1994). Так М.Я. Кирпиченко (1971) указывает, что в Цимлянском водохранилище на раковине аподонты 21 июля были собраны сеголетки моллюска размером 0.6–2.8 мм. В сентябрьских пробах от 15 до 20% приходится на моллюсков, длина раковин которых от 3 до 15 мм, что соответствует сеголеткам 2007 г.

Таблица 2. Средние значения длины раковины (L) и массы тела (W) популяции *Dreissena polymorpha* Чограйского водохранилища в весенне-осенний период 2007 г.

Размерные группы, мм	Весна		Лето		Осень	
	L, мм	W, г	L, мм	W, г	L, мм	W, г
>3	2.0±0.61	0.0097±0.04	2.35±0.48	0.0046±0.05	2.55±0.42	0.0013±0.03
3.1–6	4.5±0.65	0.018±0.007	4.76±0.69	0.0098±0.06	4.82±0.74	0.0087±0.06
6.1–9	7.7±0.36	0.062±0.034	7.93±0.85	0.054±0.02	7.49±0.82	0.038±0.008
9.1–12	10.6±0.58	0.115±0.024	10.75±0.92	0.134±0.045	10.35±0.91	0.117±0.044
12.1–15	13.7±0.69	0.262±0.045	13.4±0.89	0.246±0.066	13.65±0.83	0.269±0.064
15.1–18	16.5±0.79	0.402±0.231	16.51±0.65	0.458±0.058	16.31±0.94	0.44±0.105
18.1–21	19.3±0.78	0.594±0.127	19.9±0.83	0.801±0.139	19.34±0.88	0.702±0.129
21.1–24	22.0±0.71	0.829±0.226	22.17±0.87	1.042±0.166	22.5±1.01	1.119±0.177
24.1–27	25.1±0.61	1.185±0.39	25.5±1.17	1.358±0.103	25.47±1.07	1.527±0.20
27.1–30	–	–	27.7	1.58	29.4	2.12
30.1–33	–	–	30.8	2.19	–	–

Г.Е. Гальперина и др. (1983) отмечают, что масса тела дрейссены в Северном Каспии в апреле наибольшая, в конце мая-июне она резко уменьшается (почти в три раза) и достигает минимума в июле. В октябре и ноябре масса тела снова увеличивается. Закономерное колебание массы тела дрейссены объясняется изменениями массы гонад в течение репродуктивного цикла. Как известно (Гальперина, 1976), весной у дрейссены половые клетки сильно увеличиваются в размерах, что вызывает увеличение объема и, следовательно, массы гонад. За время нереста происходит почти полное опустошение гонад, и масса тела моллюска оказывается наименьшей. Кроме того, следует учесть осенне-зимнее утолщение раковины. Для оз. Лукомского масса раковины дрейссены всех размерных классов была выше в мае, чем в сентябре, в среднем на 10% (Каратаев, 1983). Наибольшая разница отмечается у моллюсков длиной 8–12 мм – 24%. Автор объясняет это тем, что летом происходит интенсивный рост раковины в длину без заметного утолщения створок. Осенью линейный рост раковины замедляется, толщина створок увеличивается, возрастает и вес раковины. Такая же разница между массой одноразмерных моллюсков весной и осенью отмечена А.Ю. Каратаевым (1983), с той лишь разницей, что у особей с длиной тела 10–12 мм разница в весе составляет 36–45%. По данным З.Ю. Скиржавичене (1974) наибольший процент мягкой части дрейссены – весной, а наименьший летом, а раковины наоборот. Вес целой дрейссены бывает наименьший летом, а наибольший, в зависимости от возраста дрейссены, то весной, то осенью.

Анализируя наши данные, мы отмечаем, что индивидуальная масса моллюсков определенной длины наибольшая весной, хотя средние значения массы размерных групп, приведенные в таблице 2, этого не отражают. Мы это связываем с тем, что количество особей определенных размеров внутри группы различное. Так, например, в группе 9.1–12 мм в летний период доминируют особи размером 10.5–11.8 мм, тогда как в весенней пробе в этой группе увеличивается количество особей размером 9.2–11.0 мм, причем количество особей в группе различно. Поэтому данные, приведенные в таблице 2, показывают лишь средние значения массы определенной группы, но не отражают индивидуальной изменчивости массы моллюсков, определенной длины в течение года.

Выводы

1. В течение года количество особей, относящиеся к той или иной размерной группе моллюсков Чограйского водохранилища, изменяется. Так весной доминируют особи размером от 3.1 мм до 9 мм

и от 15 до 18 мм. Мы предполагаем, что это особи моллюсков осевшие в августе-сентябре и июне прошлого 2006 г. В летний период более 25% моллюсков приходится на особей размеров раковин, меньших 3 мм. В осенних пробах от 15 до 20% приходится на моллюсков, длина раковин которых от 3 мм до 15 мм, что соответствует сеголеткам 2007 г.

2. Наши данные показали, что индивидуальная масса моллюсков определенной длины нарастают. Мы это связываем с тем, что количество особей определенных размеров внутри группы различной группы, но не отражают индивидуальной изменчивости массы моллюсков, определенной длины в течение года.

Список литературы

- Гальперина Г.Е. Размножение двусторчатых моллюсков (*Bivalvia*) Северного Каспия. Дис... канд. биол. наук. М., 1976. 126 с.
- Гальперина Г.Е., Заграничный С.В., Львова А.А. Сезонные изменения размерно-весовой характеристики *Dreissena polymorpha* из Северного Каспия // Биологические ресурсы Каспийского моря. М.: Наука, 1983. С. 111–118.
- Дрейссена: систематика, экология, практическое значение / Под ред. Старобогатова Я.И. М.: Наука, 1994. 240 с.
- Жизнь пресных вод СССР / Под ред. В.И. Жадина. М.: Изд-во АН СССР, 1940. С. 79–101.
- Каратаев А.Ю. Экология *Dreissena polymorpha* Pallas и ее значение в макрозообентосе водоема-охладителя тепловой электростанции. Автореферат дисс. на соискание уч. степ. канд. биол. наук. Минск, 1983. 19 с.
- Кирпиченко М.Я. К экологии *Dreissena polymorpha* Pallas в Цимлянском водохранилище // Биология и продуктивность пресноводных организмов. Тр. Института биологии внутренних вод. Л.: Наука, 1971. Вып. 21 (24). С. 142–154.
- Круглова В.М. Отчет по теме: Изучение кормовой базы рыб и перспективная рыбопродуктивность Чограйского водохранилища. Ростов-на-Дону, 1971. 19 с.
- Львова А.А. Экология *Dreissena polymorpha* (Pall.) Учинского водохранилища. Автореферат дисс. на соискание уч. степ. канд. биол. наук. М.: Изд-во Московского университета, 1977. 22 с.
- Методы изучения двусторчатых моллюсков / Под ред. Г.Л. Шкорбатовой и Я.И. Старобогатова. Л.: Наука, 1990. 208 с.
- Петрушкиева Д.С. Рыбные ресурсы Калмыкии и биологические основы их рационального использования. Дисс... канд. биол. наук. Астрахань, 2002. 181 с.
- Скрябичева З.Ю. Дрейссена (*Dreissena polymorpha* Pallas) залива Куришо-Марес, ее биохимический состав и кормовое значение. Автореф. на соискание уч. степ. канд. биол. наук. Петрозаводск, 1974. 22 с.
- Технический проект регулируемого нерестилища в зоне Чограйского водохранилища в Калмыцкой АССР. Часть: Рыбоводно-биологическая и гидротехническая. Ростов-на-Дону, 1971. 58 с.

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ОКРАСКИ РАКОВИН ДРЕЙССЕН *DREISSENA POLYMORPHA* И *D. BUGENSIS* С ИСПОЛЬЗОВАНИЕМ КОЛОРИМЕТРИЧЕСКОГО МЕТОДА

Павлова В.В.

Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН 152742 Ярославская обл., пос. Борок
vera@ibiw.yaroslavl.ru

Окраска наружных покровов животных является удобным признаком для выявления разнородности особей в популяциях, её особенности часто применяются в фенетических исследованиях. Используются различные характеристики окраски: общий цвет, присутствие рисунка, наличие отдельных элементов рисунка, их размер и распределение по поверхности тела и т.д.; при оценке многих из этих характеристик не избежать субъективизма. Справиться с этой проблемой помогает колориметрический анализ. Методики с его применением для моллюсков уже разработаны (Козминский, Лезин, 2006; Изюмов, Павлова, 2008). Целью данной работы является сравнение окраски раковин двух видов дрейссены, *Dreissena polymorpha* (Pallas) и *D. bugensis* Andrusov. Мы оценивали один из параметров цвета – его яркость. Значение этого параметра соответствует количеству пигмента в раковине. Ранее А.А. Протасовым (1998) был предложен способ для оценки общего уровня интенсивности окраски у *D. polymorpha*. Он ввел несколько градаций меланизации для моллюсков с

разными фенотипами. На основании соотношения моллюсков с разными градициями в выборке вычислялся коэффициент меланизации. Этот способ оказался адекватным для фенотипической характеристики популяций *D. polymorpha*. Тем не менее, данные, получаемые на основе колориметрических методов, более точны и объективны.

Материал и методика

Объектами служили моллюски, собранные в следующих водоемах: Рыбинское и Горьковское водохранилища, озеро Плещеево, водоемы Волго-Ахтубинской поймы, дельта р. Волга, водоемы в Калмыкии – Чограйское водохранилище, оз. Шароны и оросительный канал РР-1 Правдо-Егорлыкской (ООС (Россия); водохранилища Спайча и Перучица (Сербия); озера Мичиган и Эри (США). Всего было обработано 2753 особей *D. polymorpha* и 1168 особей *D. bugensis*. Последний вид был представлен двумя формами: типичной и глубоководной – так называемой *profunda*, отобранной в оз. Мичиган. Часть обработанных проб (19 штук) содержала оба вида дрейссен, другая часть (13 штук) – только *D. polymorpha*. У каждого моллюска фотографировались наружные поверхности обеих створок. Для каждой створки определялось среднее значение индекса яркости, обозначаемое как DL (density lum), соответствующее количеству отраженного света (при полном отражении света (чисто белый цвет) DL=255, при полном поглощении (чисто черный цвет) DL=0). Подробно методика фотографирования и обработки изображений описана нами ранее (Изюмов, Павлова, 2008). В этой работе была усовершенствована съемка моллюсков: она производилась со вспышкой в темной комнате. Статистическая обработка результатов проводилась в программе Statistica.

Результаты исследования и их обсуждение

Широкий охват ареалов двух видов дрейссен позволяет проследить закономерности географической изменчивости окраски раковин этих моллюсков. Наибольший интерес представляет сравнительный анализ окраски двух видов дрейссен из мест, где они обитают совместно. Разнообразие особей по индексу яркости очень широко у обоих видов. Диапазон значений для отдельных створок составляет 86.7–228.9 для *D. polymorpha* и 105.3–231.5 для *D. bugensis*. Средневыборочные значения DL варьируют от 139.9 до 207.7 (среднее 166.1±1.7) у *D. bugensis* и от 116.5 до 165.7 (среднее 141.7±1.4) у *D. polymorpha* – это по всему массиву данных, а если рассматривать только синтопные выборки, то для второго вида диапазон окажется еще уже: 121.3–163.6 (среднее 142.3±1.4). Таким образом, наблюдается большая вариабельность *D. bugensis* по данному признаку по сравнению с *D. polymorpha*.

По результатам дисперсионного анализа, выборочное значение DL в значительной степени ($p < 0.001$) зависит от географической широты места сбора моллюсков. Клиналность в проявлении признака DL у *D. polymorpha* уже была нами отмечена (Изюмов, Павлова, 2008): с увеличением широты его значение уменьшается, то есть моллюски становятся темнее. В данной работе выявляется такая же закономерность – как для *D. polymorpha*, так и для *D. bugensis*. (рисунки 1 и 2). (Отдельный график для *D. bugensis* не приводится, т.к. он совпадает с изображенным на рис. 2).

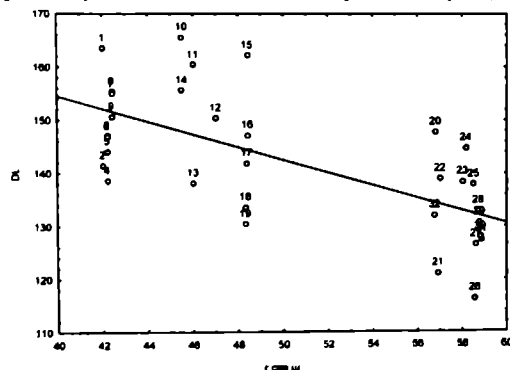


Рис. 1. Географическая изменчивость индекса DL у *D. polymorpha*. Цифрами обозначены выборки из следующих водоемов: 1, 2 – оз. Эри; 3–6 – оз. Мичиган; 7–9 – водохранилища Сербии; 10–12 – водоемы Калмыкии; 13, 14 – дельта р. Волга; 15–19 – водоемы Волго-Ахтубинской поймы; 20–24 – Горьковское вдх.; 25–31 – Рыбинское вдх.; 32 – оз. Плещеево.

Таким образом, инвертированное правило Глогера, характерное для беспозвоночных, подтверждается и для дрейссен. Географическая обусловленность окраски моллюсков отмечалась и другими исследователями. Например, Миттон (Mitton, 1977) предполагает, что моллюски с различным количеством светлых полос на темной раковине приспособлены к выживанию в разных условиях за счет большей или меньшей способности поверхности раковины отражать солнечные лучи и нагреваться.

Рисунок 2 иллюстрирует параллелизм в направлении географической изменчивости по признаку DL у двух рассматриваемых видов моллюсков. Это не является сюрпризом, т.к. виды очень схожи по своим экологическим предпочтениям.

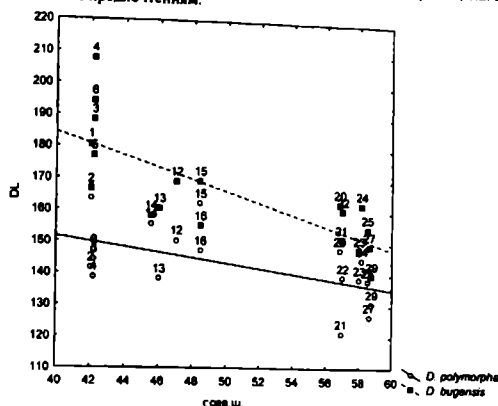


Рис. 2. Географическая изменчивость индекса DL у *D. polymorpha* и *D. bugensis* из мест, где они обитают совместно. Обозначения те же, что на рис. 1. Коэффициенты корреляции составляют 0.66 для *D. polymorpha* и 0.76 для *D. bugensis*.

Отдельно по станциям и по всему массиву данных среднее значение DL для выборок *D. bugensis* всегда выше, чем для *D. polymorpha*. Разница между видами в разных выборках составляет от 2.5 до 69.0. Дисперсионный анализ показал сильное влияние ($p < 0.001$) видовой принадлежности особи на значение DL. Различия средних между видами достоверны для всех выборок, кроме одной, в которой количество *D. polymorpha* было очень мало. Таким образом, при сравнении моллюсков из одного местообитания *D. bugensis* всегда оказывается светлее, чем *D. polymorpha* (рис. 2). Такие различия между видами могут быть вызваны физиологическими свойствами, например, особенностями синтеза меланина клетками мантии.

Самыми светлыми особями *D. bugensis* оказываются обитатели североамериканских озер. Глубина сбора проб составляла 3 м в оз. Эри и 25 и 45 м в оз. Мичиган. В первом водоеме *D. bugensis* представлена типичной формой, а во втором – формой profundus. Средние значения DL для выборок из оз. Эри варьируют в пределах 166.5–180.6, для мичиганских – 176.9–207.7. В целом, мичиганские *D. bugensis* (форма profundus) светлее *D. bugensis* (типичные) из оз. Эри. Исследователями уже отмечалась более светлая окраска формы profundus, в отличие от типичной *D. bugensis* (Dermott, Mulawar, 1993). Но такие данные приводились только по визуальным наблюдениям. Теперь они подтверждены строгими колориметрическими данными. Отметим, что *D. polymorpha* из озер Эри и Мичиган различаются слабо, т.е. глубина не является важным фактором для проявления признака DL.

Кроме вышеупомянутых параметров, была также оценена асимметрия в проявлении DL на разных створках. Установлено, что створки *D. bugensis* почти всегда (в 14 выборках из 19) достоверно различаются по значению DL, в то время как у *D. polymorpha* обычно наблюдается симметрия по этому признаку (лишь в 4 выборках из 33 асимметрия достоверна). Интересно, что направленность асимметрии одинакова для всех выборок (где асимметрия достоверна) обоих видов: у большинства моллюсков более светлой является левая створка.

Интересно, что *D. bugensis* бывают асимметричны также и по морфологии раковины. В частности, створки могут различаться выпуклостью и характером прохождения килевого перегиба (собст-

ненные неопубликованные данные; Антонов, Хохлова, 2004). Возможно, что симметрия створок у *D. polymorpha* и асимметрия у *D. bugensis* обусловлены различиями в способе прикрепления к грунту и положением относительно субстрата у этих видов.

Выводы

Два рассматриваемых вида дрейссен обладают значительной пластичностью по окраске раковин: в популяциях присутствуют особи с широким диапазоном значений индекса яркости. Выявлена географическая изменчивость окраски: с увеличением широты моллюски обоих видов в среднем становятся темнее. При рассматривании синтопных выборок окраска у *D. bugensis* в среднем светлее, чем у *D. polymorpha*. Кроме того, у *D. bugensis* выражена асимметрия створок по степени проявления признака.

Список литературы

- Антонов И.И., Хохлова С.В. Моллюски рода *Dreissena* малых рек бассейнов Волги и Дона. Экоистемы малых рек: биоразнообразие, биология, охрана. Тезисы докладов Всероссийской конференции. 16–19 ноября 2004 г. Борок, 2004. С. 10–11.
- Илюмов Ю.Г., Павлова В.В. Использование колориметрического метода для описания изменчивости окраски раковин *Dreissena polymorpha* (Dreissenidae, Bivalvia) // Зоол. Ж. 2008. Т. 87. № 5. С. 1–4.
- Козмичский Е.В., Лезин П.А. Методика цветовых измерений элементов окраски раковины у брюхоногих моллюсков // Биология моря. 2006. Т. 32. № 5. С. 371–73.
- Протасов А.А. Интенсивность окраски раковин как фенотипическая характеристика популяций *Dreissena polymorpha* (Pallas) (Bivalvia, Mollusca) // Экология. 1998. № 6. С. 479–482.
- Dermott R., Munawar M. Invasion of Lake Erie offshore sediments by *Dreissena*, and its ecological implications. // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1993. Vol. 50. P. 2298–2304.
- Milton J.B. Shell color and pattern variation in *Mytilus edulis* and its adaptive significance // Chesapeake Science. 1977. Vol. 18. № 4. P. 387–390.

НАКОПЛЕНИЕ НЕКОТОРЫХ ТЯЖЕЛЫХ МЕТАЛЛОВ *DREISSENA POLYMORPHA* (PALLAS) И *D. BUGENSIS* (ANDRUSOV) РЫБНИКСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА И ВОПРОС ОБ ИХ РОЛИ В САМООЧИЩЕНИИ ВОДОЕМА

Павлов Д.Ф., Шербина Г.Х., Пряничникова Е.Г.

Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанова РАН, 152742, п. Борок.

e-mail: Pavlova.biv.yaroslavl.ru

Расселение и массовое развитие дрейссен, *Dreissena polymorpha* и *D. bugensis* в водоемах Старого и Нового Света – один из наиболее ярких примеров биологических инвазий. Различным аспектам этого явления, в том числе в водохранилищах Волжского каскада, посвящена обширная литература (Антонов, 1996; Орлова, Шербина, 2002; Mills et al., 1996; Shcherbina, Buckler, 2006; Zhulidov et al., 2004, 2005, и др.). Исследовались и экологические последствия вселения дрейссен, в частности, вызванные ими структурные и функциональные перестройки экосистем-доноров (Шербина, 2003, 2008). Однако до сих пор остается слабо изученным один из вопросов, представляющих значительный интерес – перестройки биогеохимических циклов химических элементов и соединений в результате вселения инвазивных видов, включая дрейссен (Pavlov et al., 2005). Совершенно очевидно, что при массовом развитии виды-вселенцы должны вызывать не только перестройки в структуре и функциях экосистем, но и в производных от этой перестройки – потоках энергии и вещества, связанных с особенностями метаболизма и продукционной спецификой взаимодействующих вселенцев и аборигенов. Такие перестройки могут включать практически все элементы периодической системы Менделеева (например, такие как металлы), а также сложные химические соединения. Будучи активными фильтраторами и достигая в «захваченных» водоемах очень значительных биомасс, дрейссены должны перехватывать и концентрировать огромные количества энергии и вещества, обращающегося в водных экосистемах. Подобная роль *D. polymorpha*, сформировавшей естественный и мощный биофильтр для органики, была, например, показана в Плещеевом озере после вселения и формирования в озере биоценоза *D. polymorpha* (Шербина, 2008). Достаточно многочисленны и известны публикации, в которых рассматривается роль дрейссен в свете концепции самоочищения водоемов (Львова и др., 1980; Ляхнович и др., 1983; Дрейссена..., 1994; Осталена, 2007 и др.).

Известно, что тяжелые металлы относятся к разряду глобальных приоритетных загрязнителей и проблема их мониторинга еще долго будет оставаться актуальной (Мур, Рамамурти, 1987; Перевотиных, Богданова, 1999). Отсюда возникает необходимость в индикаторных организмах для биомониторинга.

торинга металлов, а также для оценки способности водоемов к самоочищению от этих элементов. В этой связи дрейссениды представляются очень перспективными. Это связано с их основными экологическими особенностями: оседлостью (а значит, репрезентативностью по отношению к данному конкретному водоему или его части), фильтрационной активностью (следовательно, включение в metabolism больших масс вещества), устойчивостью к острому действию загрязняющих веществ, способностью аккумулировать или осаждать большие количества вещества (Klerks et al., 1997; Pavlov, Frontasyeva, 2005a, b). Однако поскольку инвазии *D. polymorpha* начались раньше, данные по этому назному многочисленнее, чем по *D. bugensis*. Активное и массовое вселение бугской дрейссены делало необходимым решение вопроса о ее геохимической роли и возможном значении для биоиндикации.

Ранее нами была проведена оценка накопления моллюсками *D. polymorpha* и *D. bugensis* ряда химических элементов и перестройки их циклов при вселении и массовом развитии популяций этих гидробионтов (Pavlov, Frontasyeva, 2005a, b). Особое внимание при этом уделялось сравнительно слабо изученным редкоземельным элементам.

Цель настоящей работы – оценка накопления приоритетных тяжелых металлов (кобальта, хрома и кадмия) дрейссенидами, на примере Рыбинского водохранилища, а также обсуждение их возможной роли для самоочищения водоема от этих элементов.

Пробы *D. polymorpha* и *D. bugensis* были собраны на стандартных станциях отбора проб в Рыбинском водохранилище (по три пробы на станции), в ходе экспедиций ИБВВ РАН в течение лета 2005 г. Использовали дночерпатель ДАК-100 с площадью захвата 1/100 м², по две выемки грунта. Камеральную и статистическую обработку материала проводили по опубликованной ранее методике (Орлова, Щербина, 2002). Рассчитывали среднюю биомассу обоих видов по станциям и общую биомассу дрейссенид.

Для анализа использовали дрейссенид обоих видов, имеющих примерно одинаковые размеры – длина раковины 25–30 мм. Мягкие ткани отделяли от раковин и отдельно от раковин высушивали при температуре до 40 °С до постоянного веса. Пробы от 20 особей объединяли в интегрированные образцы, которые озоляли и анализировали методом атомной абсорбции содержания хрома, кобальта и кадмия. Подготовку и анализ проб вели по принятым методикам (Иванов, Жуликов, 1991).

Биомассу моллюсков определяли и рассчитывали в сыром весе. Биомассу *D. polymorpha* в сыром виде пересчитывали на сухую массу тканей с использованием соответствующих данных А.А. Львовой (1980) и Баднес с соавторами (2007). Литературные данные о соотношении сырой и сухой масс тканей для *D. bugensis* нам недоступны. Однако проведенные нами измерения показали отсутствие достоверных различий между двумя видами. Поэтому в расчетах для дрейссены бугской использовали те же процентные соотношения величин. Содержание металлов выражали в мг/кг сухой массы тела (мягких тканей) и раковин дрейссенид.

Исследование показало, что наибольшие численность и биомасса обоих изучаемых видов моллюсков локализованы в Волжском плесе Рыбинского водохранилища. Поэтому, в данной работе, дальнейшие расчеты для обоих видов вели именно для этого плеса.

По данным съемки 2005 г. встречаемость дрейссенид обоих видов в глубоководной зоне Волжского плеса Рыбинского водохранилища составила ~25%. Проведенные, с учетом площади пригодных для обитания моллюсков биотопов, расчеты показали, что биоценозы дрейссены занимают порядка 10 км². Средняя биомасса *D. polymorpha* составила 1.23 кг/м², *D. bugensis* 4.17 м². Таким образом, общая биомасса (запасы) первого вида составляет порядка 12340 т, второго – 41730 т, т. е. биомасса бугской дрейссены в Волжском плесе водохранилища более чем в три раза выше, чем у полиморфной дрейссены.

При более ранней оценке запаса дрейссенид (1992 г.) когда в Рыбинском водохранилище обитала только *D. polymorpha*, ее запасы в водоеме составляли 732623 т (Щербина, 2003). Приведенные нами данные по Волжскому плесу показывают, что вселение бугской дрейссены значительно увеличило общие запасы дрейссенид в Рыбинском водохранилище. Соответственно, можно предположить, что и роль этой группы двустворчатых моллюсков в материальных циклах в экосистеме водохранилища также должна была возрасти. Однако оценка общей биомассы бугской дрейссены во всем Рыбинском водохранилище нами еще не проведена, а соответствующие литературные данные не известны. Поэтому расчет общих запасов металлов во всем водохранилище приводится только для *D. polymorpha*.

Сухой вес тела и раковин дрейссенид – переменная величина, зависящая, в частности, от размера (возраста) моллюсков (Львова, 1980). Однако по усредненным данным для размерных групп обоих видов, отобранных нами для анализа, он составляет следующие величины: сухая масса моллюска с раковинной 45–52% (т. е., примерно половина – такое усреднение представляется нам достаточно

точным для целей данного исследования) от сырой массы, сухая масса тела (мягких тканей) примерно 4% от сырой массы моллюска с раковинной, т. е. именно от той величины, на основе которой рассчитывали биомассу дрейссенид. Усредненная масса раковин, (41–52% по данным А.А. Львовой (1980)) также может быть принятой на уровне примерно 50% от сырой массы моллюска. Аналогичные цифры приводятся и другими авторами (Baines et al., 2007).

Расчеты запасов дрейссенид Рыбинского водохранилища по сухой массе, сделанные на основе вышеуказанных процентных соотношений дают следующие результаты:

D. polymorpha

Волжский плес: масса раковин – 6170 т; сухая масса тела – 493,6 т.

Водохранилище в целом: масса раковин 366311,5 т; сухая масса тела – 29304,9 т.

D. bugensis

Волжский плес: масса раковин 20865 т; сухая масса тела – 1669,2 т.

Результаты анализов металлов и их запасов, накопленных дрейссенидами, приведены в таблице. Полученные нами данные по концентрациям металлов в тканях дрейссенид близки к данным для других слабо-загрязненных (или «относительно незагрязненных») водоемов (Никаноров, Жулидо, 1991; Camusso et al., 2001).

Таблица. Средние концентрации и запасы хрома, кобальта и кадмия в дрейссенидах Рыбинского водохранилища

Вид Ткань	<i>Dreissena polymorpha</i>		<i>Dreissena bugensis</i>	
	раковина	мягкие ткани	раковина	мягкие ткани
Cr				
Средняя концентрация, мг/кг сухой массы	2.98	5.79	2.61	5.45
Запас в Волжском плесе, кг	18.39	2.86	54.46	9.10
Запас в водохранилище, кг	1091.61	169.68	Нет данных	Нет данных
Co				
Средняя концентрация, мг/кг сухой массы	0.73	2.39	0.91	1.69
Запас в Волжском плесе, кг	4.50	1.18	18.99	2.82
Запас в Рыбинском водохранилище, кг	267.41	70.04	Нет данных	Нет данных
Cd				
Средняя концентрация, мг/кг сухой массы	0.16	1.04	0.18	0.60
Запас в Волжском плесе, кг	0.99	0.51	3.76	1.00
Запас в Рыбинском водохранилище, кг	58.61	30.48	Нет данных	Нет данных

Проведенный анализ показал, что величины содержания металлов в метаболически-активных мягких тканях выше, чем в более инертных раковинах. Была выявлена значительная вариация изученных показателей по выборкам из разных станций. Содержание кадмия было значительно выше в тканях *D. polymorpha*; концентрация хрома и кобальта – достаточно близки друг к другу. Однако суммарное содержание изученных элементов у полиморфы выше, чем у *D. bugensis*: 9.22 и 7.74 мг/кг сухой массы, соответственно. Аналогичное явление отмечено в Канаде: во всех случаях, когда имелись различия в тканевых уровнях металлов, их содержание у *D. polymorpha* было больше, чем у *D. bugensis* (Richman, Somers, 2005). В то же время наши предварительные исследования показали, что для некоторых других химических элементов отмечена обратная закономерность (Pavlov, Frontasyeva, 2005). Экологические и физиолого-биохимические механизмы подобных различий у этих близкородственных видов неясны и мы планируем исследовать их в будущем.

Выявленные абсолютные величины запасов хрома, кобальта и кадмия кажутся небольшими. Однако следует напомнить, что концентрации металлов в природных водах намного – как минимум на порядок, ниже. Это указывает на то, что эти химические элементы способны концентрироваться, активно накапливаться и удерживаться в организме моллюсков-фильтраторов. Поэтому аккумулярующая способность дрейссенид по отношению к тяжелым металлам должна быть оценена как достаточно высокая. Это же справедливо и по отношению к биогеохимической роли этих моллюсков. Концентрируя значительные количества металлов, растворенных в воде или адсорбированных сестоном, дрейссениды должны оказывать значительное воздействие на циклы этих элементов в экосистеме водоема, извлекая их из планктонного комплекса, переводя в придонный и меняя их общий баланс в целом. Точно роль нивазий дрейссенид в изменении баланса металлов и большинства других элементов в водоемах Волжского бассейна еще не оценена, но, как было показано в экспериментах *in situ* в оз. Эри эта роль может быть очень значительной (Klerks et al., 1997). Отметим, в указанной работе выявлено, что *D. bugensis* выводит металлы из планктонного цикла не только и не столько за

счет их накопления в собственных тканях: под влиянием моллюска происходит очень интенсивная седиментация металлов в форме комплексов, адсорбированных на псевдофекалиях, агглютинатах, осаждаемых дрейссеной (Kierka et al., 1997).

Возможность интенсивного накопления металлов дрейссенидами заставляет по-иному взглянуть на их роль в процессах самоочищения водоемов. Дрейссены действительно создают мощный биофильтр для разных соединений, в первую очередь – природных органических, и способствуют их выведению из воды. Эта органика может или ассимилироваться самой дрейссеной, или осаждаться на дно, с последующей ассимиляцией комменсалами моллюска и впоследствии передаваться по трофическим цепям. Высокая эффективность такого биофильтра показана на примере оз. Плесеево (Щербина, 2008). Очевидно, в подобных случаях можно действительно говорить о «самоочищении» водоемов за счет массового развития инвазивных дрейссенид.

Но в условиях антропогенного загрязнения потенциально токсичными веществами данная проблема должна рассматриваться и с другой точки зрения. Дрейссениды служат важнейшим кормовым ресурсом для птиц и ряда массовых промысловых видов рыб (плотвы, густеры, леща, язя и др.), которые усваивают мягкие ткани моллюсков, потребляя при этом и накопленные в них в значительных количествах ксенобиотики. Становится очевидным, что эти ксенобиотики могут оказывать негативное влияние на потребителей моллюсков или на более высокие в трофическом отношении звенья пищевой цепи, включая человека. Так, дрейссениды, заселившие Великие Озера вместе с другим вселенцем – бычком кругляком (*Neogobius melanostomus*), питающимися дрейссеной и ставшим основным кормовым объектом для многих ценных аборигенных хищных рыб, сформировали своеобразный трофический комплекс «дрейссена – бычок кругляк – иктиофаги», способствующий концентрации из воды, передаче по цепям питания и накоплению на более высоких трофических уровнях загрязняющих веществ, аккумулированных моллюском-вселенцем (Jude, 2003). При этом под угрозу ставятся ценные и редкие аборигенные виды рыб-иктиофагов.

Развитие популяций дрейссенид приводит к формированию своеобразных высокопродуктивных биоценозов бентосных организмов, которые привлекаются во многом обилием пищи – тех же самых псевдофекалий и агглютинатов (Щербина, 2003, 2008). Оказывают ли влияние осаждаемые на дно с продуктами жизнедеятельности моллюсков металлы на других обитателей биоценоза дрейссенид? С какой интенсивностью передаются эти токсикианты на более высокие трофические уровни, вовлекаясь в новые витки материального цикла, и оказывает ли это негативное влияние на остальную часть биоты? Не становятся ли поселения дрейссенид в условиях токсического загрязнения не «биофильтром», а «биоконцентратором» – ловушкой, задерживающей в биоте водоема растворенные загрязняющие вещества? Эти вопросы еще не изучены и реальную роль связанных с дрейссеной процессов «самоочищения» в водоемах России необходимо оценить и рассмотреть с различных позиций, и в условиях различной антропогенной нагрузки.

Таким образом, проведенное нами исследование позволило оценить запасы хрома, кобальта и кадмия, аккумулированных популяцией дрейссенид Рыбинского водохранилища. Исследование показало, что эти моллюски способны концентрировать эти токсичные металлы из воды. Результаты работы могут послужить стимулом для переоценки роли дрейссенид в процессах самоочищения водоемов.

Список литературы

- Антонов П. И. Новый для фауны Волги двусторчатый моллюск *Dreissena bugensis* (Andr.) // Тез. докл. Проблемы гидробиологии континентальных вод и из малакофауны, С-Пб.: ЗИН РАН, 1996. С. 9–10.
- Дрейссена *Dreissena polymorpha* (Pallas) (Bivalvia, Dreissenidae). Систематика, экология, практическое значение. М.: Наука, 1994. 240 с.
- Львова А.А. Экология дрейссены *Dreissena polymorpha polymorpha* (Pall.) // Бентос Учинского водохранилища. М.: Наука, 1980. С. 101–119.
- Львова А.А., Извекова Э.И., Соколова Н.Ю. Роль донных организмов в трансформации органического вещества и в процессах самоочищения водоемов // Бентос Учинского водохранилища. М.: Наука, 1980. С. 171–177.
- Лихнович В.П., Каратаев А.Ю., Митрахович П.А. Влияние *Dreissena polymorpha* Pallas на экосистему евтрофного озера // Биология внутренних вод: Информ. бюл. Л., 1983. № 60. С. 25–28.
- Мур Дж., Рамамурти С. Тяжелые металлы в природных водах: контроль и оценка влияния. М.: Мир, 1987. 160 с.
- Никаноров А. М., Жулидов А. В. Биомониторинг металлов в пресноводных экосистемах. Л.: Гидрометеоиздат, 1991. 310 с.

- Орлова М. И., Щербина Г. Х. О распространении *Dreissena bugensis* (Dreissenidae, Bivalvia) в водохранилищах бассейна Верхней Волги // Зоол. журн. 2002. Т. 81. №5. С. 515–520.
- Остапеня А. П. Дезэвтрофирование или бентификация? // Матер. III Междунар. научн. конференции. Минск–Нарочь. 2007. С. 31–32.
- Первозникова М. А., Богданова Е. А. Тяжелые металлы в пресноводных экосистемах. С-Пб: ГОСНИОРХ, 1999. 228 с.
- Щербина Г. Х. Роль видов-вселенцев в структуре макрозообентоса верхневолжских водохранилищ // Инвазии чужеродных видов в Голарктике. Борок: Изд-во Рыбинский печатный двор, 2003. С. 213–223.
- Щербина Г. Х. Структура биоценоза *Dreissena polymorpha* (Pallas) и роль моллюска в питании плотвы *Rutilus rutilus* (Linnaeus) озера Плещеево. Биология внутренних вод. 2008. № 4. С. 89–97.
- Baines S., Fisher N., Cole J. Dissolved organic matter and persistence of the invasive zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) under low food conditions. Limnol. Oceanogr. 2007. V. 52. № 1. P. 70–78.
- Camusso M., Balestrini R., Binelli A. Use of zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) to assess trace metal contamination in the largest Italian subalpine lakes. Chemosphere. 2001. V. 44. № 2. P. 263–70.
- Jude D. The impact of round (*Neogobius melanostomus*) and tubenose (*Proterorhinus marmoratus*) gobies on Great Lakes native species // Invasion of alien species in Holarctic. Rybinsk: IBIW RAS, 2003. P. 515–522.
- Klerks, P.L., P.C. Fraleigh, J.E. Lawniczak. Effects of the Exotic Zebra Mussel (*Dreissena polymorpha*) on the Metal Cycling in Lake Erie. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1997. V. 54. P. 1630–1638.
- Mills, E. L., G. Rosenberg, A. P. Spidle, M. Ludyanskiy, Y. Pligin, B. May. A review of the biology and ecology of the quagga mussel (*Dreissena bugensis*), a second species of freshwater Dreissenid introduced to North America. Amer. Zool. 1996. V. 36. P. 271–286.
- Pavlov D. F., Frontasyeva M. V. Comparative chemical composition of two invasive dreissenids, *Dreissena polymorpha* and *D. bugensis* in the Rybinsk Reservoir (the Upper Volga basin, Russia) and assessment of invasion-related modification of exchange and balance of chemical elements in the reservoir ecosystem // Alien Species in Holarctic (Borok-2). Book of abstracts. Second Intern. Symp., Borok, Russia, 27 Sept.–1 Oct. 2005, Rybinsk-Borok, 2005. P. 126–127.
- Pavlov D.F., Frontasyeva M.V., Pavlov S.S., Pankratova Yu. Distribution of trace elements in freshwater ecosystem compartments of man-made Rybinsk Reservoir (Central Russia) using epithermal neutron activation analysis. Ovidius University Annals of Chemistry. 2005. V. 16. № 1. P. 72–75.
- Richman L., Somers K. Can we use zebra and quagga mussels for biomonitoring contaminants in the Niagara River? Water, air and soil pollution. 2005. V. 167. № 1–4. P. 155–178.
- Shcherbina G.Kh., Buckler D.R. Distribution and ecology of *Dreissena polymorpha* (Pallas) and *Dreissena bugensis* (Andrusov) in the Upper Volga Basin. J. ASTM Int. 2006. V. 3. № 4. P. 1–11.
- Zhulidov A.V., Pavlov D.F., Nalepa T., Schcherbina G.H., Zhulidov D.A., Gurtovaya T.Yu. Relative Distributions of *Dreissena bugensis* and *Dreissena polymorpha* in the Lower Don River System. Russia. Internat. Rev. Hydrobiol. 2004. V. 89. № 3. P. 326–333.
- Zhulidov A. V., Zhulidov D. A., Pavlov D. F., Nalepa T., Gurtovaya T. Yu. Expansion of the invasive mollusk *Dreissena bugensis* (quagga mussel) in the Don and Volga river basins: revision based on archived specimens. Ecohydrology and Hydrobiology. 2005. V. 5. № 2. P. 127–133.

ВЛИЯНИЕ ДРЕЙССЕНИД НА СТРУКТУРУ МАКРОЗОБЕНТОСА ГЛУБОКОВОДНОЙ ЗОНЫ ГОРЬКОВСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

Перова С. Н.

Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН,
152742, Ярославская область, Некоузский р-н, Борок
perova@ibiw.yaroslavl.ru

Горьковское водохранилище, заполненное в 1955–1957 гг. – водоем озерно-речного типа. Его акваторию можно разделить на речную и озерную части, различающиеся по морфометрическим и гидрологическим особенностям. В речной части сохраняется значительная проточность, препятствующая заилению. Грунт представлен чистыми или слабозаиленными песками. В расширенной озерной части, отличающейся слабой проточностью преобладают серые илы. Сразу после сооружения водохранилища в нем появился моллюск *Dreissena polymorpha* Pallas, который успешно расселился и уже на второй год существования стал массовым видом (Мордухай-Болтовской, 1961). Вселение в водохранилище этого моллюска привело к распространению биоценоза *D. polymorpha*. Биоценоз

дрейссены, характерный для заиленных песков и серых песчанистых илов и глубин от 2 до 15 м. в Горьковском водохранилище чаще встречается в речной части (~38%), чем в озерной (~20%). В 2000 г. впервые обнаружен второй вид рода – *D. bugensis* Andrusov (Щербина, 2003).

Скопления дрейссены являются мощным фактором, формирующим сообщество макробеспозвоночных (Дрейссена..., 1994). Дрейссене можно рассматривать как вид-детерминант по отношению к другим видам, входящим в сообщество (консортиум), а весь комплекс дрейссены и связанных с ней гидробионтов является консорцией (Харченко, Протасов, 1981). Два вида дрейссены, принадлежащие к одной экоморфе – *D. polymorpha* и *D. bugensis* и широко распространенные в пресноводных водоемах, оказывают существенное влияние на сообщества макрозообентоса. Основной фактор этого влияния – создание новых пространственно сложных биотопов для поселений многих видов гидробионтов (Протасов, 2005). В Горьковском водохранилище максимальная численность олигохет, пиявок, а также видов-вселенцев – *Gmelinoides fasciatus* и *Hypania invidua* наблюдалась в биоценозах *Dreissena polymorpha* (Щербина, 2001а, Перова, Щербина, 2002). Роль моллюска *D. polymorpha* в экосистемах Рыбинского и Горьковского водохранилищ чрезвычайно велика. Благодаря широкому распространению, высокой численности и биомассе дрейссены, донные сообщества могут покрывать значительную площадь дна водохранилищ, произошли существенные изменения в сообществах донных беспозвоночных.

Материалом для работы послужили результаты бентосной съемки, проведенной в сентябре 2005 г. на 25 стандартных станциях глубоководной зоны Горьковского водохранилища, 20 из которых расположены в озерной, 5 – в речной части. Пробы грунта отбирали на глубинах от 5 до 18 м, ночерпачем ДАК-250, по 2 подъяма на каждой станции. Сбор, разборку, камеральную и статистическую обработку собранного материала проводили по стандартной методике принятой в ИВВВ РАН (Методика..., 1975) с некоторыми уточнениями и дополнениями (Щербина, 1993). При классификации животных по характеру питания использована схема, разработанная Э.И. Извековой (1975). Для того, чтобы проанализировать влияние дрейссены, сравнивали структуру макрозообентоса на станциях, где поселений дрейссены не было, с таковой в биоценозах *D. polymorpha*. На станциях, где дрейссены не были обнаружены, дно покрыто серым илом, на котором развивается типичный пелофильный биоценоз с преобладанием личинок мотыля и олигохет *Limnodrilus hoffmeisteri* и *Potamothenis hammoniensis*, характерный для глубоководной зоны Горьковского водохранилища. Поселения дрейссены встречались на различных биотопах: серый ил, заиленный песок, илосево часто – заиленный ракушечник. По видовому составу макрозообентоса и частоте встречаемости некоторых видов донных беспозвоночных биоценозы дрейссены отличались от биоценоза мотыля и олигохет. Моллюски сфериды в биоценозе дрейссены встречались значительно реже, чем на станциях без нее (табл. 1).

Некоторые виды донной фауны были отмечены только в биоценозе дрейссены: это мелкие ормы личинок хирономид *Harnischia curtilamellata*, *Parachironomus arcuatus*, *Cladotanytarsus* ex. gr. *ancus*, олигохета *Rhynchelmis limosella* и полихета *Hypania invidua*. Частота встречаемости пиявки *elobdella stagnalis*, а также олигохеты *Potamothenis moldaviensis* в биоценозе дрейссены была значительно выше, чем на станциях, где дрейссена отсутствовала. Как показал анализ многолетних наблюдений, видовое разнообразие донного населения, оцененное по индексу Шеннона-Уивера (Шитиков и др., 2005), в биоценозе дрейссены было выше, чем в других биоценозах, а индекс сапробиости по атласу-Буку (Шитиков и др., 2005) – ниже (табл. 2).

Биоценозы без дрейссены относились к α -мезосапробной зоне, а с дрейссеной к β -мезосапробной и α -мезосапробной. Эти данные позволяют характеризовать придонную воду и грунт биоценоза дрейссены, как менее загрязненные по сравнению с другими станциями. Средние величины общей численности макрозообентоса в биоценозе дрейссены и без нее, существенно не различались, а средняя биомасса была в 1.5 раза выше на станциях без дрейссены (табл. 3).

Доля личинок хирономид в общей численности макрозообентоса в двух сравниваемых биоценозах была одинакова и составляла около 45%. В биоценозе дрейссены личинки хирономид составляли менее половины общей биомассы макрозообентоса, а на станциях без нее – 72%. Это связано с тем, что на станциях, где дрейссена отсутствовала, основу биомассы составляли крупные личинки *Hypania pluvialis*, обладающие высокой индивидуальной массой особей, а в биоценозе дрейссены преобладали мелкие личинки хирономид других видов.

Олигохеты, судя по соотношению их средней численности и биомассы, были представлены в биоценозе дрейссены более крупными особями, чем на других станциях (табл. 3). В биоценозе дрейссены, по сравнению с другими исследованными станциями, по численности и биомассе заметно больше была доля группы «прочие», в которую входили пиявки и полихета *Hypania invidua*, что, по-

видимому, также было связано с благоприятными для них трофическими условиями (табл. 3). В целом количественное обилие макрозообентоса в биоценозе дрейссены оказалось ниже, чем на станциях без нее. Аналогичное влияние дрейссены выявлено в Учинском водохранилище, где численность и биомасса мягкого макрозообентоса в биоценозе *D. polymorpha*, сравнительно с другими биоценозами были самые низкие (Соколова и др., 1980).

Таблица 1. Частота встречаемости макрозообентоса (%) в глубоководной зоне Горьковского водохранилища в 2005 г.

Вид или форма	1	2
Mollusca		
<i>Viviparus viviparus</i> (Linnaeus)	17	31
<i>Bithynia tentaculata</i> (Linnaeus)	0	15
<i>Unio pictorum</i> (Linnaeus)	17	0
<i>Pisidium amnicum</i> (Mueller)	17	0
<i>Euglesa casertana</i> (Poli)	17	46
<i>Euglesa</i> sp.	0	15
<i>Henslowiana henslowiana</i> (Sheppard)	17	38
<i>H. suecica</i> (Clessin in Westerlund)	0	23
<i>Costopisidium crassum</i> (Stelfox)	17	8
<i>Cingulopisidium nitidum</i> (Jenyns)	0	8
<i>Conventus conventus</i> Clessin	0	15
<i>Neopisidium moitessierianum</i> (Paladilhe)	0	23
<i>Pseudeupera subtruncata</i> (Malm)	0	15
<i>Pisidiidae</i> gen. sp.	17	8
<i>Dreissena polymorpha</i> (Pallas)	100	0
Polychaeta		
<i>Hypania invalida</i> Grube	33	0
Oligochaeta		
<i>Stylaria lacustris</i> Linnaeus	0	8
<i>Nais communis</i> Piguet	17	15
<i>Aulodrilus limnobius</i> Bretscher	17	0
<i>Limnodrilus profundicola</i> Piguet	17	8
<i>L. hoffmeisteri</i> Claparede	100	100
<i>L. claparedeanus</i> Ratzel	67	38
<i>Potamothrix hammoniensis</i> (Michaelsen)	100	100
<i>P. moldaviensis</i> Vejdovsky et Mrazek	50	8
<i>P. vejovskyi</i> Hrabec	17	15
<i>Psammoryctides barbatus</i> (Grube)	0	15
<i>Spirosperma ferox</i> (Eisen)	17	23
<i>Tubifex newaensis</i> (Michaelsen)	33	15
<i>T. tubifex</i> (Mueller)	17	8
<i>Rhynchelmis limosella</i> Hoffmeister	17	0
Hirudinea		
<i>Helobdella stagnalis</i> (Linnaeus)	67	8
Chironomidae		
<i>Procladius</i> ex. gr. <i>choreus</i> (Meigen)	83	100
<i>P. ferrugineus</i> (Kieffer)	33	23
<i>Chironomus muratensis</i> Ryser et al.	17	23
<i>Ch. plumosus</i> Linnaeus	100	92
<i>Ch. piger</i> Surenzke	0	15
<i>Cryptochironomus</i> ex. gr. <i>defectus</i> Kieffer	17	8
<i>C. obrepans</i> (Walker)	50	38
<i>C. redekei</i> Kruseman	0	8
<i>Harnischia curtilamelata</i> (Malloch)	17	0
<i>Microchironomus tener</i> (Kieffer)	0	11
<i>Parachironomus arcuatus</i> Goetghebuer	17	0
<i>Cladotanytarsus</i> ex. gr. <i>maucus</i> (Kieffer)	33	0

Примечание: 1 – биоценоз дрейссены, 2 – станции без дрейссены.

Таблица 2. Индексы видового разнообразия Шеннона-Уивера (H) и сапробиности по Пантиле-Буки (S) макрозообентоса Горьковского водохранилища в различные годы

Год	Биоценоз дрейссены			Без дрейссены		
	H		S	H		S
	HN, бит	HB, бит		HN, бит	HB, бит	
1989	2.36	1.56	2.49	1.55	0.68	2.94
1993	2.79	2.15	2.68	2.44	1.33	2.80
1995	2.26	1.27	2.27	2.06	1.27	2.79
2000	1.45	0.70	2.17	1.16	0.68	2.75
2005	2.49	1.84	2.80	2.41	1.53	2.82

Таблица 3. Средние численность и биомасса макробентоса Горьковского водохранилища в 2005 г.

Группа	Биоценоз дрейссены				Без дрейссены			
	N, экз/м²	N, %	B, г/м²	B, %	N, экз/м²	N, %	B, г/м²	B, %
Хируномиды	587	45.6	2.64	40.0	631	45.2	7.15	72.2
Олигохеты	584	45.4	2.84	43.0	652	46.7	2.20	22.2
Моллюски	23	1.8	0.11	1.7	103	7.4	0.54	5.5
Прочие	93	7.2	1.01	15.3	9	0.7	0.01	0.1
общая	1287	100	6.60	100	1395	100	9.91	100

Анализ трофической структуры макрозообентоса показал значительные различия на станциях с дрейссеной и без нее. В биоценозе дрейссены основу численности (74%) составляли детритофаги-глутатели (в основном олигохеты из родов *Limnodrilus* и *Potamothrrix*) и хищники – активные хвататели, в состав которых входили хируномиды из родов *Procladius*, *Cryptochironomus* и пиявки. По биомассе преобладали детритофаги-собиратели, представленные мелкими личинками хируномид и полхетой *Hypania invalida* (рисунок). На станциях без дрейссены основу численности макрозообентоса также составляли детритофаги-глутатели и хищники – активные хвататели, представленные теми же видами, однако, по сравнению с биоценозом дрейссены больше была роль фитодетритофагов-фильтраторов+собираателей (личинки мотыля) и фитодетритофагов-фильтраторов, в состав которых входили несколько видов моллюсков-сферид. По биомассе на станциях без дрейссены доминировали фитодетритофаги-фильтраторы+собиратели, представленные в основном крупными личинками мотыля, доля которых составляла 96%, благодаря чему, роль других групп была незначительна (рисунок).

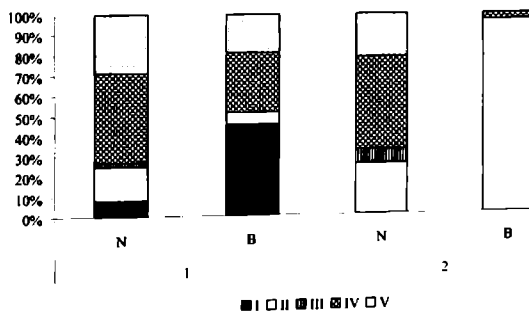


Рисунок. Трофическая структура макрозообентоса губоководной зоны Горьковского водохранилища в 2005 г. 1 – биоценоз дрейссены, 2 – станции без дрейссены; I – детритофаги-собиратели, II – фитодетритофаги-фильтраторы+собиратели, III – фитодетритофаги-фильтраторы, IV – детритофаги-глутатели, V – хищники – активные хвататели.

Анализируя полученные материалы, можно выделить основные направления влияния дрейссены на сообщество макрозообентоса, которые проявляются в изменении таксономической и трофической структуры ценозов. Являясь активным фильтратором, *Dreissena polymorpha* вытесняет других фильтраторов, в частности моллюсков сферид и личинок мотыля, потребляя существенную часть их пищи. Подобное явление наблюдалось в Учинском водохранилище, где *D. polymorpha* заполнила нишу занятую ранее личинками *Glyptotendipes paripes*, вытеснив это вид из водоема (Соколова и др., 1980). В оз. Лукомском после массового развития дрейссены доля аборигенных фильтраторов уменьшилась в 8 раз (Каратаев, Бурлакова, 1992). В Горьковском водохранилище уменьшение численности обилия макрозообентоса в биоценозе дрейссены, по сравнению с типичным пелофитным биоценозом, связано с вытеснением личинок мотыля. Все остальное население биоценоза дрейссены также тесно связано с жизнедеятельностью этого моллюска. Здесь преобладают хищники-собиратели и полихета *Hypania imvalida*, основной пищей которым служит агглютинированная дрейссеной взвесь (наиболее питательный для них корм) и детрит.

Из олигохет в биоценозе дрейссены многочисленны тубифициды (преимущественно *Limnodrilus hoffmeisteri*), типичные грунтоеды, усваивающие органическое вещество грунта и бактерий (Поддубная, 1961). Хищники – активные хвататели, представленные малоподвижными пиявками *Helobdella stagnalis* и личинками хищников из родов *Procladius* и *Cryptochironomus*, питающиеся молодью хищников, полихет и олигохет (Лукин, 1976; Монаков, 1998), по-видимому, находят в биоценозе дрейссены достаточно пищи и увеличивают там свою численность. Под влиянием жизнедеятельности дрейссены экологические и трофические условия для некоторых видов донных беспозвоночных становятся менее благоприятными, а для других более благоприятными. В результате этого происходит изменение трофической структуры макрозообентоса, а именно: уменьшение роли других беспозвоночных – фильтраторов; преобладание детритофагов-собираателей и детритофагов-глотателей; увеличение роли хищников – активных хватателей. Кроме того, влияние дрейссены на других донных макробеспозвоночных проявляется в улучшении качества воды и грунтов, что подтверждается индексами видового разнообразия Шеннона-Уивера и сапробиности по Пантиле-Буксу.

Список литературы

- Дрейссена *Dreissena polymorpha* (Pall.) (*Bivalvia*, *Dreissenidae*) Систематика, экология, практическое значение. М.: Наука, 1994. 240 с.
- Ижекова Э.И. Питание и пищевые связи личинок массовых видов хищников Учинского водохранилища: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. М., 1975. 23 с.
- Каратаев А.Ю., Бурлакова Н.Е. Изменение трофической структуры макрозообентоса эвтрофного озера после вселения в него дрейссены. Биол. внутр. вод. Информ. биол. ИБВВ АН СССР. 1992. № 93. С. 67–71.
- Лукин Е.И. Пиявки пресных и солоноватых водоемов. Фауна СССР. Пиявки. Т.1. Л.: Наука, 1976. Т. 109. 484 с.
- Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М.: Наука, 1975. 240 с.
- Монаков А.В. Питание пресноводных беспозвоночных. М.: ИПЭЭ РАН, 1998. 322 с.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д. Процесс формирования донной фауны в Горьковском и Куйбышевском водохранилищах. Тр. ИБВ АН СССР. 1961. № 4(7). С. 49–177.
- Перови С.Н., Щербина Г.Х. Многолетние изменения видового состава макрозообентоса Горьковского водохранилища // Биология внутренних вод. 2002. № 3. С. 55–64.
- Поддубная Т.Л. Материалы по питанию массовых видов тубифицид Рыбинского водохранилища. Тр. Ин-та биол. водохр. АН СССР. 1961, т.4(7). С. 219–232.
- Протасов А.А. Некоторые материалы к изучению совместной инвазии *Dreissena polymorpha* Pall. и *D. bugensis* Andr. Чужеродные виды в Голарктике (Борок–2). Тез. докл. Второго Междунар. Смпл. по изучению инвазивных видов. Борок, 2005. С. 115–116.
- Соколова Н.Ю., Ижекова Э.И., Львова А.А., Сахарова М.И. Состав, распределение и сезонная динамика численности и биомассы бентоса // Бентос Учинского водохранилища. М.: Наука, 1980. С. 7–23.
- Харченко Т.А., Протасов А.А. О консорциях в водных экосистемах. Гидробиол. журн. 1981. Т. 17. №14. С. 15–20.
- Шитиков В.К., Розенберг Г.С., Зинченко Т.Д. Количественная гидробиология: методы, критерии, решения. Кн.1. Ин-т экологии Волжск. бассейна. М.: Наука, 2005. С. 221–248.
- Щербина Г.Х. Годовая динамика макрозообентоса открытого мелководья Волжского плеса Рыбинского водохранилища. Зооценозы водоемов бассейна Верхней Волги в условиях антропогенного воздействия. СПб: Гидрометеиздат, 1993. С. 108–144.

- Щербина Г.Х. Влияние моллюска *Dreissena polymorpha* (Pall.) на структуру макрозообентоса экспериментальных мезоэкосистем // Биология внутренних вод. 2001. №1. С. 63–70.
- Щербина Г.Х. Роль видов-вселенцев в структуре макрозообентоса верхневолжских водохранилищ. Сборник "Инвазии чужеродных видов в Голарктике" Изд-во: Рыбинский Печатный Дом, Борок. 2003. С. 213–223.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ ДРЕЙССЕНЫ (*DREISSENA POLYMORPHA* PALLAS) В БАСЕЙНЕ КАМЫ

Полдеев И.В.

Пермское отделение ФГНУ «ГосНИОРХ» 614002, г. Пермь, ул. Чернышевского, 3
poldeev-ivan@mail.ru

Экосистемы водотоков и водоемов Камского бассейна можно считать реципиентными по отношению к дрейссене полиморфной, исторический ареал которой охватывает эстуарии и нижние течения рек понто-каспийского региона. Увеличение роли каспийского вселенца *D. polymorpha* в донных сообществах среднекамских водохранилищ свидетельствует о её успешной натурализации (Алексеев-Истомин, 2005; Истомин, 2007). В условиях экспансии, интересно уточнить границы современного ареала *D. polymorpha* в реке Кама и важнейших её притоках.

Распространение дрейссены вверх по Каме ограничивается Камским водохранилищем. Подробные исследования рек Кама и Вишера выше их впадения, а также их притоков, и Камского водохранилища в районе г. Соликамска (зона выклинивания подпора), показали отсутствие моллюска. Этот участок Камы можно охарактеризовать как метапотамаль, его особенность – низкая минерализация воды (до 0.2 г/л) и кислая реакция поверхностных вод, что, вероятно, является лимитирующим для дрейссены фактором при наличии антропогенных векторов переноса (активное судоходство и лесосплав) и потенциальных водоемов-реципиентов. В нижележащем участке водохранилища *D. polymorpha* имеет высокую частоту встречаемости и создает значительные плотности поселений в русловой части и на свале глубин. (Истомин, 2007).

Следующий крупный приток Камы вниз по течению – р. Чусовая, сейчас впадающая в Чусовской плёс Камского водохранилища. В Чусовском плёсе и особенно его южной части – Сыльвенском заливе, дрейссена получает максимальное развитие относительно других участков водоема (Истомин, 2007). Следует отметить, что в Нижней Сыльве формируются донные сообщества, в которых видо-индикаторами также являются каспийские вселенцы – *Corophium curvispinum* Sars и *Dikerogammarus haemobaphes* (Eichwald). Подробных исследований мест перехода рек Чусовая и Сыльва в водохранилище не проводилось. Границей проникновения дрейссены полиморфной можно считать зоны выклинивания подпора, поскольку в Чусовском и Сыльвенском заливах, несмотря на значительные колебания уровня воды, моллюск доминирует в донных сообществах (Истомин, 2007). Нижние течения Чусовой и Сыльвы, классифицируемые как эпипотамаль, свободны от дрейссены.

В отличие от Верхней Камы, Чусовой и Сыльвы, в р. Белой дрейссена широко распространена. Вверх по течению реки от гипопотамали к эпипотамали, её роль в донных сообществах реки снижается. Так, например, в 100 км выше устья Белой в Нижнекамское водохранилище численность и биомасса *D. polymorpha* составляет в среднем 165 экз./м² и 91.86 г/м². В 400 км выше устья количественные показатели составили в среднем 25 экз./м² и 38.89 г/м² при меньшей частоте встречаемости. В целом для потамали р. Белой, дрейссена по величине индекса доминирования, уступает только двусторчатым моллюскам сем. Unionidae *Tumidiana tumida* (Philippson in Retzius), в пойменных озерах этого участка водотока дрейссена полиморфная не отмечена.

В ритрالي р. Белой, выше устья р. Уфы, дрейссена не встречается ни в русле, ни в пойменных озерах. Исключение составляет озеро Белое, расположенное на рукаве – р. Прорва. *D. polymorpha* доминирует в составе донных сообществ озера, её биомасса равняется в среднем 136.35 г/м² при плотности поселений 87 экз./м².

В наиболее крупном притоке Белой – р. Уфе дрейссена пока зарегистрирована только в Павловском водохранилище, где моллюск входит в доминантные комплексы (см.: Истомин, 2008 – ст. наст. сб.). Выше по течению р. Уфа классифицируется как типичная ритраль, участок ниже водохранилища – как переходный от метаритрали к эпипотамали.

В русле р. Вятки *D. polymorpha* не зарегистрирована, но отмечена единично в старице небольшого выше устья р. Буй (290 км выше устья). Отсутствие дрейссены в водохранилищах и пойменных озерах реки не позволяет говорить о её натурализации в бассейне Вятки. Бентофауна Нижней Вятки совмещает черты ритрона и потамона.

Таким образом, распространение *D. polymorpha* вверх по Каме, Чусовой и Сылве ограничивается Камским водохранилищем. Моллюск не поднимается выше зон выклинивания подпора. На Каме это район г. Соликамска, – N 59°37'04" E 56°41'31"; в Чусовой – г. Верхнечусовские городки N 58°10'18" E 57°07'43", в Сылве – д. Калашниково N 57°41'45" E 56°51'40". Южная граница распространения дрейссены по р. Белой – до устья р. Уфы, в пойменных водоемах – озеро Белое – N 55°00'07" E 56°17'12". В р. Уфе – только в Павловском водохранилище от зоны выклинивания подпора N 55°50'48" E 56°57'21" до плотины N 55°24'15" E 56°33'26". В р. Вятка единственная находка дрейссены выше устья р. Буй – N 57°22'33" E 49°57'18".

Лимитирующими факторами для распространения *D. polymorpha* выступают, прежде всего, минерализация воды (водотоки бассейна Верхней Камы) и скорости течения (водотоки бассейна Средней и Нижней Камы). Моллюск успешно натурализуется в потамах рек, пойменных водоемах и водохранилищах, но не приживается в реках на участках типа ритрали. Нахождение дрейссены в нижнем течении Уфы и Вятки весьма вероятно. *Dreissena bugensis* (Andrusov) в районе исследования не обнаружена.

Список литературы

- Алексеевнина М.С., Истомина А.М. Современное распространение каспийских вселенцев в камских водохранилищах // Чужеродные виды в Голарктике (Борок-2). Тез. докл. II Междунар. симпозиума по изучению инвазивных видов. Рыбинск-Борок: ИБВВ РАН, 2005. С. 66–7.
- Истомина А.М. Структура и функционирование донных биоценозов Камского водохранилища. Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. СПб., 2007. 23 с.

ДИНАМИКА РАЗМЕРНО-ВЕСОВОЙ СТРУКТУРЫ ДРЕЙССЕНИД ВОЛЖСКОГО ПЛЕСА РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

Пряничникова Е.Г.

Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанова РАН
Россия, 152742 Ярославская обл., п. Борок Некоузского р-на
pryanik@ibw.yaroslavl.ru

Расселение *Dreissena bugensis* (Andrusov) носит более стремительный характер, чем у *D. polymorpha* (Pallas). Исследования различных сторон биологии и экологии по сравнению с *D. polymorpha* до начала 90-х гг. были единичны и преимущественно для водоемов юга России и Украины. Возможно, это связано с тем, что *D. bugensis* только сравнительно недавно (Антонов, Козловский, 2003), по сравнению с *D. polymorpha*, вышла за границы своего естественного ареала обитания – р. Южный Буг (у г. Николаева), где ее впервые обнаружил Н. И. Андрусов (Андрусов, 1897), Бугский лиман (Марковский, 1954), и низовье р. Ингулец (Журавель, 1951). С началом активной экспансии этого вида дрейссенид на север и в американские Великие Озера количество исследований увеличилось (Антонов, 1993; Stewart, 1999; Berkman, Garton, et al, 2000; Силаева, Протасов, 2004; Orlova, Theriault, Antonov, Shcherbina, 2005; Shcherbina, Buckler, 2006). Большая часть этих работ в первую очередь посвящены расширению ареала, пути инвазии и векторам распространения *D. bugensis* (DB). В Рыбинском водохранилище *D. bugensis* была обнаружена в Волжском плесе Г. И. Биочино осенью 1997 г. (Orlova et al., 2000). Несмотря на то, что *D. bugensis* вселилась в бассейн Верхней Волги намного позднее, чем *D. polymorpha* (DP), бугская дрейссена составляет основу дрейссенид в Угличском водохранилище и Волжском плесе Рыбинского водохранилища (Орлова, Шербина, 2001, 2002). В настоящее время центральная часть Главного плеса Рыбинского водохранилища является северной границей ареала *D. bugensis*. Основной целью нашей работы было исследование структуры совместных поселений дрейссенид в 2005–2007 гг. в верхней части Волжского плеса Рыбинского водохранилища.

Периодичность отбора проб дрейссенид дночерпателем ДАК-100 в Волжском плесе Рыбинского водохранилища на станциях 1 (N 58°04'09"; E 38°17'17"), ст. 2 (N 58°03'12"; E 38°18'16") и 3 (N 58°02'41", E 38°17'43") составляла 2 недели с конца мая и до середины октября в 2005–2006 гг. Исключение составила ст. 3, на которой отбор проб начали проводить с середины августа 2005 г. Глубина в местах отбора проб составляла на ст. 1 – 4,5–6,5 метров, на ст. 2 – 5–6,0 м, на ст. 3 – 5–6,5 м (в зависимости от колебания уровня воды в водохранилище). На станциях пробы отбирали в трех точках, по два подъема дночерпателя на каждой. Дрейссенид выбирали из проб, определяли вид, измеряли длину и взвешивали. При затруднении определения вида моллюска, мы относили их в условную

группу гибридов. Доля этой группы была не более 1% от общей численности и не более 2.5% от общей биомассы дрейссенид.

Динамика численности и биомассы

В 2005 г. полиморфная дрейссена преобладала на ст. 1 как по численности, так и по биомассе в течение всего сезона. Но в последующие два года соотношение этих видов дрейссенид по численности стало выравниваться (табл. 1). Это произошло благодаря всплеску численности *D. bugensis* вследствие ее массового размножения в 2006 г. По биомассе соотношение выровнялось только в 2007 г., в результате роста молодых моллюсков, появившихся в 2006 г. Увеличение численности бугской дрейссены в 2007 г., возможно так же, связано с миграцией молоди с прибрежной зоны во время осенне-зимней сработки уровня воды в 2006 г. В течение 2005–2007 гг. бугская дрейссена увеличила свою численность на данной станции более чем в 8 раз, а биомассу – в 3 раза (табл. 2).

На ст. 2 отличия между сезонами по численности и биомассе обоих видов дрейссенид не являются достоверными. Несмотря на практически то же самое количество велигеров, что и на двух других станциях (табл. 3) – молоди дрейссенид здесь практически не было. Максимальная биомасса бугской дрейссены здесь была отмечена в 2006 г. и составляла почти 10 кг/м² (табл. 2).

В связи с тем, что наблюдения на ст. 3 начались только со середины августа 2005 г., мы посчитали, что будет корректнее сравнить последние 2 сезона. Так как в 2006 г. в Волжском плесе Рыбинского водохранилища было массовое размножение бугской дрейссены, то в 2007 г. последовало достоверное увеличение ее численности и биомассы на этой станции. В целом соотношение двух видов дрейссенид на ст. 3 сходно с таковым на ст. 1. Следует так же отметить, что размножение бугской дрейссены на ст. 3 было менее интенсивным, о чем свидетельствует количество осевшей молоди. Возможно, это связано с тем, что в 2005 г. было недостаточное количество взрослых особей бугской дрейссены, а устьевое расположение станции и наличие течения не дало возможности попасть велигерам из открытой части плеса. Увеличение биомассы бугской дрейссены с 2006 по 2007 гг. на станциях 1 и 3, возможно, говорит о более высокой скорости роста бугской дрейссены в водохранилище. Это подтверждается результатами эксперимента, проведенного В.В. Павловой (устное сообщение).

Таблица 1. Соотношение дрейссенид на станциях Волжского плеса в 2005–2007 гг.

Станции	2005 г.		2006 г.		2007 г.	
	DP	DB	DP	DB	DP	DB
1	85	15	58	42	51	49
	72	28	72	28	43	57
2	16	84	6	94	4	96
	14	86	3	97	1	99
3	20	10	74	26	56	44
	86	14	71	29	33	67

Примечание. Над чертой – доля вида по численности, под чертой – то же самое по биомассе.

Таблица 2. Средняя численность и биомасса дрейссенид на различных станциях Волжского плеса Рыбинского водохранилища в 2005–2007 гг.

Вид	2005 г.		2006 г.		2007 г.	
	Ч, экз./м ²	Б, г/м ²	Ч, экз./м ²	Б, г/м ²	Ч, экз./м ²	Б, г/м ²
Станция 1						
<i>D. bugensis</i>	489±92	1172±218	2473±503	1319±4376	4226±555	3343±293
	167–966	205–2292	23–4717	145–4715	917–6167	1541–4723
<i>D. polymorpha</i>	2679±397	3023±400	3187±709	2773±299	4368±932	2530±228
	883–3867	1246–4722	152–7950	1729–5048	1383–11567	1787–4240
Станция 2						
<i>D. bugensis</i>	1831±290	4944±793	2039±376	6953±661	2023±165	5864±407
	467–3667	1155–8971	67–3350	3462–9447	1350–2850	4017–7993
<i>D. polymorpha</i>	105±36	428±267	77±34	171±68	115±62	80±19
	0–300	0–364	17–367	22–657	0–617	0–342
Станция 3						
<i>D. bugensis</i>	363±122	446±182	1773±428	1174±215	3578±329	4693±462
	15–443	108–885	20–3483	233–2682	1767–4783	2735–6443
<i>D. polymorpha</i>	2533±226	2755±131	4723±1200	2882±314	4372±161	2221±108
	175–2900	2483–3028	313–12800	1057–4515	3517–5167	1923–2948

Примечание. Над чертой – среднее значение показателя и ошибка средней, под чертой – минимальная и максимальная – величина показателя.

Таблица 3. Численность велигеров дрейссенид (экз./м³) на станциях Волжского плеса в 2005–2007 гг.

Станция	Дата отбора проб в 2005 г.				
	3 июля	18 июля	2 августа	17 августа	30 августа
1	–	–	3100	2800	133
2	–	–	1067	6600	–
3	–	–	–	–	–
Дата отбора проб в 2006 г.					
	4 июля	20 июля	3 августа	21 августа	1 сентября
1	5933	13665	30930	600	3333
2	6366	19499	1600	58528	5500
3	7100	4966	42662	42662	600
Дата отбора проб в 2007 г.					
	2 июля	17 июля	6 августа	22 августа	12 сентября
1	–	24067	538333	–	–
2	–	7933	521000	228333	–
3	–	3233	155333	64166	–

Динамика размерной структуры

Особенность размерной структуры популяции *D. polymorpha* на данных станциях в 2005–2007 гг. – почти полное отсутствие особей размером больше 30 мм. За три сезона мы обнаружили только несколько экземпляров размером 32–34 мм. В 2005 г. в течение всего сезона на станциях в популяции *D. polymorpha* преобладали моллюски размером 20.1–25 мм. В 2006 г. на станциях 1 и 3 с июля по октябрь преобладали особи размером до 10 мм, что свидетельствовало о массовом размножении полиморфной дрейссены. В 2005 и 2007 гг. моллюски до 10 мм так же присутствовали, но не были столь многочисленны.

В популяции *D. bugensis* в 2005 г. отсутствовали особи размером <15 мм, пик численности приходился в течение всего сезона на размерную группу 25–30.1 мм на всех трех станциях. Одной из важных особенностей размерной структуры бугской дрейссены на станциях 1 и 3 в 2006 г. – это раннее появление большого количества осевшей молоди моллюсков размером до 5 мм. Они появились уже в середине июня, в то время как соответствующая группа у полиморфной дрейссены стала преобладать только в начале сентября. Исходя из этого, можно предположить, что размножение бугской дрейссены начинается раньше, чем у полиморфной и может проходить в два этапа, так как в сентябре так же произошло незначительное увеличение доли молоди бугской дрейссены менее 5 мм. Возможно это связано с накоплением эффективных градусодней. Так как бугская дрейссена это более южный вид, пришедший к нам относительно недавно, возможно ей не хватает времени за один год накопить необходимую сумму, и гонады не развиваются до стадии нереста. Развитие гонад происходит только в теплый сезон, а зимой рост половых клеток практически останавливается (Львова, Макарова, 1990). Полиморфная дрейссена успевает к осени каждого года набрать требуемую сумму эффективных температур и поэтому наибольшее количество осевших моллюсков до 5 мм появляется в конце августа – начале сентября. Во всех популяциях полиморфной дрейссены сумма градусодней, необходимых для развития гонад от первой стадии до начала нереста близка к 2500 °C (Львова, Макарова, 1994).

Появление в начале сезона 2007 г. моллюсков размерных групп до 10 мм говорит о том, что поздней осенью, велигеры последних стадий своего развития (педивелигер и великонх) пережили зиму и продолжили свое развитие весной (Львова, Макарова, 1994). Так же крупные личинки, развитие которых замедлилось в связи с осенним понижением температуры воды «входят в зиму» (Куринченко, 1964). В 2007 г. на ст. 1, по сравнению с прошлыми сезонами, выросла доля размерной группы от 15 до 20 мм, что может свидетельствовать о достаточно высокой скорости роста молоди бугской дрейссены, по сравнению с полиморфной. Такой вывод можно сделать, так как на этой станции в 2005 г. доля бугской дрейссены была достаточно низкой (табл. 1) и доля моллюсков размером от 1 до 20 мм была незначительна.

Наиболее стабильной размерная структура бугтской дрейссены была ст. 2. На протяжении трех сезонов здесь преобладали моллюски размером от 25 до 35 мм. При этом встречались единичные особи размером 36–38 мм. Качественную оценку размерной структуры полиморфной дрейссены на данной станции провести не представляется возможным из-за ее небольшой численности. При этом в 2006 г. численность велигеров в толще воды в среднем была не меньше, чем на станциях 1 и 3 (табл. 3).

Список литературы

- Андрусов Н.И. Ископаемые и живущие *Dreissenidae* Евразии. СПб. 1897. С. 285–340.
- Антонов П.И. О проникновении двусторчатого моллюска *Dreissena bugensis* (Andr.) в Волжские водохранилища // Экологические проблемы бассейнов крупных рек. Тез. докл. Междунар. конф. Тольятти: ИЭВБ РАН, 1993. С. 52–53.
- Антонов П.И., Козловский С.В. О самопроизвольном расширении ареалов некоторых Понто-Каспийских видов по каскадам водохранилищ // Инвазии чужеродных видов в Голарктике. Материалы российско-американского симпозиума по инвазивным видам. Борок, Ярославской области, Россия, 27–31 августа 2001 г. Борок: 2003. С. 18–20.
- Журавель П.А. О *Dreissena bugensis* (Mollusca) из системы Днепра и недавнее ее появление в Днепровском водохранилище // Зоол. журн., 1951. Т. XXX. Вып. 2. С. 186–188.
- Кирпиченко М.Я. Фенология, динамика численности и роста дрейссены в Куйбышевском водохранилище // Тр. Ин-та биологии внутр. вод. АН СССР. 1964. Вып. 7(10). С. 19–30.
- Львова А.А., Макарова Г.Е. Особенности размножения дрейссены в разных частях ареала // Вид в ареале: Биология, экология и продуктивность водных беспозвоночных. Минск, 1990. С. 141–146.
- Львова А.А., Макарова Г.Е. Гаметогенез, репродуктивный цикл // Дрейссена: Систематика, экология, практическое значение. М.: Наука, 1991. С. 138–149.
- Львова А.А., Макарова Г.Е., Каратаев А.Ю., Кирпиченко М.Я. Планктонные личинки // Дрейссена: Систематика, экология, практическое значение. М.: Наука, 1991. С. 149–155.
- Марковский Ю.М. Фауна беспозвоночных низовьев рек УССР, условия ее существования и пути использования, Днепров - Бугский лиман. Киев: АН УССР, 1954, Ч. 2. С. 33–107.
- Орлова М.И., Щербина Г.Х. *Dreissena bugensis* (Andr.) (*Dreissenidae*, *Bivalvia*): расширение ареала в Европе, история и пути инвазии, дальнейшие перспективы распространения // Американско-Российский симпозиум по инвазионным видам. Борок, 27-31 августа 2001 года: Тез. докл. Ярославль: 2001. С. 152–154.
- Орлова М.И., Щербина Г.Х. О распространении *Dreissena bugensis* (Andr.) (*Dreissenidae*, *Bivalvia*) в Верхневолжских водохранилищах // Зоологический журнал, 2002. Т. 81. № 5. С. 515–520.
- Berkman P.A., Garton D.W., Haltuch M.A., Kennedy G.W., Febo L.R. Habitat shift in invading species: zebra and quagga mussel population characteristics on shallow soft substrates // Biological Invasions, 2000. № 2. P. 1–6.
- Orlova M.I., Starobogatov Ya.J., Biochino G.I. *Dreissena bugensis* Andr. range expansion in the Volga River and in the Northern Caspian Sea: further invasion perspectives for the Baltic Sea region // ASLO 2000 Meeting, Book of Abstracts, 2000. P. 21–29.
- Orlova M.I., Theriault T.W., Antonov P.I., Shcherbina G.Kh. Invasion ecology of quagga mussels (*Dreissena rostriformis bugensis*): a review of evolutionary and phylogenetic impacts // Aquatic Ecology, 2005. Vol. 39. № 4. P. 401–418.
- Shcherbina G.Kh., Buckler D.R. Distribution and ecology of *Dreissena polymorpha* (Pallas) and *Dreissena bugensis* (Andrusov) in the upper Volga basin // Journal of ASTM International, April 2006. Vol. 23 № 4. P. 426–436.
- Stewart T.W. Evidence and mechanisms for *Dreissena* effects on other benthic macroinvertebrates in western Lake Erie // A dissertation submitted to the Graduate College of Bowling Green State University in partial fulfillment of the requirements for the degree of Doctor of Philosophy. 1999. 13 p.

УДК [(594.125:591.):574.5(28)] (556.53)

СТРУКТУРНЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ ПОСЕЛЕНИЙ ДРЕЙССЕНЫ КИЕВСКОГО УЧАСТКА РЕКИ ДНЕПР

Санжак Ю.О., Ляшенко А.В.

Институт гидробиологии НАН Украины, г. Киев 04210, Героев Сталинграда проспект, 12
sanjak@ukr.net, artem1@voliacable.com

Проведено изучение размерно-возрастной структуры и показателей обилия поселений *Dreissena polymorpha* и *Dreissena bugensis* киевского участка р. Днепр: в черте города (в зоне влияния мегаполиса) и за его пределами выше и ниже по течению. На всех станциях зарегистрированы смешанные поселения (*Dreissena polymorpha* + *Dreissena bugensis*), в которых дрейссена бугская доминирует как по численности, так и по биомассе. Для поселений *Dreissena polymorpha* наименьшие численности и биомассы были отмечены в центре города. На участках русла, которые расположены ниже г. Киева, наблюдается увеличение доли мелких особей, в центре города преобладают средние размерно-возрастные группы. В целом анализ типов поселений моллюсков свидетельствует о стабильности существования популяций моллюсков на всех исследованных участках.

На территории Украины в пресных водах широко распространены два вида дрейссены: речная (*Dreissena polymorpha* Pallas, 1771) и бугская (*Dreissena bugensis* Andrusov, 1847) (Харченко, 1995). Во второй половине XX столетия произошло зарегулирование крупных рек европейского континента: Дуная, Днепра, Днестра, Волги – были построены каналы, водохранилища, оросительные системы, высокими темпами развивалось судоходство. Гидротехническое строительство привело к существенным изменениям гидрологических, гидроморфологических и гидрохимических показателей. Эти факторы повлияли на расширение ареала дрейссены и увеличение показателей ее обилия (Харченко, 1995; Старобогатов, Андреева, 1994). *Dreissena polymorpha* начала расселение по Европе еще в начале XIX века, а к концу XX столетия пересекла Атлантический океан и проникла в озера североамериканские озера Эри и Сент-Клер (Hebert, Muncaster, 1989; Харченко, 1995). Расширение ареала вида *Dreissena bugensis* началось в середине XX века, до этого моллюски были зарегистрированы только в Днепровско-Бугском лимане. В 1940 году ее нашли в Днепровском лимане, а уже в 1941 году в Днепровском водохранилище (Старобогатов, Андреева, 1994; Харченко, 1995). Повышенный интерес исследователей к дрейссене обусловлен тем, что она является активным фильтратором, оказывающим значительное влияние на качество воды, видом эдификатором консорциев, ценным кормовым объектом для рыб-бентофагов и в тоже время может вызывать значительные помехи, посягаясь на системах водоснабжения (Афанасьев, Протасов, 1987; Дрейссена...).

Учитывая важную роль дрейссены в водных экосистемах и отсутствие литературных данных о состоянии поселений дрейссены в р. Днепр в окрестностях г. Киева, большинство работ посвящено пойменным водоемам (Кирпиченко, 1942; Оліварі, 1949), водохранилищам (Зимбальевская и др., 1989; Плигин, 2005; Мартынова, Китицина, 1981); каналам (Ляшенко, Харченко, 1985; Ляшенко, Харченко, 1988) нами проведена работа, целью которой было изучение состояния поселений дрейссены в черте города (в зоне влияния мегаполиса) и за его пределами: выше и ниже по течению.

Материалы и методы

Исследования проводились на протяжении вегетационного периода в 2006 г. на семи станциях выше г. Киева – «г. Вышгород» (выше дамбы Киевского водохранилища); в черте города – «Московский мост», «Пешеходный Мост», «мост метро Днепр», «мост им. Патона»; ниже города «остров Жуков», «уручище Конча-Заспа» (причал Козинка). Пробы дрейссены отбирали с различных субстратов (железобетонных конструкций мостов, берегоукрепляющих сооружений, каменных насыпей) в трех повторностях, по стандартным гидробиологическим методикам (Березина, 1989). Для изучения размерно-возрастной структуры моллюсков разбивали на размерные группы: 2–11 мм, 12–13 мм, 14–15 мм, 16–17 мм, 18–19 мм, 20–21 мм, 22–23 мм, 24–25 мм (Львова-Качанова, 1972; Протасов, Афанасьев, 1990). Численность выражали в экз/м², биомассу в г/м². Типы поселений дрейссены определяли согласно (Протасов, Афанасьев, 1990), где I тип – поселение с преобладанием особей небольших размеров, что характерно для молодых сообществ, II тип – с преобладанием средних по размеру особей, это поселения, характеризующиеся стабильным состоянием. Третий тип – характеризуется доминированием крупных особей, что указывает на регрессивное состояние. В четвертом варианте представлено несколько субдоминантных размерных классов.

Результаты исследований

Количественные характеристики поселений дрейссены киевского участка реки представлены в табл. 1. На всех исследованных станциях нами отмечены смешанные поселения дрейссены (*Dreissena polymorpha* + *Dreissena bugensis*). На станции «г. Вышгород» показатели численности *Dreissena bugensis* незначительно выше, чем для *Dreissena polymorpha*, а показатели биомассы выше для поселений *Dreissena polymorpha* (рис. 1). На остальных станциях дрейссена бугская доминировала как по численности, так и по биомассе.

Максимальные значения численности и биомассы для поселений *Dreissena bugensis* зарегистрированы на станциях «Пешеходный мост» и «мост им. Патона», а минимальные на станции «мост метро Днепр» (рис. 2).

Для поселений *Dreissena polymorpha* наименьшие значения численности и биомассы были отмечены на станциях «Пешеходный мост» и «мост метро Днепр» – в центре города (рис. 3), максимальные значения этих показателей зарегистрированы на станции «г. Вышгород».

Размерно-возрастная структура поселений дрейссены представлена на рисунках 4 и 5. Размерно-возрастная структура поселений *Dreissena polymorpha* характеризуется отсутствием практически на всех станциях, кроме станций «г. Вышгород» и «мост метро Днепр», старшей группы 24–25 мм. В поселениях «Вышгород» доминируют 2 размерных класса: особи небольших размеров (2–11 та 12–13 мм), доля, которых составляет 46,2% и особи средних размеров (14–15 мм, 16–17 мм, 18–19 мм): 45%. Вместе с тем самая старшая группа 24–25 мм представлена незначительно – 1,8%. Таким образом, в соответствии с классификацией А.А. Протасова и С.А. Афанасьева (1990) поселение относится к IV типу, когда представлено несколько субдоминантных размерных классов.

Таблица 1. Показатели обилия исследованных поселений дрейссены

Станции отбора проб	<i>Dreissena polymorpha</i>		<i>Dreissena bugensis</i>	
	Численность, экз/м ²	Биомасса, г/м ²	Численность, экз/м ²	Биомасса, г/м ²
г. Вышгород	5565 1200-8000	4446,3 750,4-7000,6	6332 900-8600	4052,2 360-7250,5
Московский мост	3483 200-7200	1293,4 60,2-5000	6831 400-11000	4042,5 200-6800,5
Пешеходный мост	1899 600-5400	1234,7 500,7-4500,2	12149 1000-18500	5825,32 1200,65-10000
Мост метро Днепр	1900 300-7600	647,2 100-1800,2	3426 500-7200	3544,6 650-5600
Мост им. Патона	4143 1100-8300	2364 250-5200	12932 2000-21000	16154,55 2600,1-25300,5
Остров Жуков	3733 2100-6000	1447,43 300,5-4300,6	9201 700-16300	4451 800,1-7900
Урочище Конча-Заспа	2916 500-5600	1227,8 600-4600	7433 200-18100	4662,2 2100,2-7650

Примечание: над чертой средние годовые значения, под чертой пределы колебаний

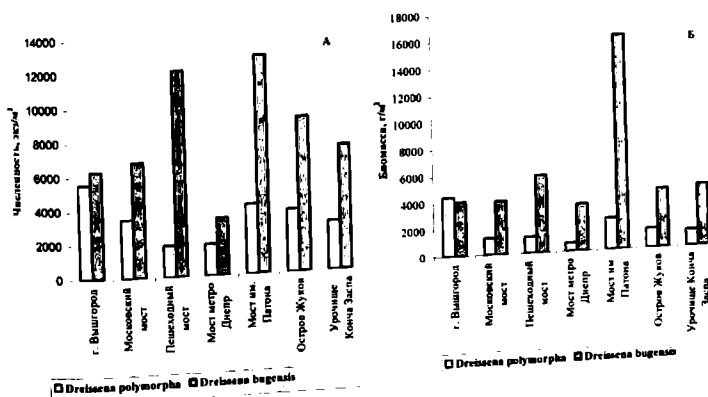


Рис. 1. Показатели обилия (А – численность экз/м², Б – биомасса г/м²) поселений дрейссены киевского участка Днепра.

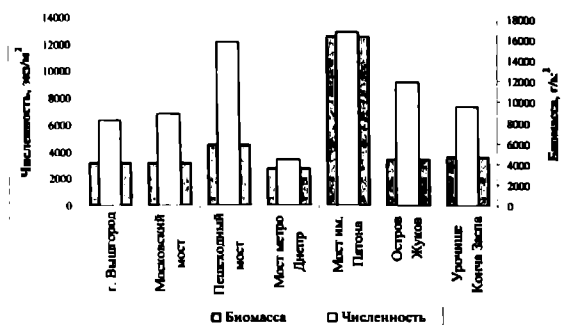


Рис. 2. Численность и биомасса поселений *Dreissena bugensis*.

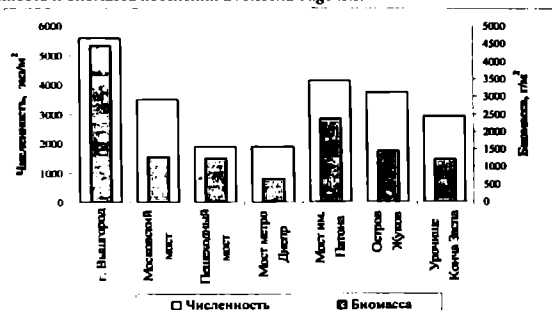


Рис. 3. Численность и биомасса поселений *Dreissena polymorpha*.

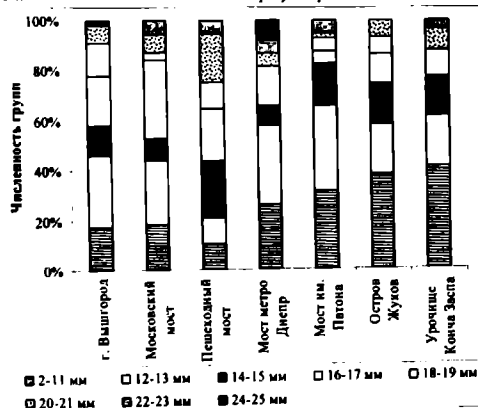


Рис. 4. Размерно-возрастная структура поселений *Dreissena polymorpha*.

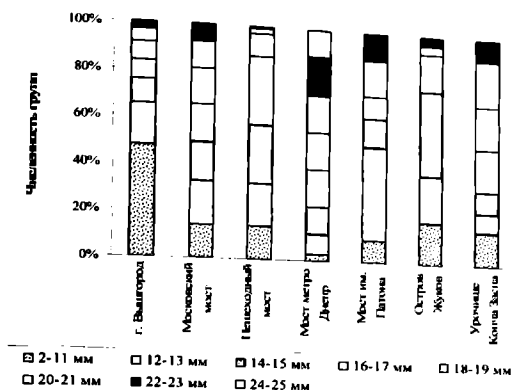


Рис. 5. Размерно-возрастная структура поселений *Dreissena bugensis*.

На станции «Московский мост» доминируют 2 размерных класса: особи небольших размеров (2-11 и 12-13 мм), доля которых составляет 44% и особи средних размеров (14-15 мм, 16-17 мм, 18-19 мм) – 43.1%. Это поселение также соответствует IV типу. Такое же распределение размерно-возрастных групп отмечено нами для станции «Пешеходный мост». На станции «мост метро Днепр» значительно представлена группа особей (24-25 мм) – 7.9%. Доминировали мелкие особи (2-11 и 12-13 мм) – 58%, что соответствует поселению I типа. Станция «мост им. Патона» также характеризовалась доминированием мелких особей (66%). Такое же распределение размерно-возрастных классов отмечено на станциях «остров Жуков» и «урочище Конча-Заспа». Таким образом, поселения с доминированием мелких по размеру особей, которые интенсивно наращивают биомассу, расположены на участке реки в центре и ниже города по течению, более «зрелые», в которых представлено несколько субдоминантных групп, выше г. Киева, в окрестностях (г. Вышгород).

Размерно-возрастная структура поселений *Dreissena bugensis* также характеризовалась отсутствием практически на всех станциях, кроме станции «мост метро Днепр» и «остров Жуков» самой старшей группы 24-25 мм. Доли этих групп составляли 11.7 и 0.8% соответственно.

В поселении, на станции «г. Вышгород» доминировали мелкие особи (2-11 и 12-13 мм): I тип поселений. Доля небольших по размеру особей, составляла 65.3%. На станции «Московский мост» доминировало 3 класса: мелкие особи (32.6%) и особи среднего размера (48.3%). Доля более крупных особей (20-21 и 22-23 мм) составляла 19%. Что соответствует IV типу поселений дрейссены.

На станции «Пешеходный мост» доминировали средние по размеру особи (65%), что соответствует II типу. На станции «мост метро Днепр» были представлены все размерно-возрастные группы. Доминирующими были средние (14-15 мм, 16-17 мм, 18-19 мм) и более крупные (20-21 мм, 22-23 мм 24-25 мм) по размеру особи (IV тип), которые были представлены одинаково – 44%.

Станция «мост им. Патона» характеризовалась доминированием мелких особей (50.5%) – I тип сообщества. На станции «остров Жуков» были представлены все размерно-возрастные группы, с доминированием мелких и средних особей: 39 и 58%. Это поселение соответствует IV типу. На станции «урочище Конча-Заспа» доминировала группа средних по размеру особей, доля которых составляла 47% – II тип.

В отличие от дрейссены речной, поселения бугской дрейссены, представленные мелкими по размеру особями расположены выше г. Киева, окрестности г. Вышгорода и его центре, более крупные особи доминировали ниже города по течению («остров Жуков» и «урочище Конча-Заспа»).

Выводы

Проведенные исследования установили существование на всех станциях наблюдений смешанных поселений дрейссен (*Dreissena polymorpha* + *Dreissena bugensis*), в которых дрейссена бугская доминирует как по численности, так и по биомассе. Для поселений *Dreissena polymorpha* наименьшие численности и биомассы были отмечены в центре города. На участках русла, которые расположены ниже г. Киева, наблюдается увеличение доли мелких особей, в центре города преобладают средние

размерно-возрастные группы. В целом анализ типов поселений моллюсков свидетельствует о стабильности существования популяций моллюсков на всех исследованных участках.

Список литературы

- Афанасьев С. А., Протасов А. А. Особенности популяции дрейссены в перифитоне водоема оклада АЭС // Гидробиол. журн. 1987. Т. 23, №6. С. 44 – 51.
 Березина Н. А. Практикум по гидробиологии. М.: Агропромиздат, 1989. 201 с.
 Зимбацкая Л. Н., Сухойван М. И., Гураич В. В. и др. Беспозвоночные и рыбы Днепра и его водохранилищ. К.: Наукова Думка, 1989. 240 с.
 Дрейссена *Dreissena polymorpha* (Pall.) (*Bivalvia*, *Dreissenidae*). Систематика, экология, практическое значение. М.: Наука, 1994. 241 с.
 Кирпиченко М. Я. Донне тваринне населення затоплених водоемів р. Дніпра Циганське і Підбріне (в зв'язку з виявленням їх типу та продуктивності) // Труды гідробіологічної станції. 1940. №19. С. 3–83.
 Львова Качанова А. А. Рост и продолжительность жизни *Dreissena polymorpha polymorpha* (Pall.) // Комплексные исследования Каспийского моря. – М.: Из-во Моск. гос. ун-ва, 1972. С. 74–82.
 Лищенко А. В., Харченко Т. А. Структурно – функциональная характеристика поселений дрейссены в связи с их участием в формировании качества воды в каналах // Гидробиол. журн. 1988. Т. 24, №2. С. 44–50.
 Мартынова Е. Г., Кутыцина Л. А. Моллюски киевского участка Каневского водохранилища и их энергетический баланс // Гидробиол. журн. 1981. Т. 17, №3. С. 31–36.
 Олівари Г. А. До характеристики донної фауни додаткової системи Середнього Дніпра // Труды інституту гідробіології. 1949. №24. С. 3–12.
 Пилип Ю. В. Формирование и современное состояние макрозообентоса Каневского водохранилища // Гидробиол. журн. 2005. Т. 41, №5. С. 24–45.
 Протасов А. А., Афанасьев С. А. Основные типы сообществ дрейссены в перифитоне // Гидробиол. журн. 1990. Т. 26, №4. С. 15–22.
 Старобогатов Я. И., Андреева С. И. Ареал и его история // Дрейссена полиморфа (*Dreissena polymorpha* Pall.): систематика, экология, практическое значение. М.: Наука, 1994. С. 18–47.
 Харченко Т. А., Лищенко А. В. Деструкция аллохтонного органического вещества в присутствии дрейссены // Гидробиол. журн. 1985. Т. 21, №4. С. 90–94.
 Харченко Т. А. Дрейссена: ареал, экология, биопомехи // Гидробиол. журн. 1995. Т. 31, №3. С. 3–21.
 Hebert P. D., Muncaster B. W., Mackie G. L. Ecological and studies on *Dreissena polymorpha* (Pallas) A new mollusc in the Great Lakes // Canad. J. Fish. Aquat. Sci. 1989. Vol. 46. P. 1587–1591.

STRUCTURAL CHARACTERISTIC OF FRESHWATER DREISSENIDS SETTLEMENTS WITHIN KYIV PART OF THE DNIPRO RIVER

Sanzhak Yu. O., Lyashenko A. V.

According materials of 2006 year the investigation of structural characteristic of freshwater dreissenids were carried out as within the city part as outside: upstream and downstream. On the all monitoring stations mixed settlements (*Dreissena polymorpha* – *Dreissena bugensis*) were registered, where quagga mussel was prevailed according abundance and biomass parameters. For zebra mussel settlements minimal indices of abundance and biomass were fixed in the central part of the city stretch. The increase of the part of small individuals were registered downstream, in the city stretch were prevail average size groups. As a whole the analysis of the types of molluscs' settlements testified to the stability of existence of populations on investigated sites.

ЛИЧИНКИ *DREISSENA POLYMORPHA* (PALLAS) В ПЛАНКТОНЕ КУРШСКОГО ЗАЛИВА БАЛТИЙСКОГО МОРЯ

Семенова А. С.

Атлантический научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии (АтлантНИРО)
 236022, г. Калининград, ул. Дм. Донского, д. 5. a.s.semenova@rambler.ru

Введение

Куршский залив является крупнейшей лагуной Балтийского моря, его площадь составляет 1584 км², объем воды – 6,2 км³, средняя глубина – 3,8 м (Куршский залив, 2002). Залив представляет собой мелководный, практически пресноводный водоем, сток в него речных вод в 3,5 раза превышает объем самого залива, а приток морских вод не столь значителен и прослеживается только в его северной части. В современный период по гидрохимическим и биологическим показателям Куршский залив относится к эвтрофным водоемам с переходом в гиперэвтрофную стадию в момент массового развития фитопланктона (Александров, Дмитриева, 2006). Среднегодовой растворенный сток в залив со-

В связи с длительной эвтрофикацией залива, которая в том числе...

В связи с длительной эвтрофикацией происходит обильному развитию фитопланктона и зоопланктона. Водоем значительно сократился площадью, занимаемая моллюсками, *Dreissena polymorpha* (Pallas) является основным фильтратором в Куршском заливе. В шестидесятые года прошлого века доминировала самый крупный биотозоиц залива, занимающий 50% его площади (Аристов, 1965). А не отмечена в открытой части залива (Рудинская, 2004). По сравнению с шестидесятыми годами прошлого века доля биомассы моллюсков от общей биомассы бентоса уменьшилась в 10 раз.

Личинки моллюсков Куршского залива изучались только в 60-е годы прошлого века учеными Ленинской АН вместе с другими представителями зоопланктона, были затронуты вопросы сезонной динамики и количественного развития личинок *Dreissena*. По данным Т. Киселете личинки моллюсков появлялись в планктоне в конце мая, своего максимума достигали в июле и постепенно убывали до осени, и в сентябре уже отсутствовали (Киселете, 1959). Численность личинок колебалась на разных станциях, достигая в период их максимального развития в июле 320 тыс. экз./м³, средняя же по август численность личинок моллюсков составляла 58-91 тыс. экз./м³. За весь последующий период данные по личинкам моллюсков отсутствуют.

Целью настоящей работы было изучение сезонной динамики, вертикального и пространственного распределения личинок моллюсков (*Dreissena polymorpha*) в современный период.

Материал и методика

Материалом для данного исследования послужили пробы зоопланктона, которые отбирались на протяжении вегетационного периода с 2000–2007 гг., как в открытой части Куршского залива, так и в прибрежной в районе НЗБ АтлантиНРО при помощи планктонометра с 3 горизонтов (поверхностного, среднего и придонного). Вода процеживалась через сачок из газа №70 (диа. 0,074 мм). Фиксация проб производилась 4%-м формалином с сахарозой (Hanev, Hall, 1973). При этом следует отметить, что с 2003 по 2006 гг. съемки были нерегулярны, в связи с этим при рассмотрении сезонной динамики основных характеристик зоопланктонного сообщества использовались наиболее полные данные за 2000–2002 гг. и 2007 г. Изучение планктонного сообщества прибрежной зоны Куршского залива проводилось в 2007 г. еженедельно с марта по сентябрь. Для определения живой и мертвой фракции пробы зоопланктона окрашивались двумя различными методами с использованием нейтрального красного и анилинового голубого красителей (Dubovskaya et al., 2003; Seepersad, Crippen, 1978; Crippen, Pettier, 1974). Окрашивание проб производилось только в 2007 г.

Камеральная обработка проб осуществлялась счетным методом Гензена. Биомасса зоопланктона рассчитывалась по размерной структуре и численности (Методические... 1984). Биомасса личинок моллюсков рассчитывалась по формуле объема шара. При расчете труда на обмен принималось, что скорость потребления кислорода личинками дрейссены составляет $0.00712 \cdot 10^{-4}$ мл O_2 /(ж.ч.) (Романов, 1985), использовался оксидаторный коэффициент равный 4.86 ккал/мг O_2 (Методические... 1984). При пересчете труда на обмен в весовые единицы принималось, что 1 мг ВОВ = 0.33 кал (Алимов, 1989). Всего за период исследования было собрано и обработано более 600 проб в открытой части водоема и 110 проб в прибрежной зоне.

Результаты и обсуждение

Личинки *Dreissena* появляются в планктоне открытой части водоема в конце мая – начале июня, в конце июня – июле они достигают максимального развития, затем их численность плавнo снижается к августу и в сентябре личинки встречаются в планктоне единично. В 2000, 2002 и 2007 гг. при численности личинок дрейссены отмечалась в июне, при этом численность их в этот период составляла 28–75 тыс. экз./м³, а в 2001 г. – в июле, при этом численность личинок моллюсков достигала 141 тыс. экз./м³ (рис. 1), что значительно ниже численности личинок *Dreissena* в период их максимального развития в 60-е годы прошлого века. Следует отметить, что в 2002 г., когда численность личинок была минимальна, наблюдались «гиперштеты» вод затлива синезелеными водорослями и максимальная степень его эвтрофирования (Александров, Дмитриева, 2006). Сезонная динамика биомассы повторяет сезонную динамику численности. Среднее с мая по сентябрь численность и биомасса личинок *D. polyzona* составляли 19,3 тыс. экз./м³ и 0,3 г/м³ соответственно. При этом средние значения численности личинок были в 3–5 раз меньше значений наблюдавшихся в 60-е годы прошлого века.

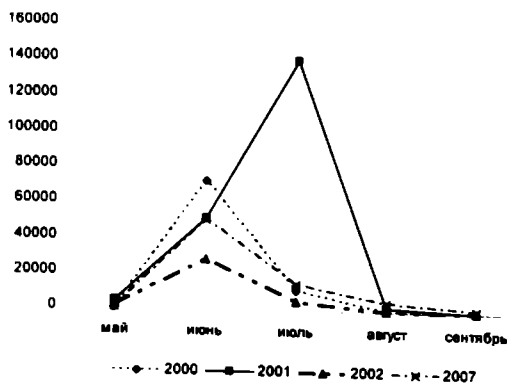


Рис. 1 Сезонная динамика численности личинок *Dreissena polymorpha* в планктоне Куршского залива в 2000–2002 гг. и 2007 г.

Горизонтальное распределение личинок дрейссены изучалось с июня по сентябрь 2007 г. В результате было установлено, что в июне и сентябре максимальное число личинок наблюдается в поверхностном горизонте отбора проб, в августе – в среднем, а в июле в придонном горизонте (рис. 2) В среднем за вегетационный сезон максимальная численность личинок отмечалась в поверхностном горизонте.

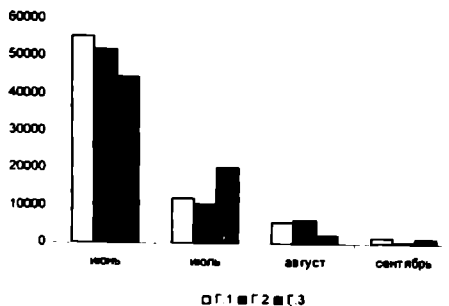


Рис. 2 Сезонная динамика численности личинок *Dreissena polymorpha* на разных горизонтах отбора проб в 2007 г.

Личинки *D. polymorpha* очень неоднородно распределялись по акватории водоема, численность личинок на разных станциях отбора проб различалась в 10–50 раз. В целом в распределении личинок дрейссены по акватории залива прослеживается следующая тенденция – максимальную численность личинки имеют на станциях расположенных вблизи берега, минимальную – в центре водоема. Такое распределение личинок хорошо согласуется с данными бентосных съемок последних лет, в ходе которых было установлено, что взрослые моллюски *D. polymorpha* в Куршском заливе встречается эпизодически, ближе к береговой линии, и не отмечены в открытой части залива (Рудинская, 2004).

Личинки дрейссены составляли в среднем за вегетационный сезон 9.6% от численности и 6.1% от биомассы зоопланктона и играли важную роль в функционировании экосистемы водоема, особенно в момент их массового развития, когда их биомасса достигала 2.3 г/м³. В среднем с мая по сентябрь личинки *D. polymorpha* в процессе дыхания затрачивали 15 ккал/(м³·сут.), то есть ими минерализо-

жовалось 48 мг ОВ/(м³·сут.). В пересчете на весь объем залива с мая по сентябрь личинками дрейссены в процессе дыхания минерализовалось около 9 тыс. тонн органического вещества.

Доля мертвых личинок *D. polymorpha* от общей численности в открытой части залива была наибольшей в июне и составляла 3.3%, наименьшей – в сентябре – менее 0.1%. В среднем с мая по сентябрь доля мертвых личинок была 1.5% от общей численности.

В сезонной динамике численности личинок *D. polymorpha* в прибрежной зоне залива отмечалось два пика – в середине июня и начале июля, при этом численность личинок в момент первого пика достигала 171 тыс. экз./м³, в момент второго пика она была в 2 раза ниже (рис. 3). Средние с мая по сентябрь численность и биомасса личинок дрейссены были в 2 раза выше, чем в открытой части водоема и составляли 40.2 тыс. экз./м³ и 0.5 г/м³ соответственно. Личинки дрейссены в прибрежной зоне залива составляли в среднем 8.4% от численности и 7.7% от биомассы зоопланктона, в процессе дыхания они затрачивали 32 кал/(м³·сут.), ими при этом минерализовалось 97 мг ОВ/(м³·сут.). Доля мертвых личинок *D. polymorpha* от общей численности была наибольшей в начале июня и составляла 50%, наименьшей – в сентябре – менее 0.1%. В среднем с мая по сентябрь доля мертвых личинок составляла 7.6% от общей численности, что намного больше, чем средняя доля мертвых личинок в открытой части водоема. Повышенная смертность личинок моллюсков в прибрежной зоне Куршского залива возможно связана с большим влиянием на эту часть водоема «цветения» потенциально токсичных водорослей, а также с большей степенью загрязненности и эвтрофирования этой зоны.

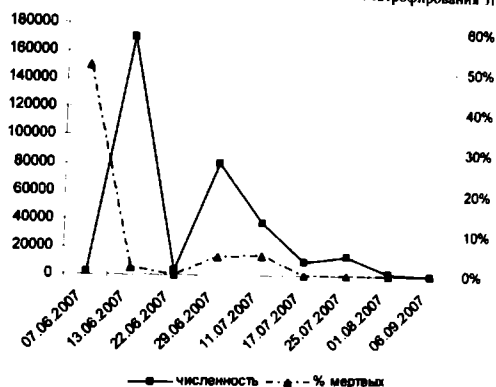


Рис. 3 Сезонная динамика численности личинок *Dreissena polymorpha* и доли мертвых личинок в прибрежной зоне Куршского залива в 2007 г.

Заключение

По сравнению с данными 60-х годов прошлого века не выявлено значительных различий в сезонной динамике численности личинок *D. polymorpha*. Они появляются в планктоне в конце мая – начале июня, в конце июня – июле достигают максимального развития, затем их численность плавно снижается к августу и в сентябре личинки встречаются в планктоне единично. Однако наблюдалось некоторое смещение пика численности на более ранние сроки – с июля на июнь. Вместе с тем значительным снижением численности взрослых моллюсков *D. polymorpha*, численность их личинок также снизилась в 3–5 раз. Средние с мая по сентябрь численность и биомасса личинок дрейссены в открытой части водоема составляли 19.3 тыс. экз./м³ и 0.3 г/м³ соответственно, в прибрежной зоне они были в 2 раза выше – 40.2 тыс. экз./м³ и 0.5 г/м³ соответственно.

Личинки *D. polymorpha* Куршского залива имеют неоднородное вертикальное и пространственное распределение – максимальная численность личинок отмечалась в поверхностном горизонте и на станциях расположенных недалеко от берега. Пространственное распределение связано с расположением скоплений взрослых моллюсков.

Личинки дрейссены составляли в среднем за вегетационный сезон 9.6% от численности и 6.1% от биомассы зоопланктона и играли важную роль в функционировании экосистемы водоема, особен-

но в момент их массового развития. В пересчете на весь объем залива с мая по сентябрь личинками *D. polymorpha* в процессе дыхания минерализовалось около 9 тыс. тонн органического вещества.

В среднем с мая по сентябрь доля мертвых личинок дрейссены в открытой части залива была 1.5% от общей численности, а в прибрежной зоне она была в 5 раз выше – 7.6% от общей численности. Повышенная смертности личинок моллюсков в прибрежной зоне Куршского залива возможно связана с большим влиянием на эту часть водоема «цветения» потенциально токсичных водорослей, а также с большей степенью загрязненности и эвтрофирования этой зоны. Таким образом, доля мертвых личинок *D. polymorpha* от общей численности личинок может, по-видимому, использоваться как индикатор качества воды.

Список литературы

- Александрова С.В., Дмитриева О.А. Первичная продукция и показатели фитопланктона как критерии эвтрофирования Куршского залива Балтийского моря. // Водные ресурсы. 2006. Т. 33, №1. С. 1-7.
- Алимов А. Ф. Введение в продукционную гидробиологию. Л.: Гидрометеоиздат, 1989. 152 с.
- Аристова Г.И. Бентос Куршского залива. // Исследования в Куршском и Вислинском заливах. Калининград, 1965. С. 19-39.
- Гасюнас И. Кормовой зоомакробентос залива Куршю Марес. // Куршю Марес. Итоги комплексного исследования/под ред. К. Янкевичюса. Вильнюс, 1959. С. 191-278.
- Киселите Т. Зоопланктон залива Куршю Марес. // Куршю Марес. Итоги комплексного исследования/под ред. К. Янкевичюса. Вильнюс, 1959. С. 169-185.
- Куршский залив /Географический атлас Калининградской области/под ред. В.В.Орленко Калининград: Издательство КГУ; ЦНИТ, 2002. С. 124-131.
- Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресноводных водоемах. Зоопланктон и его продукция. Л.: ГосНИОРХ, 1984. 33 с.
- Пустельников О. Куршский залив – как среда осадконакопления. // Биогеохимия Куршского залива. Вильнюс: АН ЛитССР, 1983. С. 18-32.
- Романова Е.П. Роль зоопланктона Куйбышевского водохранилища в процессах самоочищения. // Водные сообщества и биология гидробионтов. Л, 1985. С. 69-79.
- Рудинская Л.В. Макрозообентос. // Закономерности гидробиологического режима водоемов разного типа. М.: Научный мир, 2004. С. 129-135.
- Crippen R.W., Perrier J. L. The use of Neutral Red and Evans Blue for Live / Dead determination of marine plankton. // Stain Tech. 1974. V. 49, №2. P. 97-104.
- Dubovskaya O.P. Study of non-consumptive mortality of Crustacean zooplankton in a Siberian reservoir using staining for live/dead sorting and sediment traps / Dubovskaya O.P., Gladyshev M.I., Gubanov V.G., Makhutova O.N. // Hydrobiologia. 2003. 504. P. 223-227.
- Haney J.F., Hall D.J. Sugar-coated Daphnia: A preservation technique for Cladocera. // Limnol. and Oceanog. 1973. Vol.18, № 2. P. 331-333.
- Seepersad B., Crippen R.W. Use of aniline blue for distinguishing between live and dead freshwater zooplankton. // J. Fish. Res. Board Canada. 1978. V.35., № 10. P. 1363-1366.

РАКОВИНЫ UNIONIDAE КАК СУБСТРАТ ДЛЯ ПОСЕЛЕНИЯ ДРЕЙССЕНЫ В ВОДОЕМЕ-ОХЛАДИТЕЛЕ

Силаева А.А., Протасов А.А., Морозовская И.А., Бабарига С.П., Куриленко О.Г.
Институт гидробиологии НАН Украины. 04210, Киев-210, пр. Героев Сталинграда, 12.
sylayevs@bg.net.ua

Явление поселения дрейссены на раковинах униионид широко распространено в литоральной зоне различных водоемов, однако проблема выяснения взаимоотношений этих двустворчатых моллюсков изучена недостаточно и часто в рамках других исследований. В водных объектах, где обитает два вида дрейссены, доминирующее положение в поселениях на унииониде занимает дрейссена полиморфная (Харченко, Зорина-Сахарова, 2000, Силаева и др., 2005). Кроме того, количественные показатели дрейссены в таких поселениях различаются в значительной степени в различных водоемах и на разных глубинах (Lewandowski, 1976).

В данное сообщение вошли результаты исследований, проведенных в летний период 2005-2007 гг. на водоеме-охладителе Хмельницкой АЭС (ХАЭС), который был искусственно создан в пойме малой реки и в настоящее время служит охладителем двух энергоблоков станции. Хотя охладитель расположен в пределах ареала дрейссены, проведенные ранее исследования не выявили ее наличия в

перифитоне и бентосе (Силаева, Протасов, 2002), вероятно, этот моллюск вселился в охладитель в 2002–2003 гг. (Протасов, Юришинец, 2005). В водоеме-охладителе ХАЭС дрейссены (зарегистрированы только один вид – *Dreissena polymorpha* Pall.) поселились не только на технических (зарегистрированы раковинах моллюсков-унионид и в виде друз. В целом охладитель характеризуется значительной площадью мелководий, по проектным данным глубины до 3 м составляют 40% общей площади акватории.

В водоеме было выделено 5 районов (рис. 1). В зависимости от преобладающих ветров западный, восточный и частично южный районы испытывают влияние сброса подогретых вод энергетической станции. За период исследований максимальная 32 °C температура отмечалась в 2006 г. в южном районе. Летний период 2007 г. характеризовался значительным (до 1 м) снижением уровня воды

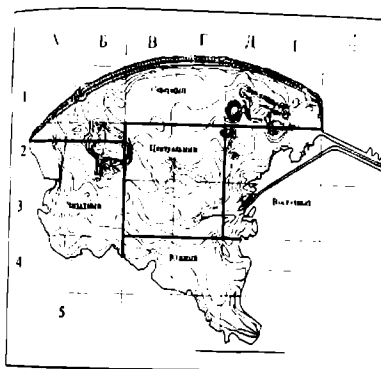


Рис. 1. Схема водоема-охладителя ХАЭС (сто- рона квадрата 1 км).

гом 5 мм). У моллюсков-унионид из южного района, кроме того, определяли видовой состав видов-консортов. Всего обработано 127 экз. унионид с поселившейся дрейссеной – 80 живых и 47 раковин.

По данным исследований 1998–2001 гг. (Силаева, Протасов, 2002), в охладителе популяции унионид обитали в восточном и южном районах на песках различной заиленности, а также в подводящем канале на заиленном бетоне. В последнем униониды были представлены четырьмя видами – *Unio tumidus* Philipsson, *U. pictorum* (L.), *Anodonta cygnea* (L.) и *A. piscinalis* Nilsson. На мелководьях юго-западного участка (квадрат Б-4, h = 1.5 м) *A. cygnea* отмечена не была, а кроме трех вышеуказанных видов зарегистрирована *Anodonta stagnalis* (Gmelin). Размеры раковин моллюсков колебались в значительных пределах: для пр. *Anodonta* – 57–102 мм, для *Unio* – 32–82 мм.

После вселения дрейссены в водоем в подводящем канале униониды отмечены не были, а на других участках охладителя – не отличались большим видовым богатством, доминирующее положение занимала *U. tumidus*, *U. pictorum* – встречалась крайне редко, а анодонты, особенно в западном районе, обнаружены в неживом состоянии. Количество раковин отмерших унионид составляло 25–74% живых.

Популяции унионид представлены относительно крупными моллюсками, максимальный размер живых составлял 88.8 мм, минимальный – 23.5, размеры неживых моллюсков были несколько выше: максимальный размер составлял 92.5, минимальный – 25.6 мм (табл. 1).

В 2005 г. масса дрейссены превышала в среднем в 2.3 раза массу униониды, на которой обитала, в 58% случаев, при этом численность дрейссены в среднем составляла 107 экз/особь. В остальных случаях (в основном в южном районе) масса дрейссены составляла 8.6–93.2% массы униониды (в среднем 51.4%), а численность дрейссены в среднем была 90 экз/особь.

В 2006 и 2007 гг. масса дрейссены снизилась и в 78% и 81% случаев соответственно составляла в среднем около 39% массы униониды, численность дрейссены достигала лишь 45 экз/особь. Макси-

В водоеме было выделено 5 районов (рис. 1). В зависимости от преобладающих ветров западный, восточный и частично южный районы испытывают влияние сброса подогретых вод энергетической станции. За период исследований максимальная 32 °C температура отмечалась в 2006 г. в южном районе. Летний период 2007 г. характеризовался значительным (до 1 м) снижением уровня воды в водоеме.

Анализировали только живых и отмерших моллюсков-унионид с дрейссеновыми поселениями на их раковинах, которых отбирали с разных глубин с использованием водолазной техники. В западном районе (А-2, Б-4) моллюсков отбирали на глубине 3.5–4.0 м, в восточном (Д-2) – на глубине 1.5, 2.0 и 4.0 м, а также на мелководных участках (0.5 м), в южном – на глубине 0.5–0.8 и 2.5 м.

У унионид определяли длину и массу моллюска, для дрейссены на каждой униониде – численность, биомассу и размерную структуру (по численности, размерные группы с шагом 5 мм).

мальная биомасса дрейссены на живых унioniдах за период исследований составляла 144,95 г/экз (южный район, 2007 г.).

Таблица 1. Размеры раковин Unionidae и биомасса дрейссены, обитающая на них

Район	Глубина, м	Живые		Раковины	
		$L_{Union} \pm m, \text{ мм}$	$B_{Dr} \pm m, \text{ г/особь}$	$L_{Union} \pm m, \text{ мм}$	$B_{Dr} \pm m, \text{ г/особь}$
Западный	2.0	78.65±1.35	10.58±7.04	69.10±3.18	13.17±3.56
	3.5	61.12±4.61	46.62±12.30	56.64±4.25	83.33±13.11
	4.0	52.90±5.50	10.63±4.04	62.08±5.49	22.00±8.72
Восточный	0.5	68.27±4.93	23.25±6.80	63.48±4.04	36.95±12.22
	1.5	89.20±8.21	17.07±3.65	77.98±2.98	24.97±10.04
	2.0	Ч	Ч	83.35±3.15	18.99±3.98
	4.0	63.30±2.73	58.10±19.74	70.5	14.66
Южный	0.5	75.94±2.00	42.86±11.48	73.53±3.22	15.61±4.97
	0.8	71.59±2.09	15.25±1.89	Ч	Ч
	2.5	59.15±4.27	23.17±4.84	74.5	4.19

Примечание. B_{Dr} – биомасса дрейссены на Unionidae; Ч – не отмечены.

Количественные показатели дрейссены на раковинах в 2005 г. были наибольшими составляли в среднем 348 экз/раковину и 53.58 г/раковину (максимально до 154.00 г/раковину). В дальнейшем количество дрейссены снизилось и составляло – 32–49 экз/раковину и 15.50–22.59 г/раковину. Зависимость массы дрейссены от массы унioniд, на которых она обитает, была зарегистрирована только в 2005 г. (рис. 2), коэффициент корреляции между этими показателями составил 0.32, в другие периоды такой зависимости отмечено не было.

В донных группировках дрейссена зарегистрирована в шести размерных группах – от 1–5 мм до 26–30 мм. В 2005 г. по численности, как на живых унioniдах, так и на раковинах, доминировала размерная группа 6–10 мм, причем наибольшее количество особей дрейссены этой группы зарегистрировано в восточном районе, и только в 2005 г. отмечена старшая размерная группа (26–30 мм). В 2006 г. на живых унioniдах западного района доминировала группа 11–15 мм, южного – 1–5 и 16–20 мм, а на раковинах – в западном – 11–15, в восточном – 11–15 и 16–20 мм.

В друзьях дрейссены обитают специфические виды беспозвоночных, отсутствующие в окружающем грунте (Каратаев и др., 1983), однако по нашим данным (Силаева и др., 2006) в охладителе бентос, дрейссеновые поселения на унioniдах и на других субстратах характеризуются сходным видовым составом. Из-за отсутствия в водоеме-охладителе ракообразных отр. Amphipoda, которые преобладают в дрейссеновых поселениях, например, водохранилищ днепровского каскада (Харченко, Зорина-Сахарова, 2000, Силаева, Протасов, 2005), население друз на отдельных унioniдах отличалось крайней бедностью. В южном районе отмечено лишь 11 видов-консортов – пять видов наидид, три – личинок хирономид, Ceratopogonidae, личинки ручейников и брюхоногий моллюск *Ferrissia* sp. Практически 100%-ной встречаемостью характеризовались *Limnochironomus nervosus* Staeg. и *Ecnomus tenellus* (Rambur). Количество видов беспозвоночных на 1 особь Unionidae было невысоким – 2–5. Выявлена незначительная отрицательная зависимость численности дрейссены и беспозвоночных-консортов (коэффициент корреляции -0,45). При этом при численности дрейссены 20–40 экз. численность беспозвоночных возрастала, затем – снижалась, а для дрейссеновых поселений на унioniдах оз. Лукомльского была характерна несколько иная картина – количество беспозвоночных в

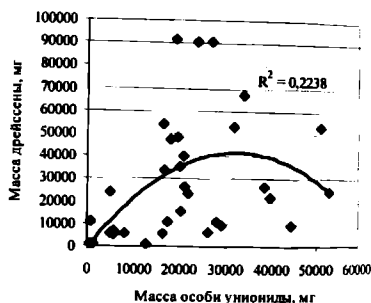


Рис. 2. Зависимость между массой Unionidae и массой дрейссены.

друзях с численностью дрейссены до 80 экз. возрастало, а затем стабилизировалось (Каратаев и др., 1983).

По данным исследований дрейссенных поселений в Мазурских озерах (Польша), даже при последних отмечено не было (Lewandowski, 1976). В условиях каналов встречались унииониды с об- севных поселений на унииониде Кнесского водохранилища был сделан вывод, что стабильность ком- плекса Unionidae + *Dreissena* обеспечивается, если масса оброста не превышает массу унииониды (Харченко, Зорина-Сахарова, 2000). В условиях лабораторного эксперимента (Lewandowski, 1976) дрейссена предпочтительнее оседала на раковины именно живых униионид, чем на другие твердые субстраты. Интенсивное заселение дрейссеной живых униионид в начальный период ее вселения в во- доем-охладитель ХАЭС, вероятно, и привело к гибели моллюсков-униионид, вследствие ограничения подвижности и затруднения фильтрации. К 2007 г. в водоем-охладителе масса дрейссены в посе- лениях на унииониде снизилась и в основном не превышала массу носителя, что может свидетельст- вовать о некоторой стабилизации процессов совместного обитания двух ядов моллюсков-униионид, филтраторов. Хотя, по данным С.Н. Перовой, в верхневолжских водохранилищах дрейссена не вы- тесняет других моллюсков, а, наоборот, создает полимиксные сообщества "моллюскового" типа (Пе- рова, 2005), наши исследования показали, что в подводящем канале охладителя ХАЭС при массовом развитии дрейссены, зарегистрированные ранее унииониды обнаружены не были.

Список литературы

- Каратаев А.Ю., Тицков Г.М., Каратаева И.В. Население друз *Dreissena polymorpha* Pallas как специфиче- ское сообщество донных животных // Биология внутр. вод: Информ. биол. 1983. № 61. С. 18-21.
- Ляшенко А.В. Структурно-функциональная характеристика макрозообентоса каналов (на примере канала Днепр – Донбасс): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. 03.00.18. 1990. 21 с.
- Перова С.Н. Влияние поселений дрейссены на другие виды моллюсков в верхневолжских водохра- нилищах. Тез. докл. второго междунар. Симп. по изучению инвазивных видов "Чужеродные виды в Голарктике (Борок-2)". Борок, 27 сент. – 1 окт. 2005. Борок, 2005. С. 96-97.
- Протасов А.А., Юришинцев В.И. О вселении *Dreissena polymorpha* Pallas в водоем-охладитель Хмель- ницкой АЭС. Вестн. зоологии. 2005. Т. 39, № 5. С. 74.
- Силаева А.А., Протасов А.А. Зообентос водоема-охладителя Хмельницкой АЭС и оценка качества воды по донным беспозвоночным // Гидробиол. журн. 2002. Т. 38, № 6. С. 46-59.
- Силаева А.А., Протасов А.А., И.А. Морозовская. Донные группировки беспозвоночных литорали Ки- евского водохранилища. Наук. записки Тернопіл. пед. ун-ту. Серія: Біологія. Спец. випуск "Гідроекологія". 2005. № 3 (26). С. 397-399.
- Силаева А.А., Протасов А.А. Структура сообществ дрейссены литоральной зоны Каневского водо- хранилища // Вест. Тюмен. гос. ун-та. 2005. № 5. С. 112-115.
- Силаева А.А., Протасов А.А., Морозовская И.А., Бабариха С.П. Состав и обилие двусторчатых моллюсков и размерная структура их популяций в водоем-охладителе Хмельницкой АЭС. 36. наук. пр. Житомир: Вид-во Житомир. держ. ун-ту, 2006. Вип. 2. С. 262-265.
- Харченко Т.А., Зорина-Сахарова Е.Е. Консорция двусторчатых моллюсков литорали равнинного во- дохранилища как структурно-функциональная совокупность гидробионтов // Гидробиол. журн. 2000. Т. 36, № 5. С. 9-18.
- Lewandowski K. Unionidae as a substratum for *Dreissena polymorpha* Pall. // Pol. Arch. hydrobiol. 1976. V. 23, N 3. P. 409-420.

ПУТИ И СПОСОБЫ РАССЕЛЕНИЯ ГИДРОБИОНТОВ

Скальская И.А.

Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанова РАН
152742 г. Борок, Некоузский р-н, Ярославская обл.
skalskaya@ibw.yaroslavl.ru

This paper presents the mechanisms, ways and patterns of aquatic organisms spread within and beyond their historical ranges. The main ecological factors contributing to the expansion of new species in the Upper Volga reservoirs are distinguished. An important role of Caspian invaders and an established Baikal amphipod is shown for this process.

Систематизированы наиболее общие пути и частные способы расселения гидробионтов за пре- делы их исторических ареалов. Основные пути расселения гидробионтов – естественный и антропо- генный. Первый из них сочетает классический и географический, второй – целенаправленную аккли- мацию.

маленькая биомасса дрейссены на живых униидах за период исследований составляла 144,95 г/экз. (южный район, 2007 г.).

Таблица 1. Размеры раковин Unionidae и биомасса дрейссены, обитающая на них

Район	Глубина, м	Живые		Раковины	
		$L_{\text{Union}} \pm m, \text{ мм}$	$B_{\text{Dr}} \pm m, \text{ г/особь}$	$L_{\text{Union}} \pm m, \text{ мм}$	$B_{\text{Dr}} \pm m, \text{ г/особь}$
Западный	2.0	78.65 \pm 1.35	10.58 \pm 7.04	69.10 \pm 3.18	13.17 \pm 3.56
	3.5	61.12 \pm 4.61	46.62 \pm 12.30	56.64 \pm 4.25	83.33 \pm 13.11
	4.0	52.90 \pm 5.50	10.63 \pm 4.04	62.08 \pm 5.49	22.00 \pm 8.72
Восточный	0.5	68.27 \pm 4.93	23.25 \pm 6.80	63.48 \pm 4.04	36.95 \pm 12.22
	1.5	89.20 \pm 8.21	17.07 \pm 3.65	77.98 \pm 2.98	24.97 \pm 10.04
	2.0	Ч	Ч	83.35 \pm 3.15	18.99 \pm 3.98
	4.0	63.30 \pm 2.73	58.10 \pm 19.74	70.5	14.66
Южный	0.5	75.94 \pm 2.00	42.86 \pm 11.48	73.53 \pm 3.22	15.61 \pm 4.97
	0.8	71.59 \pm 2.09	15.25 \pm 1.89	Ч	Ч
	2.5	59.15 \pm 4.27	23.17 \pm 4.84	74.5	4.19

Примечание. B_{Dr} – биомасса дрейссены на Unionidae; Ч – не отмечены.

Количественные показатели дрейссены на раковинах в 2005 г. были наибольшими составляли в среднем 348 экз/раковину и 53.58 г/раковину (максимально до 154.00 г/раковину). В дальнейшем количество дрейссены снизилось и составляло – 32–49 экз/раковину и 15.50–22.59 г/раковину. Зависимость массы дрейссены от массы униида, на которых она обитает, была зарегистрирована только в 2005 г. (рис. 2), коэффициент корреляции между этими показателями составил 0.32, в другие периоды такой зависимости отмечено не было.

В донных группировках дрейссена зарегистрирована в шести размерных группах – от 1–5 мм до 26–30 мм. В 2005 г. по численности, как на живых униидах, так и на раковинах, доминировала размерная группа 6–10 мм, причем наибольшее количество особей дрейссены этой группы зарегистрировано в восточном районе, и только в 2005 г. отмечена старшая размерная группа (26–30 мм). В 2006 г. на живых униидах западного района доминировала группа 11–15 мм, южного – 1–5 и 16–20 мм, а на раковинах – в западном – 11–15, в восточном – 11–15 и 16–20 мм.

В друзьях дрейссены обитают специфические виды беспозвоночных, отсутствующие в окружающем грунте (Каратаев и др., 1983), однако по нашим данным (Силаева и др., 2006) в охладителе бентос, дрейссенные поселения на униидах и на других субстратах характеризуются сходным видовым составом. Из-за отсутствия в водоеме-охладителе ракообразных отр. Amphipoda, которые преобладают в дрейссенных поселениях, например, водохранилищ днепровского каскада (Харченко, Зорина-Сахарова, 2000, Силаева, Протасов, 2005), население друз на отдельных униидах отличалось крайней бедностью. В южном районе отмечено лишь 11 видов-консортов – пять видов наидид, три – личинок хирономид, Ceratorogonidae, личинки ручейников и брюхоногий моллюск *Ferrissia* sp. Практически 100%-ной встречаемостью характеризовались *Limnochironomus nervosus* Staeg. и *Ecnomus tenellus* (Rambur). Количество видов беспозвоночных на 1 особь Unionidae было невысоким – 2–5. Выявлена незначительная отрицательная зависимость численности дрейссены и беспозвоночных-консортов (коэффициент корреляции –0,45). При этом при численности дрейссены 20–40 экз. численность беспозвоночных возрастала, затем – снижалась, а для дрейссенных поселений на униидах оз. Лукомльского была характерна несколько иная картина – количество беспозвоночных в

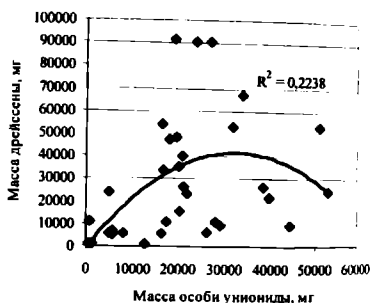


Рис. 2. Зависимость между массой Unionidae и массой дрейссены.

друзях с численностью дрейссены до 80 экз. возрастало, а затем стабилизировалось (Каратаев и др., 1983).

По данным исследований дрейссенных поселений в Мазурских озерах (Польша), даже при последних отмечено не было (Lewandowski, 1976). В условиях каналов встречались унииониды с об-
растанием дрейссены биомассой до 200–250 г. (Ляшенко, 1990). На основании исследований дрейс-
сенных поселений на унииониде Кисского водохранилища был сделан вывод, что стабильность ком-
плекса Unionidae + Dreissena обеспечивается, если масса оброста не превышает массу унииониды
(Харченко, Зорина-Сахарова, 2000). В условиях лабораторного эксперимента (Lewandowski, 1976)
дрейссена предпочтительнее оседала на раковины именно живых униионид, чем на другие твердые
субстраты. Интенсивное заселение дрейссеной живых униионид в начальный период ее вселения в во-
доем-охладитель ХАЭС, вероятно, и привело к гибели моллюсков-униионид, вследствие ограничения
их подвижности и затруднения фильтрации. К 2007 г. в водоеме-охладителе масса дрейссены в посе-
лениях на унииониде снизилась и в основном не превышала массу носителя, что может свидетельст-
вовать о некоторой стабилизации процессов совместного обитания двух видов моллюсков-униионид,
фильтраторов. Хотя, по данным С.Н. Перовой, в верхневолжских водохранилищах дрейссена не вы-
тесняет других моллюсков, а, наоборот, создает полимиксные сообщества “моллюскового” типа (Пе-
рова, 2005), наши исследования показали, что в подводящем канале охладителя ХАЭС при массовом
развитии дрейссены, зарегистрированные ранее унииониды обнаружены не были.

Список литературы

- Каратаев А.Ю., Тицков Г.М., Каратаева И.В. Население друз *Dreissena polymorpha* Pallas как специфиче-
ское сообщество донных животных // Биология внутр. вод. Информ. биол. 1983. № 61. С. 18–21.
- Ляшенко А.В. Структурно-функциональная характеристика макрозообентоса каналов (на примере
канала Днепр – Донбасс): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. 03.00.18. 1990. 21 с.
- Перова С.Н. Влияние поселений дрейссены на другие виды моллюсков в верхневолжских водохра-
нилищах. Тез. докл. второго междунар. Симп. по изучению инвазивных видов “Чужеродные
виды в Голарктике (Борок-2)”. Борок, 27 сент. – 1 окт. 2005. Борок, 2005. С. 96–97.
- Протасов А.А., Юришин В.И. О вселении *Dreissena polymorpha* Pallas в водоем-охладитель Хмель-
ницкой АЭС. Вестн. зоологии. 2005. Т. 39, № 5. С. 74.
- Силаева А.А., Протасов А.А. Зообентос водоема-охладителя Хмельницкой АЭС и оценка качества
воды по донным беспозвоночным // Гидробиол. журн. 2002. Т. 38, № 6. С. 46–59.
- Силаева А.А., Протасов А.А., И.А. Морозовская. Донные группировки беспозвоночных литорали Ки-
евского водохранилища. Наук. записки Тернопіл. пед. ун-ту. Серія: Біологія. Спец. випуск
“Гідроекологія”. 2005. № 3 (26). С. 397–399.
- Силаева А.А., Протасов А.А. Структура сообществ дрейссены литоральной зоны Каневского водо-
охранилища // Вест. Тюмен. гос. ун-та. 2005. № 5. С. 112–115.
- Силаева А.А., Протасов А.А., Морозовская И.А., Бабарина С.П. Состав и обилие двусторчатых
моллюсков и размерная структура их популяций в водоеме-охладителе Хмельницкой АЭС. 36.
наук. прайс. Житомир: Вид-во Житомир. держ. ун-ту, 2006. Вип. 2. С. 262–265.
- Харченко Т.А., Зорина-Сахарова Е.Е. Консорция двусторчатых моллюсков литорали равнинного во-
дохранилища как структурно-функциональная совокупность гидробионтов // Гидробиол. журн.
2000. Т. 36, № 5. С. 9–18.
- Lewandowski K. Unionidae as a substratum for *Dreissena polymorpha* Pall. // Pol. Arch. hydrobiol. 1976. V.
23, N 3. P. 409–420.

ПУТИ И СПОСОБЫ РАССЕЛЕНИЯ ГИДРОБИОНТОВ

Скальская И.А.

Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанова РАН
152742 п.Борок, Некоузский р-н, Ярославская обл.
skalskaya@ibiv.voronezh.ru

This paper presents the mechanisms, ways and patterns of aquatic organisms spread within and beyond their historical
ranges. The main ecological factors contributing to the expansion of new species in the Upper Volga reservoirs are
distinguished. An important role of Caspian invaders and an established Baikal amphipod is shown for this process.

Систематизированы наиболее общие пути и частные способы расселения гидробионтов за пре-
делы их исторических ареалов. Основные пути расселения гидробионтов – естественный и антропо-
генный. Первый из них сочетает классический и географический, второй – целенаправленную аккли-

матичацию и случайный занос видов. Способы расселения беспозвоночных многообразны: активными перемещениями, в составе дрейфа, эпибриотов, с помощью пелагических личинок, имаго насекомых, покоящихся цист, почек, геммул, статобластов, с балластной водой и обрастаниями судов, искусственным каналам и т. д. (см. рисунок). Выделено два типа вселенцев – классические и географические.



Первый тип связан с радикальной сменой гидробионтами исторической среды обитания (пресноводной на морскую или морской на пресноводную), второй – наиболее обычен, расселение гидробионтов происходит в пределах пресных или морских вод. В первом случае этот процесс может быть длительным и связан с радикальными изменениями абиотических характеристик качественно иной среды обитания, физиологических и репродуктивных процессов у беспозвоночных, сменой трофических и иных условий. Беспозвоночные, преодолевшие барьер различий солености морских и пресноводных водоемов, названы «классическими вселенцами». Следовательно, к этой категории относятся расселившиеся по пресным водоемам понтско-каспийские беспозвоночные, а также пресноводная фауна, проникавшая в морскую среду. Каспийская фауна уникальна. Геологические летописи говорят о ее сложном происхождении. Она включает четыре основные составляющие по зоогеографическим группам: пресноводную, арктическую, средиземноморскую и автохтонную, последняя господствует и по числу видов во много раз превосходит другие фаунистические комплексы. (М-Болтовской, 1960). Успех широкого расселения *Dreissena polymorpha* (Pallas), солоноватоводного происхождения, по водоемам разных стран и континентов заключается в том, что в ее осморегуляционный процесс включились двухвалентные ионы, что способствовало преодолению ею солевого барьера между солоноватыми и пресными водами. Однако переключение осморегуляторного процесса дрейссены с солоноватоводного на типично морской с резким преобладанием в воде одновалентных хлорных солей оказалось невозможным. Она обитает в воде слабой солености (0.3–5‰). Другие реликты каспийского комплекса аналогичным образом легче осваивают пресные воды, чем морские (Карпевич, 1975). Проникновение гидробионтов в пресные водоемы из типично морских отмечается реже, как и

в обратном направлении. Например, рачок *Pontoporeia affinis* Lindström заходит в пресные воды, обитает в озерах севера Европы и эстуариях рек, впадающих в моря Северного ледовитого океана, причём при массовом развитии происходит подавление развития личинок хирономид его популяциями (Ильишук, 2002). Отмечено вторжение моллюска р. *Corbicula* из континентальных водоёмов в экостонно-нагонным процессам и колебаниям солёности. Вследствие этого организмы подвержены постоянным колебаниям как пресноводная, так и морская донная фауна макробеспозвоночных (Сон, 2003).

Географический путь наиболее обычен, беспозвоночные из одних пресноводных водоёмов проникают в другие пресноводные (или из морских в морские) и освоение ими новых водных объектов происходит гораздо быстрее, без глубоких изменений жизненно важных функций. В данном случае речь идёт о расселении гидробионтов в пределах естественной среды обитания, т.е. о «географических вселениях». Независимо от путей и способов расселения гидробионтов результат вторжения не всегда приводит к акклиматизации видов в новых водоёмах. Причины отторжения видов различны. К примеру, широко распространённый в пресных водах озёрный бокоплав *Gammarus lacustris* Sars отсутствует в оз. Байкал, населённом богатейшей эндемичной фауной амфипод. Экспериментально установлено, что одним из факторов его отсутствия служат гидрохимические особенности байкальской воды, в частности недостаток кальция (Стом и др., 1999). По-видимому, по этой же причине в сочетании с другими явлениями в водоёмах Сибири отсутствуют дрейссены, хотя вероятность их проникновения не исключается (Шкорбатов, 1981). Скорость и результаты внедрения вселенцев зависят от множества факторов и, в первую очередь, от пластичности циклов размножения в новых условиях среды.

Антропогенный путь расселения включает целенаправленную акклиматизацию полезных для человека видов и случайный (стихийный) занос гидробионтов, в том числе с балластной водой, осадками и с обрастаниями судов. В нашей стране акклиматизация водных животных в новых водоёмах с целью повышения их рыбопродуктивности проводилась ещё с XIX в., а с 30-х годов XX в. приобрела широкое развитие благодаря Л.А. Зенкевичу и его последователям В.И. Жадину, П.А. Журавлю, Ф.Д. Мордухай-Болтовскому и А.Ф. Карпевич (Мордухай-Болтовской, 1960). О масштабах таких мероприятий свидетельствуют следующие данные: за период с 1964 по 1967 гг. проведена интродукция 40 видов рыб в 863 водных объекта (750 озёр, 56 водохранилищ, 51 реку и 6 морей) (Карпевич и др., 1975). В этот же период в 42 водохранилища вселялось 48 видов беспозвоночных, в тех или иных водоёмах прижились 25, из них 9 стали массовыми (Июффе, 1968).

С балластными водами судов и обрастаниями по всему миру разносится огромное количество растительных, животных организмов и их зародышей, а также паразитов беспозвоночных. До 367 видов организмов было выделено из такой воды с судна, плавающего между Японией и США (Юковд, 1993). Случайный занос видов происходит также с импортируемыми морепродуктами, пресноводными декоративными растениями, из аквариумов и т. д.

Способы расселения гидробионтов многообразны. В основном они связаны с поведением, биологией и экологией видов. Активный способ расселения вверх по рекам является основным для каспийских видов, за исключением дрейссены и коридорфоры (Мордухай-Болтовской, 1960). Широкому распространению гидробионтов способствуют покоящиеся стадии, сохраняющие жизнеспособность в высохшем состоянии довольно длительное время. Так, статобласты мшанки *Hyalinella punctata* (Напк.) в сухом виде жизнеспособны в течение 877 дней (Роджик, 1945). Появление нескольких видов мшанок в озёрах Гренландии связывают с заносом их статобластов птицами (Роем, 1977). Нередко статобласты мшанок попадают в пищу рыб как случайные компоненты, усвояемость их невелика, всего 15% от общего количества целых почек, но при интродукции карпа и серебряного караса они могут способствовать расселению этих беспозвоночных в водоёмы, где отсутствовали ранее (Каравая и др., 1993).

В целом, расселение гидробионтов тесно связано как с внутренними свойствами популяций, а также и внешними факторами реализации их жизненных стратегий. К внутренним факторам, стимулирующим распространение видов, относятся: свойство видов к избыточному размножению; пищевая пластичность; внутривидовая изменчивость; потенциальные адаптивные возможности особей и популяций. Расселение видов сдерживают, прежде всего, наследственная консервативность, проявляющаяся в форме разных физиологических и генетических ограничений, косных привычек и поведенческих реакций, строгие требования гидробионтов к определённым условиям размножения (Карпевич и др., 1975). Среди косных привычек следует упомянуть избирательность гидробионтов к конкретным типам субстратов или грунтов: одни населяют каменистые биотопы или заросли водных растений, другие - затенённые и илистые биотопы русла и открытых прибрежий с незначительной проточностью. Довольно часто в расселении животных экологические факторы могут играть преобладающую роль, по сравнению с фиксированными (генетическими), не связанными с окружающей средой (Баулер, 2005). Однако, границы вида, обусловленные климатическими

(температурными) и другими экологическими факторами непостоянны. В периоды потепления или похолодания отмечается трансгрессия (расширение) ареалов бореальных и тропических видов или сужение арктических (Карпевич, 1975).

При формировании биоразнообразия водохранилищ Верхней Волги реализовались всевозможные природные и антропогенные пути и способы расселения гидробионтов. Этот процесс был растянут на десятилетия, и шел, в основном, за счет бореально-арктических и понто-каспийских вселенцев. Продолжается он и в настоящее время. Конкретные способы и время появления большинства беспозвоночных в водоемах бассейна Верхней Волги не установлены и чаще всего рассматриваются на уровне наиболее вероятных предположений. Всего в перифитоне и бентосе водоемов бассейна Верхней Волги обнаружено около двух десятков видов классических вселенцев (Скальская, 2008). Количество географических вселенцев в водоемах и водотоках бассейна Верхней Волги велико и, по всей вероятности, превосходит потери первоначальной речной фауны в результате зарегулирования реки. В верхневолжских водохранилищах основными экологическими факторами, способствующими экспансии новых видов, служат: увеличение жизненного пространства для гидробионтов, рост уровня трофности, глубокие изменения структуры альгоценозов, изменение скоростей течения (Алимов, 2000, 2001, 2006; Корнева, 2005; Павлов и др., 2003; Скальская, 2008). Роль вселенцев в этих водоемах продолжает усиливаться, о чем свидетельствует увеличение в последние годы видового разнообразия понто-каспийских видов и наращивание численности одного из первоначальных массовых видов-вселенцев *Dreissena polymorpha* (Pall.), которая обладает широкими биологическими и экологическими возможностями экспансии вида и может занимать одно из лидирующих положений в различных биотопических группировках беспозвоночных – планктоне (личинки), перифитоне, бентосе.

Дрейссена еще в доисторическое время была в верхней и средней Волге и даже в западной Европе (Мордухай-Болтовской, 1960). Зарегулирование Волги привело к созданию ряда водохранилищ, в которых сложились благоприятные условия для ее размножения. Успех расселения и колонизации моллюсками всех доступных биотопов обусловлен наличием в жизненном цикле планктонной расселительной личинки. В Рыбинском водохранилище в 1959 г. в обростах затопленных лесов (район Центрального мыса) обнаружены ее многочисленные поселения численностью до 90,0 тыс. экз./м² и биомассой 3,8 кг/м² (Луффер, 1963), которые служили источником расселения личинок по всему водоему. В 1981 г., благоприятном по климатическим условиям, через 13 лет с момента освоения дрейссеной всех плесов водохранилища, отмечалась максимальная для водохранилищ численность ее личинок в планктоне – 3,5 млн. экз./м³ при биомассе 7,0 г/м³ (Волков и др., 1982). Несмотря на временное пребывание велигеров в планктоне, их функциональная роль в планктоценозах может быть высокой, они могут создавать высокую напряженность в занятости пространственной и многомерной экологических ниш гидробионтов в толще воды. В первые десятилетия освоения этого водохранилища выявлен неустойчивый ритм воспроизводства численности моллюсков, что отражает общую биологическую закономерность связи темпов размножения с температурой на краях ареалов видов. Многолетние исследования показали, что в Рыбинском водохранилище в годы наиболее благоприятные для размножения и роста моллюсков к осени размерный диапазон молодки дрейссены составлял от 0,2 до 12,9 мм. Средний размер сеголетков не превышал 6,1 мм. Половозрелые особи размером более 10,0 мм составляли около 10% численности всей молодки, но и они вследствие осеннего охлаждения воды не размножались. При поздних сроках размножения дрейссены сокращался период интенсивного роста для молодки и все сеголетки осенью оказывались неполовозрелыми. Молодь моллюсков имела размеры от 0,2 до 4,9 мм при средней величине 1,3 мм (Скальская, 2002). В дельте Волги и северном Каспии осенью удлинение сезона размножения у моллюсков достигалось тем, что уже во второй половине лета в этом процессе участвовали созревшие сеголетки (Львова и др., 1987). Особенности биологии другого вселенца – дрейссены бугской, а также адаптивные изменения физиологических процессов у моллюсков в водохранилищах верхней Волги не исследованы.

Успешная целенаправленная акклиматизация кормовых для рыб беспозвоночных связана с интродукцией байкальского бокоплава *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing) в Горьковское водохранилище, которая привела к его расселению по всему бассейну. Биологические особенности рачков на первых этапах освоения верхневолжских водохранилищ проявлялись прежде всего в изменениях их размерного диапазона, плодовитости и сроков размножения. В Рыбинском водохранилище рачки размножались в течение всего вегетационного сезона в отличие от водоемов, находящихся в центре исторического ареала вида (оз. Байкал), в которых размножение рачков происходит в более поздние и сжатые сроки (Скальская, 2002).

Возрастание роли вселенцев связано с развитием всей экосистемы водохранилищ, способной обеспечить пространственные и трофические ниши для них, и, вероятно, с изменением климатических условий, временным фактором и антропогенными воздействиями. В настоящее время наиболее

активны в освоении свободных экологических ниш верхневолжских водохранилищ эврибионты: *Dreissena polymorpha*, *D. bugensis* (Andrusov), *Gmelinoides fasciatus* и *Hypania imvalida* (Grube). Расширение многообразия, экологическая и географическая экспансия видов могут служить мерилем эволюционного прогресса групп организмов (Скворцов, 2001).

Список литературы

- Алимов А.Ф. Связь количества видов гидробионтов с морфометрическими характеристиками озер и их продуктивности // Докл. РАН. 2000. 375, № 2. С. 268–271.
- Алимов А.Ф. Исследование биоразнообразия в сообществах планктона, бентоса, рыб в экосистемах водоемов разной продуктивности // Изв. РАН. Сер. биол. 2001. № 1. С. 87–95.
- Алимов А.Ф. Морфометрия озер, количество видов и биомасса гидробионтов // Биология внутр. вод. 2006. № 1. С. 3–7.
- Волков А.Ф., Латыш Л.В. Структура планктонного сообщества Рыбинского водохранилища летом (июнь–июль) 1981 г. // ИБВВ АН СССР. 1982. 28 с. Деп. в ВИНТИ 24.08.82. № 4665–82.
- Ильяшук Б.П. Реликтовые ракообразные в условиях длительного загрязнения субарктического оз. Имандра (результаты наблюдений за период 1930–1998 гг.) // Экология. 2002. № 3. С. 215–219.
- Иоффе Ц.И. Обзор выполненных работ по акклиматизации кормовых беспозвоночных для рыб в водохранилищах // Изв. ГосНИОРХ. 1968. Т. 67. С. 7–29.
- Каравая Н.В., Щербак С.Д. О возможном участии рыб в расселении покрыторотых мшанок (Bryozoa, Phylactolaemata) // Деп. В ОНП НТЭЦ «Верас-Эко» и ИЗ АН Беларуси 30.07.1993. № 289. С. 16.
- Карпевич А.Ф. Теория и практика акклиматизации водных организмов // М. Пищевая промышленность, 1975. 432 с.
- Карпевич А.Ф., Бердичевский Л.С., Луконина И.К., Мажулин В.С. Результаты акклиматизации рыб и кормовых организмов в водоемах СССР // Изв. ГосНИОРХ. 1975. Т. 103. С. 5–19.
- Корнева Л.Г. Фитопланктон Волги: разнообразие, структура сообщества, стратегия развития // Актуальные пробл. рац. исп. биол.-х ресурсов водохранилищ. Рыбинск ИБВВ РАН. 2005. С. 119–141.
- Львова А.А., Станиславцев А.Н. Репродуктивный цикл *Dreissena polymorpha* (Pall.) в дельте Волги // Моллюски. Результаты и перспективы их исследования. Тез. совещ. по изуч. моллюсков. Л. 1987. С. 377–378.
- Луфферов В.П. Эпифауна затопленных лесов Рыбинского водохранилища // Биол. аспекты изуч. водохранилищ. М.-Л.: Наука, 1963. С. 123–129.
- Мордохай-Болтовской Ф.Д. Каспийская фауна в Азово-Черноморском бассейне // ИБВ АН СССР. М.-Л., 1960. 286 с.
- Павлов Д.С., Слынько Ю.В., Дзегубадзе Ю.Ю. Закономерности расселения чужеродных видов рыб в бассейне Волги // Экологические проблемы бассейнов крупных рек -3. Тез. докл. междунар. и молодежн. конф. Тольятти. 2003. С. 212.
- Скальская И.А. Зооперифитон водоемов бассейна Верхней Волги // Рыбинск: Ин-т биологии внутренних вод РАН. 2002. 256 с.
- Скальская И.А. Беспозвоночные-вселенцы в перифитоне и бентосе верхневолжских водохранилищ (обзор) // Биология внутр. вод. 2008. № 2. С. 62–73.
- Скворцов А.К. Расширение многообразия как фундаментальное свойство жизни и как мерило эволюционного прогресса // Биол. Моск. об-ва испытат. природы. Отд. биол. 2001. 106, № 1. С. 4–7.
- Сон М.О. Моллюски-вселенцы азиатского происхождения в экосистемах взморья Кильдийской дельты Дуная // Эволюция морских экосистем под влиянием вселенцев и искусственной смертности фауны. Тез. докл. междунар. конф. Ростов н/Д. 2003. С. 130–131.
- Стом Д.И., Тимофеев М.А. О реакции избегания *Gammarus locustris* Sars байкальской воды // Сибирский экол. журн. 1999. 6, № 6. С. 649–653.
- Шкорбатова Г.Л. Эколого-физиологический анализ структуры волжских популяций *Dreissena polymorpha* (Pall.) // Тез. докл. IV съезда ВГБО. Киев, 1981. 4.4. С. 75–76.
- Bowler D.E., Benton T.G. Causes and consequences of animal dispersal strategies: Relating individual behaviour to spatial dynamics // Biol. Rev. 2005. V. 80. № 2. P. 205–225.
- Lockwood A.P.M. Aliens and interlopers at sea // Lancet. 1993. V. 342. № 8877. P. 942–944.
- Roen U. On freshwater Bryozoa (Ectoprocta) in Greenland with a record of *Plumatella repens* (L.) new to Greenland // Astarte. 1977. V. 10. № 2. P. 73–76.
- Rogick M.D. Studies on freshwater Bryozoa. XV. *Hyalinella punctata* growth data // Ohio J. Sci. 1945. V. 45. № 2. P. 55–79.

СЕЗОННАЯ И МНОГОЛЕТНЯЯ ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ ВЕЛИГЕРОВ ДРЕЙССЕНЫ В РЫБИНСКОМ ВОДОХРАНИЛИЩЕ

Соколова Е.А.

Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанова

152742, Ярославская обл., Некоузский р-н, пос. Борок, sokol@ibw.yaroslavl.ru

Dreissena polymorpha (Pallas) – широко распространенный и один из наиболее изученных гидробионтов внутренних водоемов. В заселении дрейссеной огромных пространств помогает наиболее мобильная стадия развития – парящий велигер, который быстро распространяется в толще воды благодаря течениям и активным движениям. Расселению способствует непрерывное развитие дрейссены в течение вегетационного периода и огромная численность велигеров, достигающая в отдельные годы сотен тыс. экз./м³. В период массового отрождения велигеры временно становятся одним из массовых компонентов планктона (Кирпиченко, 1961, 1963, 1968).

Особенно бурно расселение дрейссены происходит при зарегулировании рек (Кирпиченко, 1971). По данным И.Ф. Овчинникова (1954), дрейссена попадала в район верхней Волги неоднократно в течение последнего столетия, но массового развития достигла здесь после сооружения Рыбинского водохранилища. Дексбах Н.К. в 1935 г. (цитир. по Кучина, 1964) для этого района указывал лишь одно местонахождение дрейссены – у с. Коприно. Овчинников И.Ф. (1954) отмечал массовое скопление дрейссены в Волжском отроге в 1951 г. В водохранилище, как таковом, дрейссена не была распространена. В съемках 1954–1955 гг. Т.Л. Поддубной (1958) в Переборском заливе и у северной оконечности Рожновского мыса была найдена *D. polymorpha*, ранее здесь не встречавшаяся. К 1961 г. она расселилась по Волжскому и Главному плесам (Митропольский, 1963), а в 1968 г. заняла весь водоем (Рыбинское..., 1972). В 1997 г. в Рыбинском водохранилище была зарегистрирована *D. bugensis* (Andrussov) (Orlova et al., 2000). Изучению дрейссены в Рыбинском водохранилище посвящено большое количество публикаций. Однако велигеры, играющие доминирующую роль в развитии дрейссены, поскольку от них зависит численность популяции и заселение нового пространства (Кирпиченко, 1961), в этом водохранилище изучены недостаточно.

Цель настоящей работы – изучить сезонные и межгодовые вариации численности велигеров дрейссены в Рыбинском водохранилище. В основу работы положен архивный материал обработки зоопланктонных проб на шести стандартных станциях Рыбинского водохранилища (Коприно, Молога, Наволок, Измайлово, Средний Двор, Брейтово) с 1956 по 2004 гг. и собственные данные за 2005–2007 гг. Пробы отбирали 10-литровым планктобатором Дьяченко–Коженикова с мая по октябрь с частотой 15 сут. Мы не проводили специальных исследований личинок дрейссены, а их подсчет производили при обработке зоопланктонных проб, поэтому такие данные нельзя считать полными. Установлено, что развитие и превращение велигеров в поствелигеры и их оседание при благоприятных условиях в Куйбышевском и Учинском водохранилищах происходит за 6–10 суток (Качанова, 1961; Кирпиченко, 1963; Львова, 1977), а в Цимлянском водохранилище этот процесс занимает 5–6 дней (Кирпиченко, 1971). Поэтому для получения полной картины развития велигеров и их сезонной динамики необходимы более частые отборы проб (через 2–3 дня). Но поскольку других данных для Рыбинского водохранилища практически нет, то мы остановимся на анализе имеющихся.

Рассмотрение архивных материалов показало, что, к сожалению, они неполные. Во многих пробах личинки дрейссены не подсчитывались, поэтому мы можем привести сведения только по небольшому количеству лет. В 1957 г. велигеры были обнаружены на ст. Коприно и Молога (Волжский плес) и на ст. Измайлово (Главный плес) в июле–сентябре в количестве 0.18–89.20 тыс. экз./м³, а в 1958 г. на тех же станциях их численность увеличилась и варьировала от 1.0 до 145.9 тыс. экз./м³. Начиная с 1961 г., как дрейссена (Митропольский, 1963), так и ее личинки встречались уже на всех стандартных станциях.

Средняя за вегетационный сезон численность личинок дрейссены в 60-е годы варьировала от 4.8 ± 1.5 до 9.5 ± 3.9 тыс. экз./м³ воды, в 70–80-е годы количество велигеров не подсчитывалось, отмечено только, что их было много или очень много (табл. 1). В 90-е годы численность личинок увеличилась и изменялась от 5.4 ± 1.4 до 20.9 ± 9.4 тыс. экз./м³, а в 2004–2007 гг. – от 8.8 ± 2.6 до 24.8 ± 7.8 тыс. экз./м³. В период максимального развития (июль–август) в Рыбинском водохранилище дрейссена продуцирует огромное количество велигеров – до 396.7 тыс. экз./м³. Для сравнения, в Учинском водохранилище максимальная численность личинок составляла 389.5 тыс. экз./м³ (Качанова, 1961), в Цимлянском – 203.7 тыс. экз./м³ (Кирпиченко, 1971), в Куйбышевском – 280.7 тыс. экз./м³ (Кирпиченко, 1963).

Встречаемость дрейссены, составляющая в 60 и 90-е годы 25.0–56.7%, существенно, до 80.5–96.7%, возросла в последние годы исследований. Средняя за вегетационный сезон доля велигеров в

общей численности зоопланктона варьировала от 6.3 до 19.0% и была значительно выше в 2007 г. – 46%. В период массового отрождения велигеры становятся одним из основных компонентов планктона, составляя 34.7–70.3% от общей численности зоопланктона или превышая его количество в 1.2–2.7, а в 2006–2007 гг. даже в 4.6–4.7 раза. Присутствие такого большого количества личинок дрейссены в воде оказывает существенное влияние на планктонное сообщество. Наблюдается снижение численности зоопланктонных фильтраторов и их продукции, а также повышение прозрачности (Ляхович и др., 1981; Бурлакова, 1998). Между численностью велигеров и общим количеством зоопланктона и прозрачностью нами установлена отрицательная, но недостоверная корреляционная зависимость. Более тесная связь отмечена между численностью велигеров и температурой.

Таблица 1. Количественные показатели развития велигеров дрейссены в Рыбинском водохранилище

Показатели	1961	1962	1990	1995	1997	2004	2005	2006	2007
N ср.	9.5±3.9	4.8±1.5	20.3±6.4	5.4±1.4	20.9±9.4	8.8±2.6	11.1±3.6	8.8±2.6	24.8±7.8
N max, месяц	YII	YIII	YII	YIII	YII	YII	YII	YII	YII
Встречаемость, %	25.0	39.6	43.8	56.7	54.2	80.5	96.7	80.5	92.5
N ср. (%)	7.4±2.4	6.3±4.8	17.2±5.5	8.1±1.9	16.2±6.1	10.0±6.8	12.1±2.6	19.0±6.7	46.0±13.0
N max (%)	70.3	119.0	186.3	34.7	266.3	218.0	61.3	471.0	458.0

Примечание. N ср. – средняя численность, тыс. экз./м³; N max – максимальная численность, тыс. экз./м³; N ср. (%) – средняя доля в общей численности зоопланктона, %; N max (%) – максимальная доля, %.

Известно, что в большинстве водоемов личинки дрейссены появляются в планктоне при температуре воды 12–17 °C (Дрейссена, 1994). Так, в Куйбышевском и Учинском водохранилищах личинки появляются в июне, а в сентябре при температуре воды ниже 12–15 °C дрейссена заканчивает размножение. Низкая температура значительно замедляет процесс развития личинок. Календарные сроки ежегодного появления первых велигеров в Куйбышевском водохранилище могут колебаться в пределах трех недель (Качанова, 1961; Кирпиченко, 1964; 1965). В более южных водоемах, в канале Днепр–Кривой Рог и в Цимлянском водохранилище, личинки присутствуют в планктоне с середины мая по конец сентября, а в Днепровском водохранилище – с мая по октябрь–ноябрь (Кирпиченко, 1971; Шевцова, 1968; Дыга, 1965). Полного исчезновения личинок из планктона не наблюдается. В северных районах ареала дрейссены велигеры не успевают закончить развитие и уходят в зиму (Кирпиченко, 1964). Благодаря свойству ранних стадий развития дрейссены прекращать рост при возникновении неблагоприятных условий и продолжать его при улучшении условий среды этот моллюск способен расширить свой ареал на север (Кирпиченко, 1961). В течение довольно растянутого периода размножения численность личинок в планктоне значительно меняется. По имеющимся в литературе данным, в большинстве водоемов наблюдаются два пика численности велигеров: в Куйбышевском, Учинском и Днепровском водохранилищах и канале Днепр–Кривой Рог – в июле–августе (Дыга, 1965; Качанова, 1961; Кирпиченко, 1964; Шевцова, 1968), в реке Оке – в июне–июле (Бирюков и др., 1964). В более теплом Цимлянском водохранилище массовое появление велигеров в планктоне наблюдается трижды: в июле, августе и начале сентября. Частые и неразгнанные пики численности указывают на значительную скорость развития и превращения велигеров в поствелигеры (Кирпиченко, 1971).

В 2004 г. в Рыбинском водохранилище 22 июня при температуре 15.4–16.9 °C велигеры не были зарегистрированы. Первые велигеры отмечены 8 июля в более прогреваемом Волжском плесе (ст. Коприно и Молога) в количестве 0.63–1.25 тыс. экз./м³ (табл. 2). К концу июля–началу августа вода прогрелась до 22–23 °C. В это время наблюдался подъем численности личинок до 8.75–60.25 тыс. экз./м³. В конце августа с понижением температуры воды до 17–18 °C количество велигеров уменьшилось до 1.0–3.5 тыс. экз./м³. В начале сентября на некоторых станциях наблюдался второй незначительный (до 5.00–6.25 тыс. экз./м³) подъем численности, а в конце сентября велигеры присутствовали в планктоне в незначительном количестве (0.02–0.50 тыс. экз./м³). Развитие велигеров зависит от характера весны. Если 22 июня 2004 г. личинки не были обнаружены, то 23 июня 2005 г. они встречались в количестве 0.02–19.00 тыс. экз./м³ (табл. 3). В конце июля с повышением температуры воды до 21–22 °C численность велигеров существенно возросла до 32.7–78.6 тыс. экз./м³. В августе–сентябре на большинстве станций наблюдалось снижение численности личи-

нок дрейссены. Тем не менее, в октябре при температуре 11–12 °С они присутствовали в планктоне на всех станциях в количестве 0.27–1.49 тыс. экз./м³.

Таблица 2. Сезонная динамика численности велигеров в Рыбинском водохранилище в 2004 г.

Станции	22 июня	8 июля	21 июля	4 августа	17 августа	7 сентября	30 сентября
Коприно	0	0.63	9.59	48.14	1.04	6.25	0.02
Молога	0	1.25	12.29	14.10	2.14	5.00	0.16
Наволоч	0	0	2.50	15.50	2.00	1.50	0.30
Измайлово	0	0	60.25	43.75	3.50	0.30	0
Ср. Двор	0	0	28.75	39.25	2.00	0	0
Брейтово	0	0	0	8.75	2.30	5.84	0.50

Таблица 3. Сезонная динамика численности велигеров в Рыбинском водохранилище в 2005 г.

Станции	23 июня	20 июля	17 августа	22 сентября	13 октября
Коприно	19.00	1.7	4.35	0.30	0.27
Молога	12.30	78.6	10.86	1.64	1.49
Наволоч	0.30	32.7	0.90	1.00	0.53
Измайлово	0.02	61.8	14.10	0.40	0.80
Ср. Двор	0	39.6	5.00	0.60	0.70
Брейтово	11.25	9.2	12.80	1.25	0.44

22 мая 2006 г. при температуре 10.0–11.9 °С велигеры в планктоне не встречались (табл. 4). 8 июня вода прогрелась до 15 °С. В это время на ст. Коприно и Средний Двор были зарегистрированы личинки дрейссены в количестве 0.02–0.14 тыс. экз./м³. В конце июня численность велигеров возросла до 0.14–10.10 тыс. экз./м³. Стремительный подъем численности личинок, достигающий на ст. Измайлово и Средний Двор соответственно 383.0 и 396.8 тыс. экз./м³, наблюдался в конце июля при температуре 19.8 °С. К сожалению, в августе пробы не отбирали, а 26 сентября количество велигеров существенно уменьшилось и варьировало на разных станциях от 0.7 до 2.1 тыс. экз./м³. 25 октября температура воды снизилась до 5.4–6.4 °С, но на всех станциях, кроме Коприно, встречались велигеры в количестве 0.48–2.48 тыс. экз./м³.

Таблица 4. Сезонная динамика численности велигеров в Рыбинском водохранилище в 2006 г.

Станции	22 мая	8 июня	28 июня	10 июля	25 июля	26 сентября	25 октября
Коприно	0	0.14	10.10	2.2	7.4	0.70	0
Молога	0	0	7.00	15.0	79.0	1.32	0.59
Наволоч	0	0	1.20	163.0	40.6	1.20	0.48
Измайлово	0	0	1.00	42.0	383.0	1.04	1.58
Ср. Двор	0	0.02	0.14	104.7	396.8	2.10	0.54
Брейтово	0	0	0.86	131.9	47.4	1.14	2.48

Таблица 5. Сезонная динамика численности велигеров в Рыбинском водохранилище в 2007 г.

Станции	31 мая	14 июня	26 июня	10 июля	14 июля	21 августа	12 сентября	25 сентября	25 октября
Коприно	0.014	1.72	4.43	21.86	41.18	55.18	5.84	1.38	0.380
Молога	0.030	1.91	2.14	86.88	32.25	93.17	0.90	0.11	0.100
Наволоч	0	0	0.40	196.75	37.00	15.50	1.75	0.30	0.130
Измайлово	0.025	0	0.28	527.30	64.50	17.88	0.83	0.67	0
Ср. Двор	0.013	0	0.13	35.10	37.14	7.50	2.13	0.36	0.020
Брейтово	0	1.39	1.08	310.80	45.80	7.15	1.86	0.57	0.033

7 мая 2007 г. температура воды в водохранилище составляла 5.8–7.4 °С. Велигеры в это время не попадались. К концу мая наблюдался интенсивный прогрев воды до 19–20 °С. Отмечено появление велигеров, численность которых, несмотря на высокую температуру воды, составляла 0.013–0.030 тыс. экз./м³ (табл. 5). В середине июня температура воды понизилась до 17 °С. Количество личинок дрейссены увеличилось до 1.39–1.91 тыс. экз./м³, но они были отмечены не на всех станциях. Значительный подъем численности (до 310.8 тыс. экз./м³) наблюдался в Главном плесе в июле, а в Волжском – еще и в конце августа. В дальнейшем происходило снижение количества личинок, и в октябре их численность составляла 0.02–0.38 тыс. экз./м³. Скорее всего в Рыбинском, как и в других

водохранилищах (Кирпиченко, 1961; 1964; 1997), они входят в зиму. Весной при повышении температуры велигеры продолжают свое развитие. Таким образом, календарные сроки появления первых асцидиями среды, которые в одно и то же время отличаются в гидрометеорологических условиях (Кирпиченко, 1965). Чаще всего личинки дрейссены размером до 100 мкм начинали свое развитие при температуре воды 14–19 °С в июне, в отдельные годы в мае или июле, а в октябре при 5.4–12.0 °С еще присутствовали в планктоне в количестве от нескольких десятков–сотен до 1.5 тыс. экз./м³. В Волжском плесе массовое появление личинок наблюдалось в июне, июне–июле или августе. Существенно отличается 2004 г., в котором на большей части станций первый подъем численности велигера в планктоне присутствовали парящие и оседающие велигеры размером 100–250 мкм. Одновременное существование различных стадий развития дрейссены свидетельствует о непрерывном ее размножении и создает большие преимущества в заселении новых пространств (Кирпиченко, 1961).

Список литературы

- Бирюков И.Н., Кирпиченко М.Я., Лахов С.М., Сергеева Г.И. Условия обитания моллюска *Dreissena polymorpha* Pallas в Бабинском затоне р. Оки // Тр. Ин-та биол. внутр. вод. Л.: Наука, 1964. Вып. 7(10). С. 38–47.
- Бурлакова Л.Е. Экология моллюска *Dreissena polymorpha* (Pallas) и его роль в структуре и функционировании водных экосистем: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Минск, 1998. 18с.
- Дрейссена: систематика, экология, практическое значение. М.: Наука, 1994. 240 с.
- Дыга А.К. К вопросу биологии *Dreissena polymorpha* Днепровского водохранилища // Гидробиол. журн. 1965. № 2. С. 56–58.
- Качанова А.А. Некоторые данные о размножении *Dreissena polymorpha* Pallas в Учинском водохранилище // Тр. Всес. Гидроб. об-ва. 1961. Т. XI. С. 117–121.
- Кирпиченко М.Я. Изучение биологии моллюска *Dreissena polymorpha* (Pall.) в Куйбышевском водохранилище // Тр. зонального совещ. по типологии и биологическому освоению рыбохозяйственного использования внутренних (пресноводных) водоемов южной зоны СССР. Кишинев: Изд-во "Штиинца" АН Молдавской ССР, 1961. С. 139–143.
- Кирпиченко М.Я. Особенности расселения дрейссены в условиях зарегулированной реки // Тр. Ин-та биол. внутр. вод. М., Л.: Изд-во АН СССР, 1963. Вып. 6(9). С. 153–158.
- Кирпиченко М.Я. Фенология, динамика численности и рост личинок дрейссены в Куйбышевском водохранилище // Тр. Ин-та биол. внутр. вод. Л.: Наука, 1964. Вып. 7(10). С. 19–30.
- Кирпиченко М.Я. Биология дрейссены и защита гидротехнических сооружений от обрастаний // Совещ. по биологии дрейссены и защите гидротехнических сооружений от ее обрастаний. Тез. докл. Тольятти, 1965. С. 10–12.
- Кирпиченко М.Я. Экология онтогенетических стадий дрейссены в реках Волге и Каме // Первая конференция по изучению водоемов бассейна Волги. "Волга-1". Тольятти, 1968. С. 139–141.
- Кирпиченко М.Я. К экологии *Dreissena polymorpha* Pallas в Цимлянском водохранилище // Тр. Ин-та биол. внутр. вод. Л.: Наука, 1971. Вып. 21(24). С. 142–154.
- Кирпиченко М.Я. Проблема численности в экологии гидробионтов. Тольятти: ИОБВ РАН, 1997. 52с.
- Кучина Е.С. К вопросу о распространении моллюска *Dreissena polymorpha* Pallas в р. Северной Двине // Тр. Ин-та биол. внутр. вод. Л.: Наука, 1964. Вып. 7(10). С. 31–38.
- Львова А.А. Экология *Dreissena polymorpha* (Pall.) Учинского водохранилища: Автореф. дис. ... канд. биол. наук.–МГУ, 1977. 22с.
- Лазнович В.П., Каратаев А.Ю., Митрахович П.А. Влияние популяции *Dreissena polymorpha* на экосистему евтрофного озера // Тез. докл. на IV съезде Всес. Гидроб. об-ва. Киев: Наукова думка, 1981. С. 35–36.
- Митропольский В.И. К распределению бентоса Рыбинского водохранилища // Матер. по биологии и гидрологии Волжских водохранилищ. М.: Л., 1963. С. 68–75.
- Овчинников И.Ф. Дрейссена Рыбинского водохранилища // Тез. докл. на III экол. конф. Киевск. гос. ун-та. 1954. ч. II.
- Поддубная Т.Л. Составление бентоса Рыбинского водохранилища в 1953–1955 гг. // Тр. биол. ст. "Борок". М.: Л., 1958. Вып. 3. С. 195–213.
- Рыбинское водохранилище и его жизнь / Ред. Б.С. Кузин Л.: Наука, 1972. 364 с.
- Шевцова Л.В. Изучение роста дрейссены в канале Днепр-Кривой Рог // Моллюски и их роль в экосистемах. Совещ. по изучению моллюсков. Л.: Наука, 1968. С. 77–78.
- Orlova M.I., Starobogatov Ya. I. *Biochimo G.I. Dreissena bugensis* (Andr.) range expansion in Volga River and the northern Caspia Sea: further perspectives for the Baltic region // Reserchacross boundaries. Copenhagen, 2000. P. 194.

MONITORING AND PREDICTING OF ZEBRA MUSSEL AND QUAGGA MUSSEL INVASIONS BY DEVELOPING EUROPEAN EARLY WARNING SYSTEM ON AQUATIC INVASIVE SPECIES

Son¹ M. O., Panov² V. E.

¹ Odessa Branch Institute of Biology of the Southern Seas, 37 Pushkinskaya st., Odessa, 65011 Ukraine,
mikhail.son@gmail.com

² St. Petersburg State University, 7-9 Universitetskaya Nab., St. Petersburg, 199034 Russia,
vpanov@aquaticinvasions.ru

Serious challenges posed by massive human-mediated introductions of invasive alien species, such as Zebra Mussel and Quagga Mussel resulted in the strengthening of international cooperation in research, information exchange and management of invasive alien species, specifically in frameworks of different international group activities related to aquatic invasions in Europe and adjacent areas.

On the Pan-European level, these activities resulted in the establishment of the European Research Network on Aquatic Invasive Species (ERNAIS, <http://www.zin.ru/rbic/projects/ernais/>) in 2001, whose role in the development of the European Information Network on Invasive Species has been further recognized in the European Strategy on Invasive Alien Species (Genovesi, Shine, 2004). In 2005 ERNAIS initiated the establishment of the European electronic journal of applied research of invasive species in aquatic ecosystems with early warning functions *Aquatic Invasions* (ISSN: 1818-5487, <http://www.aquaticinvasions.ru>), which was financially supported by the European Commission Sixth Framework Programme for Research and Technological Development through the Integrated Project ALARM (Settele et al. 2005, Panov and Gollasch 2006). In this ALARM Deliverable we report on the results of the implementation of this ERNAIS initiative in 2006–2007.

The concept of the ERNAIS e-journal *Aquatic Invasions* as an essential part of the developing European early warning system on aquatic invasive species was first presented in the Editorial paper of the first issue of *Aquatic Invasions* published in February 2006 (Panov, Gollasch, 2006).

As we initially suggested, the ERNAIS e-journal *Aquatic Invasions* is already playing an important specific role in the development of a network of Internet-based databases on alien species, by protecting the authors' rights on primary geo-referenced data of invasive alien species records from monitoring and biological survey efforts and biology of invasive species, thus facilitating the flow of essential information needed for decision-making processes (Fig. 1). Currently we are working on the development of an online risk assessment toolkit with early warning functions, which may serve as interactive transmitter of primary information on invasive alien species from data providers upwards to the level of decision-making.

The first three volumes of *Aquatic Invasions* included numerous contributions on dreissens' studies in European inland waters, including definition of borders between their native and invasive ranges, new records, data on their endosymbionts, etc (Bernauer, Jansen, 2006; Lori, Cianfanelli, 2006; Lucy, 2006; Son, 2007; van der Velde, Platvoet, 2007; De Stasio et al., 2008; Mastitsky et al., 2008).

As a separate important function, *Aquatic Invasions* is also serving information system of the European Commission Sixth Framework Programme Strategic Targeted Research Project DAISIE (<http://www.europe-aliens.org>), through the publication of the national checklists of aquatic alien species (Gollasch, Nehring, 2006, Alexandrov et al., 2007, Kerckhof et al., 2007, Minchin, 2007, etc). Furthermore, the timely publication of verified checklists and new findings may help to keep the DAISIE information system up-to-date. The above mentioned checklists also contain the information about dreissens, allowing tracing their introduction to the new countries.

Thus, one of the key benefits of e-journal *Aquatic Invasions* is the timely and readily available publication of essential primary scientific information, also needed for decision-making. A manuscript publication, including a comprehensive review process, takes on average less than one month, thereby reducing the publication time lag typical of many regular international journals. In this way *Aquatic Invasions* can facilitate the regional and Pan-European early warning systems on alien species, previously lacking. The provision of a freely accessible, early warning system for alien species is an essential tool for decision-making on potential early eradication efforts, and also for relevant decision support systems. In addition, *Aquatic Invasions* provides a publication platform for other important information on the management of invasive species including publication of technical reports on new technologies in management of invasive species and proceedings of relevant international meetings. Finally, fast but comprehensive reviewing process of submitted manuscripts is serving as effective quality insurance

mechanism for information on invasive alien species freely available for interested stakeholders via *Aquatic Invasions* information system.

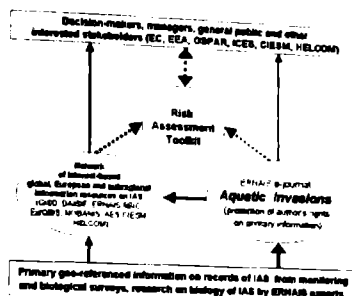


Fig. 1. Role of e-journal *Aquatic Invasions* in the developing European early warning system on invasive alien species, modified from Panov and Gollasch (2006). GISD - Global Invasive Species Database (<http://www.iissg.org/database/>), DAISIE - EC FP6 Strategic Targeted Research Project "Delivering Alien Invasive Species Inventories for Europe" information resources (<http://www.europe-alien.org>), ERNAIS - European Research Network on Aquatic Invasive Species (<http://www.zin.ru/rbic/projects/ernais/>), RBIC - Regional Biological Invasions Centre information system (<http://www.zin.ru/rbic/>), EurOBIS - The European Ocean Biogeographic Information System (<http://www.marbef.org/data/eurobis.php>), ICES - International Council for the Exploration of the Sea (<http://www.ices.dk>), NOBANIS - North European and Baltic Network on Invasive Alien Species (<http://www.nobanis.org/>), AES CIESM - Atlas of Exotic Species of the International Commission for the Scientific Exploration of the Mediterranean Sea (<http://www.ciesm.org/online/atlas/>), EC - European Commission (<http://ec.europa.eu/>), EEA - European Environment Agency (<http://www.eea.europa.eu/>), OSPAR - OSPAR Commission for the Protection of the Marine Environment of the North-East Atlantic (<http://www.ospar.org/>), HELCOM - Baltic Marine Environment Protection Commission (<http://www.helcom.fi/>).

Be relative dreissens special importance of the service consists in an opportunity of tracking of their expansion with the help geo-referenced data. Such data are necessary for monitoring and prediction of the dreissens' expansion. It is especially important for Quagga Mussel that actively settled on channels of the large European rivers.

Acknowledgements

The European Commission Sixth Framework Programme Integrated Project ALARM(Contract no. GOCE-CT-2003-506675) provided start-up support for the *Aquatic Invasions* e-journal. The Strategic Targeted Research Project DAISIE (Contract no. SSPI-CT-2003-511202) provided general networking support. Also we acknowledge cooperation of the *Aquatic Invasions* Editorial team and all experts of ERNAIS contributed with essential information on aquatic invasive species in their papers submitted to the journal.

References

- Alexandrov B., Boltachev A., Kharchenko T., Lyashenko A., Son M., Tsarenko P., Zhukinsky V. Trends of aquatic alien species invasions in Ukraine // *Aquatic Invasions*. 2007. V. 2. P. 215-242.
- Bernauer D., Jansen W. Recent invasions of alien macroinvertebrates and loss of native species in the upper Rhine River, Germany // *Aquatic Invasions*. 2006. V. 1. P. 55-71.
- De Stasio B. T., Schrimpf M. B., Beranek J. E., Daniels J. C. Increased Chlorophyll *a*, phytoplankton abundance, and cyanobacteria occurrence following invasion of Green Bay, Lake Michigan by dreissenid mussels // *Aquatic Invasions*. 2008. V. 3. P. 21-27.
- Gennepet P., Shum C. European strategy on invasive alien species. Nature and Environment 117. Strasbourg: Council of Europe. 2004. 67 p.
- Gollasch S., Nehring S. National checklist for aquatic alien in Germany // *Aquatic Invasions*. 2007. V. 1. P. 245-269. species
- Kerckhof F., Huclters J., Gollasch S. Alien species in the marine and brackish ecosystem: the situation in Belgian waters // *Aquatic Invasions*. 2007. V. 2. P. 243-257.

- Lucy F., Ciminelli S. New records of *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771) (Mollusca: Bivalvia: Dreissenidae) from Central Italy // *Aquatic Invasions*. 2006. V. 1. P. 281–283.
- Lucy F. Early life stages of *Dreissena polymorpha* (zebra mussel): the importance of long-term datasets in invasion ecology // *Aquatic Invasions*. 2006. V. 1. P. 171–182.
- Mustitsky S. E., Lucy F., Gagarin I. G. First report of endosymbionts in *Dreissena polymorpha* from Sweden // *Aquatic Invasions*. 2008. V. 3. P. 83–86.
- Minchin D. A checklist of alien and cryptogenic aquatic species in Ireland // *Aquatic Invasions*. 2007. V. 2. P. 341–366.
- Pamov I., Gollasch S. Aquatic Invasions – the new European journal of applied research on biological invasions in aquatic ecosystems // *Aquatic Invasions*. 2006. V. 1. P. 1–3.
- Settele J., Hammen V., Hulme P., Karlson U., Klotz S., Kotarac M., Kunin W., Marion G., O'Connor M., Petamidou T., Peterson K., Potts S., Pritchard H., Pysek P., Rounsevell M., Spangenberg J., Steffen-Dewenter L., Sykes M., Tighi M., Zobel M., Kuhn I. ALARM – Assessing Large-scale environmental Risks for biodiversity with tested Methods – GAIA. 2005. V. 14. №1. P. 69–72.
- Son M.O. Native range of the zebra mussel and quagga mussel and new data on their invasions within the Ponto-Caspian Region // *Aquatic Invasions*. 2007. V. 2. P. 174–184.
- van der Velde G., Platvoet D. Quagga mussels *Dreissena rostriformis bugensis* (Andrusov, 1897) in the Main River (Germany) // *Aquatic Invasions*. 2007. V. 2. P. 261–264.

ЛИЧИНКИ ДРЕЙССЕНЫ КАК КОМПОНЕНТ ЗООПЛАНКТОНА ВОДЕМОВ БАСЕЙНА ВЕРХНЕЙ ВОЛГИ

Столбунова В.Н.

Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН

152742, Ярославская обл., Некоузский район, пос. Борок, stolbunova@ibiv.yaroslavl.ru

Представители семейства Dreissenidae имеют длительную эволюционную историю. Широко распространенная в настоящее время *Dreissena polymorpha* (Pall.), понто-каспийский вид, заселила почти все пресноводные водоемы Европы, исключая северные районы, где нормальное существование моллюска невозможно из-за низких температур. Как отмечал Ф.Д. Мордухай-Болтовской (1965), полиморфная дрейссена является одним из самых древних и устойчивых видов. Расселение ее тесно связано с гидростроительством. Бурно развиваясь в водохранилищах, где множество субстратов, пригодных для заселения, дрейссена играет значительную роль в трофоценотической структуре и самоочищении водоемов. В то же время, обустраивая гидротехнические сооружения, моллюск создает серьезные помехи в их эксплуатации.

В бассейне Верхней Волги *D. polymorpha* появилась в 40-х годах (Экологические проблемы ... 2001). В Ивановском и Угличском водохранилищах она впервые отмечена в 1953 г. (Фенюк, 1959), в Рыбинском – в 1954 г., а к 1968 г. заселила все плесы водоема (Рыбинское водохранилище ... 1972). В 1997 г. в Рыбинском водохранилище впервые обнаружена Г.И. Биочкин *D. bugensis* (Andr.) (Orlova et al., 2000). Осенью 2000 г. в Угличском водохранилище от устья р. Медведицы до речной части Волги бугскую дрейссену впервые нашел Г.Х. Щербина (2002). Автор указывает, что в Ивановском водохранилище этот вид, как в русловых биотопах, так и в прибрежье, отсутствовал. В 80-е годы в оз. Плещеево, принадлежащем бассейну Угличского водохранилища, появился *D. polymorpha*. Вероятно, моллюск был занесен случайно с сетями рыбаков, промышлявших на Волге. По данным Н.Н. Жгарева (1992) в 1985 г. дрейссена расселилась в большом количестве во всем водоеме.

Как известно, дрейссениды раздельнополы: оплодотворение происходит в наджаберной полости материнской особи, а затем яйца развиваются в воде. Размножение дрейссены в разных частях ареала в большинстве водоемов и появление в планктоне личинки наступает при температуре воды 12–17 °С (Качанова, 1961; Косова, 1965; Кирпиченко, 1971; Гальперина, Львова-Качанова, 1972; Каратаев, 1983; Morton, 1969; Lewandowski, Ejsmont-Karabin, 1983 и др.). По данным И. Майзенхаймера (Meisenheimer, 1901), спиральное дробление яйца дрейссены ведет к образованию свободно плавающей личинки трохофоры (размером 60–70 мкм), которая превращается в велигера (до 175 мкм). И.Я. Кирпиченко (1962, 1965) выделяет в стадии велигера две подстадии: парящий велигер, ведущий исключительно планктонный образ жизни, и оседающий, который парит в толще воды, но придерживается и твердого субстрата. Максимальные размеры – 250, иногда 300 мкм. Следующая стадия – поствелигерная. В этот период оседающий велигер прикрепляется к твердому субстрату, происходит полная редукция велаума, развивается мощная нога и другие органы. Размеры стадии колеблются от

планктона. Массовое развитие велигеров (до 1069 тыс. экз./м³, 81.5% от общей) прослеживалось и в начале июля 2004 г.

Регулярные еженедельные исследования зоопланктона проводились в 1997 г. с июня по октябрь в прибрежной и глубоководной зоне Волжского плеса Рыбинского водохранилища. На откры-
тых мелководьях и в глубоководном плесе мелкие личинки дрейссены размером до 100 мкм в коли-
честве 0.7–1.0 тыс. экз./м³ появились в середине июня, когда температура воды повысилась до 16.5
°С. На полузащищенном мелководье у Красного ручья при температуре воды 19.2 °С численность
велигеров была выше – 3.0 тыс. экз./м³ (табл. 3).

Таблица 2. Численность (тыс. экз./м³) личинок дрейссены в пелагиали водохранилищ в летний пери-
од в разные годы

Дата	Иваньковское					Дата	Угличское	
	Городня	Безбородово	Водозабор	Корчева	Липня		Кимры	Калезин
21.06.84	–	–	1.8	20.3	–	24.06.84	11.5	0.9
24.06.87	8.0	82.5	11.0	15.6	33.7	26.06.87	3.0	92.2
23.06.03	1.0	30.0	19.2	16.2	5.0	26.06.03	31.0	2.2
17.07.84	–	–	–	4.7	16.2	16.07.84	24.4	6.6
27.07.86	–	–	3.4	9.0	11.9	30.07.86	2.5	36.2
27.07.88	0.8	–	34	10.8	18.0	25.07.88	2.5	44.2
14.07.89	–	7.9	5.0	58.7	307.5	13.07.89	2.0	55.0
08.07.90	11.7	127.5	494.3	197.1	6.2	11.07.90	70.0	46.9
09.07.91	0.2	6.0	145.8	53.1	54.4	11.07.91	24.0	122.5
29.07.92	177.9	45.0	180.0	286.7	97.5	28.07.92	36.0	566.7
26.07.94	3.5	260.0	1361.0	298.3	17.5	09.07.94	545.0	–
04.07.04	59.4	692.5	1068.8	125.0	–	02.07.04	400.5	344.0
23.08.84	0.2	3.8	–	2.9	–	28.08.84	7.5	10.8
05.08.95	28.3	62.5	63.3	10.7	22.5	01.08.95	7.5	94.2

Таблица 3. Динамика численности (тыс. экз./м³) планктонных личинок дрейссены в Волжском плесе
Рыбинского водохранилища на разных глубинах в 1997 г.

Дата	t воды, °С	Мелководья						Глубоководная зона
		Полузащищенные			Открытые			
		1*	2	3	4	5	6	
18.06	16.2–19.2	3.0	0	0	0	1.0	1.0	0.7
25.06	18.2–20.1	6.0	0	0	0	0	0	0
02.07	21.4–23.7	9.0	4.0	20.0	30.0	95.0	35.0	4.7
09.07	21.0–22.6	3.8	10.0	30.0	1.2	1.2	1.3	17.2
16.07	17.0–18.8	0.5	11.0	0	1.0	20.0	4.0	12.0
24.07	21.6–23.2	5.0	35.0	1.7	0	40.5	21.0	43.1
30.07	21.0–22.3	–	5.0	–	1.0	96.0	1.0	134.0
13.08	19.6–20.6	1.0	2.5	1.5	22.0	24.0	34.0	10.0
22.08	16.8–20.3	0	1.5	0	0	1.0	1.0	1.0
27.08	19.4–21.0	0	0	0	1.0	1.0	1.0	0
10.09	13.8–15.2	0	0	0	0.5	1.5	4.5	4.5
17.09	12.8–13.2	–	–	–	0	6.8	1.5	4.5
24.09	10.6–11.4	–	–	–	2.2	0	0.8	1.5
30.09	5.4–5.8	0	0	0	–	–	–	–
15.10	5.8–7.8	–	–	–	0	0	0	0.04

Примечание. * 1 – у Красного ручья, средняя глубина 1.5 м; 2 – у метеорологической будки на выходе из канала к пос. Борок, средняя глубина 1.7 м; 3 – напротив очистных сооружений пос. Борок, средняя глубина 1.5 м; 4 и 5 – у Мишиной болота, средняя глубина 1.2 и 3.9 м соответственно; 6 – перед о. Хохотка, средняя глубина 1.3 м; 7 – у с. Коприно, средняя глубина 12 м.

За вегетационный период на всех станциях максимальная численность велигеров наблюдалась на полузащищенных мелководьях (до 30–35 тыс. экз./м³) и открытых (до 95–96 тыс. экз./м³) – в начале и во второй половине июля, в глубоководной зоне величина численности была наибольшей в конце июля – 134 тыс. экз./м³. Небольшой подъем прослеживался в первой половине августа (до 34 тыс.

экз./м³). В сентябре при снижении температуры воды до 15 °С и ниже личинки дрейссены постепенно исчезают из планктона. В середине октября в открытой части плеса присутствовали единичные экземпляры велигеров с длиной раковины 235–250 мкм, возможно, готовые к оседанию, на других стоящих личинки отсутствовали.

В планктоне оз. Плещеево личинки дрейссены впервые были обнаружены осенью 1987 г. (зоопланктон в летний период, к сожалению, не собирался). В конце сентября-начале октября при температуре воды 12–10 °С в центральной части озера с глубинами 23–24 м численность велигеров достигала 0,4 тыс. экз./м³, на станции у Синего Камня с глубиной 5 м – 1,3 тыс. экз./м³. В летний период 1989–1992 и 1996 гг. в пелагиали озера (пробы интегральные) количество личинок (тыс. экз./м³) было достаточно высоким:

Дата	t °С воды	Центр озера (глубина 23 м)	Водозабор (глубина 5 м)
26.07.89	20,6–7,0	36,2	0,8
10.07.91	21,2–7,1	26,5	23,8
21.08.90	19,7–11,0	3,5	30,0
23.08.91	16,9–5,9	10,4	–
20.08.96	21,3–7,6	12,2	77,5

Как известно по литературным данным, вертикальное распределение личинок в планктоне неравномерно и зависит от глубины и времени суток (Качалова, Слока, 1964; Кирпиченко, 1971; Львова, 1977; Каратаев, 1981). Установлено, что велигеры тяготеют к поверхностным слоям. В центральной части оз. Плещеево 20 августа 1996 г. личинки дрейссены распределялись по вертикали следующим образом:

Слой, м	1	2	4	6	8	10	12	13	14	16	18	20
t °С воды	21,3	20,4	18,6	18,2	17,6	17,2	14,0	10,8	9,8	8,2	7,8	7,6
N, тыс. экз./м ³	2,5	30,0	115,0	0,0	2,5	0,0	0,4	0,0	2,5	1,6	0,8	1,2

Наибольшая численность велигеров прослеживалась в верхнем слое воды с максимумом на 4 м. Сходное распределение наблюдалось в Ивановском плесе на ст. Корчева 17 июля 1984 г.:

Слой, м	1	2	4	6	8	10	12	14	16
t °С воды	20,6	20,5	20,3	20,0	19,8	19,6	19,3	18,8	18,6
N, тыс. экз./м ³	10,0	12,5	13,8	0,0	0,0	2,5	3,7	0,0	0,0

Таблица 4. Численность (тыс. экз./м³) личинок дрейссены в течение суток 28–29 июля 1986 г. в Ивановском плесе на ст. Корчева

Слой, м	Время, час			
	13	21	1	8
Верхний (до 2 м)	13,3	16,7	36,3	5,0
Нижний (7+8) м	1,5	4,2	0,0	5,8

При суточном перемещении личинок дрейссены следует отметить, что наибольшая их численность наблюдалась в верхнем 2-х метровом слое с максимумом в ночное время, когда все велигеры поднимались в поверхностный слой. Утром они рассеивались во всю толщу воды (табл. 4).

Таким образом, в рассматриваемых водоемах бассейна Верхней Волги с 90-х гг. количество личинок дрейссены значительно возросло. В летнее время они могут выступать как доминирующий элемент в зоопланктонном сообществе, образуя в отдельные годы до 70–80% численности. Велигеры встречаются в планктоне с июня при температуре воды 15–16,5 °С, лишь в 1975 г. в Ивановском плесе первые личинки были обнаружены ранней и теплой весной (в начале мая). В планктоне в летний период преобладают мелкие велигеры, что свидетельствует о растанутости нереста моллюска. Личинки дрейссены распределяются во всей толще воды, но концентрируются в поверхностном слое до 2–4 м. Максимальная численность велигеров – в конце июля-начале августа. В остальное время они заселяют толщу воды в меньшем количестве, в октябре – не встречаются.

Список литературы

- Гальперина Г.Б., Львова-Качанова А.А. Некоторые особенности размножения *Dreissena polymorpha polymorpha* (Pall.) и *D. polymorpha andrusovi* (Andr.) // Комплексные исследования Каспийского моря. М.: Изд-во МГУ, 1972. Вып. 3. С. 61–73.
- Жирева Н.Н. Состав и распределение фауны зарослей озера Плесеево // Факторы и процессы эвтрофикации озера Плесеево. Ярославль: Яросл. гос. ун-т, 1992. С. 95–105.
- Каратаев А.Ю. Личиночная стадия развития *Dreissena polymorpha* Pallas в оз. Лукомльском – водоем-охладителе ТЭС // Вестн. Бел. ун-та. Сер. 2. Химия, биология, география. 1981. № 3. С. 54–59.
- Каратаев А.Ю. Экология *Dreissena polymorpha* Pallas и ее значение в макрозообентосе водоема-охладителя тепловой электростанции: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Минск, 1983. 24 с.
- Качанова А.А. Некоторые данные о размножении *Dreissena polymorpha* Pallas в Учтинском водохранилище // Тр. Всесоюз. гидробиол. о-ва. Т. 11. Изд-во АН СССР. М., 1961. С. 117–121.
- Кирпиченко М.Я. Изучение биологии моллюска *Dreissena polymorpha* Pallas в Куйбышевском водохранилище // Тр. зонального совещ. по типологии и биол. обоснованию рыбохоз. использования внутр. (пресноводных) водоемов южной зоны СССР. Изд-во «Штиинца» АН Молдавской ССР, Кишинев, 1962. С. 139–143.
- Кирпиченко М.Я. Экология ранних стадий онтогенеза *Dreissena polymorpha* Pallas в связи с обмрачением гидротехнических сооружений: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Днепрпетровск, 1965. 20 с.
- Кирпиченко М.Я. К экологии *Dreissena polymorpha* Pallas в Цимлянском водохранилище // Биология и продуктивность пресноводных организмов. Л.: Наука, 1971. С. 142–154. (Тр. ИБВВ АН СССР; Вып. 21(24)).
- Косова А.А. Зоопланктон западной части низовьев дельты Волги в период регулирования стока // Изменение биологических комплексов Каспийского моря за последние десятилетия. М.: Наука, 1965. С. 98–137.
- Львова А.А. Экология *Dreissena polymorpha* (Pall.) Учтинского водохранилища: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Изд-во МГУ, 1977. 12 с.
- Львова А.А., Макарова Г.Е. Особенности размножения дрейссены в разных частях ареала // Вид в ареале: Биология, экология и продуктивность водных беспозвоночных. Минск, 1990. С. 141–146.
- Морозухай-Батюшковой Ф.Д. Происхождение и распространение полиморфной дрейссены // Советские доклады. Тольятти, 1965. С. 3–4.
- Рыбинское водохранилище и его жизнь / Ред. Б.С. Кузин. Л.: Наука, 1972. 364 с.
- Скальская И.А. Дрейссена (*Dreissena polymorpha* (Pall.)) Верхней Волги: расселение, структура популяций и современные темпы воспроизводства численности // Биология внутр. вод. 2000. № 3. С. 68–78.
- Столбунова В.Н. Зоопланктон прибрежной зоны Рыбинского и Ивановского водохранилищ в 1971–74 гг. // Гидробиологический режим прибрежных мелководий верхневолжских водохранилищ. Ярославль, 1976. С. 170–212.
- Столбунова В.Н. Многолетние изменения зоопланктонного комплекса в Ивановском и Угличском водохранилищах // Биология внутр. вод. 1999. № 1–3. С. 92–100.
- Столбунова В.Н. Характеристика зоопланктонного сообщества Волжского плеса Рыбинского водохранилища: видовая структура зоопланктоценозов разных биотопов // Биология внутр. вод. 2003. № 2. С. 80–85.
- Фенюк В.Ф. Донная фауна Ивановского и Угличского водохранилищ // Тр. Ин-та биол. водохр. АН СССР. 1959. Вып. 1(4). С. 139–160.
- Щербина Г.Х. О распространении *Dreissena bugensis* (Dreissenidae, Bivalvia) в верхневолжских водохранилищах // Зоол. журн. 2002. Т. 81, № 5. С. 515–520.
- Экологические проблемы Верхней Волги. Ярославль: Изд-во ЯГТУ, 2001. 427 с.
- Lewandowski K., Ejsmont-Karabin J. Ecology of planktonic larval of *Dreissena polymorpha* (Pall.) in lakes with different degree of heating // Pol. Arch. Hydrobiol. 1983. Vol. 30. № 2. P. 89–101.
- Meisenheimer J. Entwicklungsgeschichte von *Dreissena polymorpha* (Pall.) // Ztschr. wiss. Zool. 1901. Bd. 69. S. 1–137.
- Morton B. Studies on the biology of *Dreissena polymorpha* (Pall.). 3. Population dynamics // Ibid. 1969. Vol. 38. P. 471–482.
- Orlova M.I., Starobogatov Ya. I., Biochino G.I. *Dreissena bugensis* (Andr.) range expansion in the Volga River and the northern Caspian Sea: further invasion perspectives for the Baltic Sea region // In book: «Research across boundaries». Copenhagen, 2000. 194 p.

ГЕЛЬМИНТЫ В ПОПУЛЯЦИЯХ МОЛЛЮСКОВ РОДА *DREISSENA* ИЗ ВОЛЖСКИХ ВОДОХРАНИЛИЩ

Тютин А.В., Щербина Г.Х., Пряничникова Е. Г.
Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанова РАН,
152742, пос. Барок, Ярославская область, Россия.
tyutin@ibiw.yaroslavl.ru

Как известно, начало активного исследования наиболее распространенного представителя семейства *Dreissenidae* – *Dreissena polymorpha* Pallas, 1771 европейскими гидробиологами в XIX веке было балластными водами или обрастаниями судов через создаваемую в то время систему межбассейновой экспансии. Можно считать уникальной эту способность полиморфной дрейссены к быстрой ареальной экспансии, при которой популяции моллюска за короткое время достигают высокой численности и оказывают средообразующее влияние в качестве массового фильтратора на экосистемы водоемов разных типов. Следует отметить, например, что ареал обитания другого родственного вида дрейссены – *D. bugensis* Andrussov, 1897 до недавнего времени был ограничен только низовьями рек Южный Буг, Днепр и небольшой зоной прибрежного опреснения Черного моря. Интерес к изучению особенностей биологии этого моллюска существенно вырос только после непреднамеренного заноса бугской дрейссены вместе с полиморфной в североамериканские Великие Озера в середине 1980-х гг., расселения этого вида по Дунайско-Рейнскому судоходному пути в Западной Европе в 2004–2006 гг. и отмечаемого в последние годы во многих водоемах роста плотности смешанных двувидовых поселений дрейссены (Molloy et al., 1996, 1997; Орлова, Щербина, 2002; Pora and Pora, 2006). Сходные тенденции были отмечены к началу XXI веков отечественными исследователями для бассейна реки Волги, где начало строительства сплошного каскада крупных слабопроточных водохранилищ создало хорошие условия для увеличения численности *D. polymorpha* еще в середине XX века. В частности, в 1992 г. было впервые описано расселение запесенной с балластными водами и обрастаниями судов через Волго-Донской канал бугской дрейссены в средней и нижней Волге: Куйбышевском и Саратовском водохранилищах (Антонов, 1993).

По нашим наблюдениям, уже в период с 1997 г. по 2000 г. постоянные популяции *D. bugensis* сформировались в верхневолжском бассейне: по всей протяженности Угличского водохранилища и в глубоководных участках Волжского плеса Рыбинского водохранилища. При этом плотность двувидовых сообществ дрейссены нередко достигала 10–12 тыс. экз./м², а доля в них бугской дрейссены могла иногда превышать 90% (Щербина, Орлова, 2002). Позднее, за период с 2000 г. по 2005 г., в большинстве исследованных речных участках расположенного ниже Горьковского водохранилища доля бугской дрейссены в двувидовых выборках моллюсков выросла с 1–2% до 15–45%, соответственно. Следует также отметить, что средняя численность *D. polymorpha* в 1992 г. в речной части Горьковского водохранилища составляла только 2.3 тыс. экз./м². После вселения в водохранилище второго вида дрейссены в 2000–2005 гг. значение этого показателя для двувидового сообщества возросло до 4.5–5.8 тыс. экз./м². Возможно, в качестве одной из предпосылок, как для современного роста численности *D. polymorpha*, так и для натурализации *D. bugensis* в волжских водохранилищах, наряду с постепенным увеличением минерализации воды, можно рассматривать регистрируемое с середины 1970-х гг. смягчение ранее резко континентального климата на большей части Европейской территории России. В частности, для верхневолжского региона к началу XXI века это выразилось в увеличении количества осадков и повышении среднегодовой температуры воздуха на 1.7 °С (Литвинов, Рошупко, 2008). Вероятно, дальнейшее распространение бугской дрейссены по Волго-Балтийскому водному пути севернее географического центра Рыбинского водохранилища (58°22' с.ш.): в Моложский и Шекснинский плес этого водоема, Шекснинское водохранилище и Белое озеро, ограничивается не температурным фактором, а относительно низкой минерализацией воды, поступающей из большинства северных рек-притоков.

По данным паразитологических исследований, в условиях снижения проточности после зарегулирование стока Волги одновременно с ростом плотности популяций *D. polymorpha* во всех создаваемых водохранилищах в 1950–1990-х гг. произошло постепенное формирование постоянной фауны ассоциированных с этим моллюском паразитов и комменсалов, в целом, сходной по видовому составу и структуре с сообществами эндосимбионтов полиморфной дрейссены в бассейнах других европейских водоемов (Куперман и др., 1994; Molloy et al., 1996, 1997). Следует отметить, что при высокой численности волжских популяций *D. polymorpha* многие связанные с ней в своем жизненном цикле паразиты достаточно часто переходили в категорию наиболее массовых видов. Учитывая быстрое расселение в верхневолжских водохранилищах *D. bugensis* и переход сообществ от одновидового

ного к двустворчатому типу, в 2000–2007 гг. нами было проведено дополнительное исследование с целью изучения возможных паразитологических последствий этого процесса. Всего методом полных вскрытий было исследовано 63 выборки, включающие 995 взрослых особей *D. bugensis* с длиной раковины 15–35 мм, собранных в акваториях Угличского, Рыбинского и Горьковского водохранилищ. В результате установлено, что, по сравнению с *D. polymorpha*, у бугской дрейссены относительно редко встречаются типичные для дрейссены эндосимбионты: мелкие олигохеты, нематоды, хирономиды, инфузории (*Trichodina* sp., *Ophryoglena* sp., *Conchophithirus acuminatus* Raabe), пиявки (родов *Erpobdella* и *Hellobdella*), метатеркарии эхиностоматид (*Neocanthoparyphium petrowi* Nevostrujeva, *Echinoparyphium recurvatum* Luhe), яйца и личинки водяных клещей (из родов *Unionicola* и *Mideopsis*). Три вида гельминтов, размножающихся в полиморфной дрейссене и наиболее патогенных для широкого круга рыб на гермафродитной стадии (*Aspidogaster limacoides* Diesing, *Vicephalus polymorphus* Olfers, *Phyllodistomum folium* Baer), в исследованных выборках бугской дрейссены не были найдены.

Заноса новых для верхневолжского региона видов гельминтов с бугской дрейссеной пока не отмечено, что косвенно свидетельствует о преимущественном расселении на стадии велигера (с базальными водами судов). Фактическая невосприимчивость *D. bugensis* к заражению аборигенными паразитами также облегчает процесс конкуренции с местными видами двустворчатых моллюсков на начальном этапе натурализации, и, вероятно, обусловлена целым рядом физиологических особенностей бугской дрейссены, которая относительно недавно (в эволюционном масштабе) перешла из солоноватых вод в пресные. Можно отметить также целый ряд экологических отличий *D. bugensis* от полиморфной дрейссены (Тютин, Щербина, 2006): обитание чаще в более глубоководных участках водоемов, относительно высокая скорость фильтрации, более продолжительный сезонный период пребывания гонад в половозрелом состоянии, слабое приклепление к субстрату, тонкостенная раковина, что упрощает выселивание взрослых особей этого вида широко распространенными в бассейне Верхней Волги моллюскоядными рыбами (язь, плотва, густера, крупный лещ и др.). По данным многолетних наблюдений, даже в тех случаях, когда доля бугской дрейссены составляла при аутоакклиматизации ~90% общей численности дрейссены (Угличское водохранилище), после первичной вспышки численности она уступала свои позиции (Щербина, Buckler, 2006). Тем не менее, по нашему мнению, заслуживает внимания анализ возможных последствий расширения ареала обитания *D. bugensis* для основных видов гельминтов, ассоциированных с местными группировками полиморфной дрейссены.

В 2000–2007 гг. более 2000 особей *D. polymorpha* из разных водоемов было исследовано на предмет зараженности *Aspidogaster limacoides*, *Vicephalus polymorphus*, *Phyllodistomum folium*. В качестве «контрольного» водоема для примерного рассмотрения фоновых сукцессионных процессов можно использовать Иваньковское водохранилище, где процесс натурализации бугской дрейссены протекает наименее успешно (в гидробиологических пробах за весь период наблюдений найдено только несколько экземпляров данного вида). Не исключено, что одним из препятствий для этого служит достаточно высокая плотность популяции часто питающейся моллюсками густеры, которая в последние годы в этом водоеме почти равна по численности популяции менее активного в этом отношении леща. Учитывая высокие плотности поселений полиморфной дрейссены в бассейне Волги, встречаемость у нее трех рассматриваемых видов гельминтов не может чрезмерно повышаться из-за риска критического увеличения патогенного влияния паразитов на своих дефинитивных хозяев – рыб (Тютин и др., 2005; Тютин, Щербина, 2006). В исследованных нами выборках *D. polymorpha* из Иваньковского водохранилища по сравнению с 2000 г. ($n=75$) в 2003–2004 гг. ($n=121$) встречаемость *A. limacoides* снизилась почти в два раза (с 1.33 до 0.83%), встречаемость *V. polymorphus* существенно не изменилась (1.33–1.53%), а *Ph. folium* стал доминирующим видом (0–3.57%). Такая динамика может быть следствием увеличения пресса моллюскоядных карповых рыб на группировки полиморфной дрейссены. Для метатеркарий *Ph. folium*, развивающихся в спорозитах непосредственно на жабрах моллюсков, этот процесс более выгоден, по сравнению со способным полностью завершить развитие в моллюске *A. limacoides*, карповые рыбы для которого играют скорее расселительную роль. Для *V. polymorphus*, церкарии которого выходят из моллюсков и заражают вторых промежуточных хозяев – рыб активно, повышение вероятности контактов с карповыми компенсирует их элиминирующее действие на партогенетические стадии. В Горьковском водохранилище натурализация бугской дрейссены в начале XXI века шла более успешно. В этот период нами исследованы две интегральные выборки *D. polymorpha* ($n=228$ и $n=112$) с 9 станций от г. Костромы до нижнего приплотинного участка данного водоема. По сравнению с 2000 г. встречаемость у полиморфной дрейссены *A. limacoides* к 2005 г. выросла (с 2.63% до 5.36%), зараженность паразитами *V. polymorphus* увеличилась в меньшей степени (1.32–1.79%), снизилась встречаемость *Ph. folium* (1.32–0.89%). Сложнее выявить подобные различия в пределах крупного водоема озерного типа. Тем не менее, например, при работе в

2000–2006 гг. в относительно небольшом по площади Волжском плесе Рыбинского водохранилища установлено, что бугская дрейссена нередко доминирует по численности в двувидовых пробах, собранных в районе пос. Коприно, а на траверсе реки Сутка этот новый вид всегда уступает по численности полиморфной дрейссене (табл. 1). Не исключено, что расхождение в показателях встречаемости трех основных видов гельминтов у *D. polymorpha* из этих участков Волжского плеса возникло из-за большей привлекательности скоплений бугской дрейссены для моллюсковых рыб.

Таблица 1. Встречаемость основных видов гельминтов в локальных группировках *D. polymorpha* Волжского плеса Рыбинского водохранилища (данные 2000–2006 гг.)

Вид гельминта	Места сбора проб в Волжском плесе Рыбинского водохранилища	
	траверс р. Сутка, n = 238	траверс пос. Коприно, n = 275
<i>Aspidogaster limacoides</i>	3.36	2.18
<i>Bucephalus polymorphus</i>	0.84	1.45
<i>Phyllodistomum folium</i>	2.52	0

Более четкие различия удалось получить при анализе данных по всей юго-западной части Рыбинского водохранилища, отделенной от северо-восточной условной линией между Каменниковским полуостровом и г. Рыбинск и Центральным мысом на территории Дарвинского заповедника. Следует отметить, что в юго-западной половине Рыбинского водохранилища бугская дрейссена обитает с 1997 г., однако массовое развитие ее группировки получили только в участках, заполняемых достаточно высокоминерализованной волжской водой (собственно Волжский плес и граничащая с ним часть Главного плеса). В западной части водохранилища, включающем Моложский плес и зону подпора в устьевой части одноименной реки *D. bugensis* практически отсутствует. В целом, тенденции изменения встречаемости трех основных видов гельминтов у полиморфной дрейссены, выявленные в Моложском плесе, сходны с описанными ранее для Ивановского водохранилища, а Волжском плесе – с Горьковским водохранилищем (табл. 2).

Таблица 2. Встречаемость гельминтов у *D. polymorpha* из разных участков юго-западной части Рыбинского водохранилища

Вид гельминта	Плеса в пределах юго-западной части Рыбинского водохранилища			
	2000–2004 гг., n = 432		2005–2007 гг., n = 643	
	Волжский	Моложский	Волжский	Моложский
<i>Aspidogaster limacoides</i>	1.69	1.03	4.15	0
<i>Bucephalus polymorphus</i>	0.84	0.51	1.51	1.77
<i>Phyllodistomum folium</i>	1.69	1.54	1.32	1.77

Следует заметить, что использованное нами усреднение данных за несколько лет наблюдений в некоторых случаях оправдано при работе с материалом из Рыбинского водохранилища. В этом крупном мелководном водоеме озерного типа уровень режим может значительно варьировать по годам из-за различий в работе окружающих его плотин гидроузлов, что сильно отражается на площади осушаемой литорали и плотности нагульных скоплений рыб. Как следствие, например, многолетняя тенденция постепенного роста встречаемости основных видов гельминтов у полиморфной дрейссены была сбалансирована в 2006 г., когда впервые в течение всего периода открытой воды в водохранилище удерживался рекордно высокий уровень близкий к максимальной проектной отметке (табл. 3).

Таблица 3. Межгодовые колебания встречаемости гельминтов у *D. polymorpha* из юго-западной части Рыбинского водохранилища

Годы	2000–2004	2005	2006	2007
Число выборок, N	15	13	18	17
Число моллюсков, n, экз.	432	317	228	98
<i>Aspidogaster limacoides</i>	1.39	5.05	1.75	2.04
<i>Bucephalus polymorphus</i>	0.69	2.21	0.88	1.02
<i>Phyllodistomum folium</i>	1.62	1.89	0.44	2.04

Таким образом, можно констатировать, что при замене в верхневолжских водохранилищах одновидового сообщества дрейссены на двувиговое, как правило, в выборках полиморфной дрейссены наблюдается рост встречаемости *Aspidogaster limacoides* и снижение встречаемости паразитов *Phyllodistomum folium*. Одной из вероятных причин этого может быть переход на питание преимущественно бугской дрейссеной значительной части местных группировок моллюсковых рыб. Отмеченный во

всех водоемах небольшой рост встречаемости парентит *Viscerhalus polymorphus*, вероятно, связан в большей степени с действием другого фактора, а именно – с совпадшей по времени с нашим исследованием заменой в структуре пелагических сообществ рыб верховолжских водохранилищ не восприимчивых к заражению церкариями этого гельминта снетка и ряпушки на черноморско-каспийскую толуюку. Этот короткоцикловоый планктофаг-всеенец, наряду с сеголетками местных карповых и окуневых рыб, стал массовым вторым промежуточным хозяином для *V. polymorphus* и новым объектом питания основного definitive хозяина – судака. Метасцеркарии данной трематоды – наиболее массовый паразит в пелагических скоплениях молоди рыб верховолжских водохранилищ. В некоторых участках водоемов с крупными популяциями *D. polymorpha* церкариозы, вызываемые *V. polymorphus*, безусловно, способны негативно влиять на численность ранних личинок.

Поскольку судак в крупных водоемах России распространен практически повсеместно, показатель частоты встречаемости метасцеркарий *V. polymorphus* в мускулатуре сеголетков рыб может быть использован для целей биоиндикации: при косвенной оценке численности популяции *D. polymorpha* в водоеме. Например, по нашим наблюдениям, в 2005 г. уже в июле встречаемость метасцеркарий *V. polymorphus* у сеголетков толуюки в Моложском плесе Рыбинского водохранилища достигла 57.1%, тогда как в Волжском плесе этот показатель составил только 20.8%. При этом, встречаемость метасцеркарий у самих сеголетков судака с длиной тела 45–75 мм, который могут быть как промежуточными, так и definitive хозяином этой трематоды, обычно приближается к 100% уже в середине августа, а интенсивность заражения может превышать 120 экз. на рыб (чаще от 20 до 30 экз.). В расположенном севернее Новинкинском водохранилище (вытегорская часть Волго-Балтийского канала) в августе 2005 г. встречаемость метасцеркарий *V. polymorphus* составила 46.7%. В то же время наименее стабильная по численности популяция полиморфной дрейссены, по-видимому, обитает в Шексинском водохранилище, где этот показатель составил всего 3.5%. Кроме того, о снижении плотности поселений *D. polymorpha* в этом водоеме косвенно свидетельствует и зарегистрированное в 2001–2005 гг. уменьшение зараженности взрослых окуней (n=94) скребнем *Acanthocephalus lucii* Mueller с 16.7% до 5.9%. Промежуточным хозяином этого гельминта служит водной ослик *Asellus aquaticus* L., использующий друз дрейссены в качестве одного из субстратов. Безусловно, подобное опосредованное влияние колебания численности популяций дрейссены могут оказывать и на многие другие паразитарные системы.

Список литературы

- Антонов П.И. О проникновении двусторчатого моллюска *Dreissena bugensis* (Andr.) в Волжские водохранилища // Экологические проблемы бассейнов крупных рек. Тольятти: ИЭВБ РАН, 1993. С. 52–53.
- Куперман Б.И., Жохан А.Е., Попова Л.Б. Паразиты моллюска *Dreissena polymorpha* (Pallas) бассейна Волги // Паразитология. 1994. Т. 28, вып. 5. С. 396–402.
- Литвинов А.С., Родичев В.Ф. Региональные изменения климата и колебания элементов экосистемы Рыбинского водохранилища // Актуальные проблемы экологии Ярославской области. Ярославль: ВВОО РЭА. Т. 1, вып. 3. 2005. С. 55–60.
- Орлова М.И., Щербина Г.Х. О распространении *Dreissena bugensis* (Dreissenidae, Bivalvia) в верховолжских водохранилищах // Зоологический журнал. 2002. Т. 81, № 5. С. 515–520.
- Тютин А.В., Щербина Г.Х., Медянцева Е.Н. Многолетняя динамика зараженности *Dreissena polymorpha* (Bivalvia, Dreissenidae) паразитами трематод в верховолжских водохранилищах // Биологические ресурсы пресных вод: беспозвоночные. Рыбинск: ОАО РДП. 2005. С. 374–384.
- Тютин А.В., Щербина Г.Х. Паразиты моллюсков рода *Dreissena* в волжских водохранилищах // Доклады и перспективы развития современной паразитологии/ Труды 5-й Республиканской научно-практической конференции. Беларусь: Витебск. 2006. С. 344–348.
- Molloy D.P., Roitman V.A., Shields J.D. Survey on the parasites of zebra mussels (Bivalvia: Dreissenidae) in Northwestern Russia, with comments on records of parasitism in Europe and North America // J. Helminthol. Soc. Wash. 1996. V. 63, № 2. P. 251–256.
- Molloy D.P., Karatayev A.Y., Burlakova L.E., Kurandina D.P., Laruelle F. Natural enemies of zebra mussels: predators, parasites and ecological competitors // Reviews in Fisheries Science. 1997. Vol. 5, № 1. P. 27–97.
- Papa O.P., Papa L.O. The most wet ward European occurrence point for *Dreissena bugensis* (Andrussov, 1897) // Malacol. Bohemosl. 2006. Vol. 5. P. 3–5.
- Shcherbina G. Kh., Buckler D.R. Distribution and Ecology of *Dreissena polymorpha* (Pallas) and *D. bugensis* (Andrussov) in the Upper Volga Basin // Journal of ASTM International. 2006. Vol. 3. № 4. P. 1–11.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ *DREISSENA POLYMORPHA* (PALLAS, 1771) И *DREISSENA BUGENSIS* (ANDRUSOV, 1847) В ЧЕБОКСАРСКОМ ВОДОХРАНИЛИЩЕ В НАЧАЛЕ XXI ВЕКА

Фролова Е.А., Баянов Н.Г.

Нижегородская лаборатория ФГНУ ГосНИОРХ: 603116, г. Нижний Новгород,
Московское шоссе, 31;
bayanolovka@mail.ru

Распространение каспийских видов по р. Волге, начавшееся тысячи лет назад после окончания ледниковой эпохи, продолжается и теперь. Сооружение каскада водохранилищ превратило реку с незаполненным дном и постоянным течением в систему слабопроточных водоемов с илистыми грунтами. Эта и многие другие причины привели к значительным изменениям в фауне. Особенно расширился ареал и возросла численность дрейссены, заселивших водохранилища значительно обильнее и плотнее, чем это было в реке (Перова, Щербина, 2003; Мордухай-Болтовской и др., 1974).

До зарегулирования стока р. Волги довольно обычным, хотя и немногочисленным видом зообентоса была *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771) (Волга и ее жизнь..., 1978). В Нижней и Средней Волге максимальная биомасса ее не превышала сотни граммов на 1 м², а в Верхней Волге этот вид совершенно отсутствовал. В р. Оке дрейссены было заметно меньше, чем в Волге (Неизвестнова-Жадина, Ляхов, 1941). В бентосе водохранилищ *D. polymorpha* стала массовой к 1950 г. (Овчинников, 1954).

Наблюдениями Нижегородской лаборатории ГосНИОРХ выяснено, что в первые годы образования Чебоксарского водохранилища *D. polymorpha* была обычным обитателем песчано-каменистых биотопов. На 3–5 год существования водохранилища, с повышением глубин и заилением, вид получил более широкое распространение и местами образовывал сплошные пося скопления.

В конце 1990-х годов в Волжском каскаде водохранилищ было отмечено массовое развитие другого вида – дрейссены бугской *D. bugensis* (Andrusov, 1897). Предположительно *D. bugensis* проникла в Волжский бассейн с обростаниями на судах (Журавель, 1955; Орлова, Щербина, 2002). По утверждению П.И. Антонова (1993), в бассейне Волги *D. bugensis* была впервые обнаружена в 1992 г. в приплотинном плесе Куйбышевского водохранилища. В 1994 г. она была найдена в устье р. Волги (Орлова и др., 1999), а в 1997 г. – на Верхней Волге (Рыбинское водохранилище), в 2000 г. – в Горьковском и Угличском водохранилищах (Орлова, Щербина, 2001). В Горьковском водохранилище в 2000 г. в нижнем речном участке (от Костромского расширения до г. Кинешма), где она впервые обнаружена, на большинстве станций численность бугской дрейссены составляла 1–2%, в районе г. Плес – 17% от общей численности организмов зообентоса в пробах. На всех станциях отсутствовала молодь данного вида, а встречались особи размером от 24 до 34 мм, что соответствовало возрасту 2–3 года (Орлова, Щербина, 2001).

В 2005 г. этот вид был обнаружен нами в Чебоксарском водохранилище. Распространение его к тому времени носило уже массовый характер. Выявлены существующие в настоящее время большие поселения *D. bugensis* в глубоководных зонах (14–16 м) на серых илах и приплотинном участке водохранилища. У г. Васильевская численность и биомасса данного вида достигли нескольких сотен экземпляров и нескольких кг на 1 м² соответственно (с большим количеством молоди). В районе п. Шешкары (приплотинный плес) – 3,4 тыс. экз./м² и 5,6 тыс. г/м², причем также преобладала молодь. Среди ценоза *D. bugensis* дрейссена полиморфа не выявлена.

Существует предположение, что причина такого массового развития дрейссены бугской и резкое сокращение дрейссены полиморфной – в экологических особенностях обоих видов (Журавель, 1950; Плигин, 1979). Бугская дрейссена пелофильна (Цееб и др., 1966). По экспериментальным данным, рост этого вида в условиях пониженной концентрации пищи происходит в 4–19 раз быстрее, чем у дрейссены полиморфной (Baldwin et al., 2002; цит. по: Орлова, и др., 2004), что может служить объяснением обильного развития дрейссены бугской в глубоководных зонах водохранилища.

По-видимому, массовое развитие дрейссены бугской произошло с завершением стабилизации условий внешней среды в Чебоксарском водохранилище. В мелком в первые годы своего существования Чебоксарском водохранилище, где преобладали слабо заиленные песчано-каменные грунты и сравнительно быстрое течение, массовые поселения составляла дрейссена полиморфная. Как известно, в водохранилищах Днепро-Донского каскада через несколько лет после их заполнения *D. polymorpha* (Цееб и др., 1966). Особенно это *bugensis* начала вытеснять доминировавшую ранее *D. polymorpha* (Цееб и др., 1966). Особенно это было заметно в глубоких частях русла, где в летнее время формируется холодноводный гипоплинный слой с температурой около 10°C. Аналогичная последовательность событий, связанных с расселением *D. bugensis*, прослеживается и в волжских водохранилищах (Орлова, и др., 2004). В нашем случае,

увеличение глубин в связи с заполнением Чебоксарского водохранилища и сильное его замление, создали предпосылки для успешного развития дрейссены, и, как и в водохранилищах ниже по Волге, наблюдается интенсивное вытеснение дрейссены полиморфной дрейссеной бугской.

Массовое скопление дрейссены бугской помимо глубоких участков нами отмечено и в более мелководной зоне (3,5 м) правобережья водохранилища в районе п. Работки. Иногда отдельные экземпляры этого вида попадались на песчано-затопленной литорали. Имеет место зависимость распределения дрейссены от скорости течения, в реофильных условиях количественные показатели *D. bugensis* снижаются.

Что касается дрейссены полиморфной, данный вид в Чебоксарском водохранилище попадал в пробы в верхнем и среднем речном отделах на глубинах около 7 м, и в литоральной зоне на затопленных песках и песчано-каменистых грунтах, но численность его в этих биотопах оставалась достаточно низкой – 40–160 экз./м².

На исследованных нами участках крупных рек бассейна Чебоксарского водохранилища (р. Ока и р. Сура) выявлена лишь *D. polymorpha*. В Окском отроге в прибрежье на затопленных песчано-каменистых грунтах, численность ее колебалась в пределах 40–193 экз./м². В массе этот вид обнаружен у п. Дуденево на затопленном галечно-гравийном грунте в прибрежной зоне. В р. Сура, на серых илах на глубине 3,5–4,0 м, численность данного вида оставалась небольшой – 40–96 экз./м². Незначительное количество дрейссены полиморфной выявлено в мелководных протоках озеровидного Ветлужско-Сурского расширения водохранилища.

Таким образом, *D. bugensis* вытеснила *D. polymorpha* из наиболее подходящих для себя биотопов Чебоксарского водохранилища, где получила массовое развитие.

Список литературы:

- Антонов П.И. О вселении двустворчатого моллюска *Dreissena bugensis* (Andr.) в волжские водохранилища // Экологические проблемы бассейнов крупных рек. Тезисы докладов. Тольятти, 1993. С. 52–53.
- Журавель П.И. Некоторые заметки по изменениям в фауне порожистой части Днепра в связи со строительством Днепротрасса // Природа. Вып. 8, 1934. С. 50–56.
- Журавель П.И. К проблеме обогащения кормовых ресурсов водохранилищ юго-востока Украины // Зоол. журн. Т. 29. Вып. 2, 1950. С. 128–139.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д., Любан Н.А., Иоффе Ц.И. Изменения в фауне Волги под влиянием антропогенных факторов // Вторая конференция по изучению водоемов бассейна Волги «Волга-2», Борок: АН СССР, 1974. С. 7–11.
- Неизвестнов-Жакина Е.С., Лахов С.М. Динамика донных биоценозов р. Оки в связи с динамикой гидрологических факторов // Тр. ЗИН АН СССР. 1941. Т. 7. С. 193–287.
- Овчинников И.Ф. Дрейссена Рыбинского водохранилища // Тезисы докладов 3-й экол. конф. Киев, 1954. С. 107–109.
- Орлова М.И., Аракелова Е.С., Камендантов А.Ю. О совместном обитании *Dreissena bugensis* (Andr.) и *Dreissena polymorpha* (Pall.) в дельте Волги и на мелководьях Северного Каспия // Тез. докл. Юбилейной научной конф. Астрахань, 1999 (23–28 августа). С. 67–69.
- Орлова М.И., Щербина Г.Х. *Dreissena bugensis* (Andr.) (Dreissenidae, Bivalvia): расширение ареала в Европе, история и пути инвазии, дальнейшие пути распространения // Американско-Российский симпозиум по инвазионным видам. 27–31 августа 2001 г., Борок, Россия: Тезисы докладов. Ярославль, 2001. С. 152–154.
- Орлова М.И., Щербина Г.Х. О распространении *Dreissena bugensis* (Dreissenidae, Bivalvia) в верховьях водохранилищах // Зоол. журн. Т. 81. Вып. 5, 2002. С. 515–520.
- Орлова М.И., Туринют Т.В., Протасов А.А., Харченко Т.А., Шакирова Ф.М. Основные причины сходства и различия инвазий родственных видов на примере *Dreissena polymorpha* и *D. bugensis* (Bivalvia, Dreissenidae). // Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах. Под ред. Алимова А.Ф., Богущко Н.Г.: Т-во науч. изданий КМК. М.–СПб, 2004. С. 130–155.
- Перова С.Н., Щербина Г.Х. Влияние массовых инвазийных видов на продуктивность макрозообентоса Горьковского водохранилища // Материалы российско-американского симпозиума по инвазионным видам, Борок, Ярославской области, Россия, 27–31 августа 2001 г.: Инвазии чужеродных видов в Голарктике. Борок, 2003. С. 188–192.
- Плягин Ю.В. Расширение ареала *Dreissena bugensis* (Andr.) // Моллюски. Сб. 6, 1979. С. 222–224.
- Цеев Ю.Ю., Алмазов А.М., Владимиров В.И. Закономерности изменения гидрологического и гидрохимического и гидробиологического режимов в связи с зарегулированием стока Днепра и их влияние на биологическое и санитарное состояние водохранилищ // Гидробиол. журн. Т. 2. № 3, 1966. С. 3–18.

DISTRIBUTION *DREISSENA POLYMORPHA* (PALLAS, 1771) AND *DREISSENA BUGENSIS* (ANDRUSOV, 1847) IN CHEBOKSARY A WATER BASIN IN THE BEGINNING OF XXI CENTURY

Frolova E.A., Bayanov N.G.
Nizhniy Novgorod laboratory GosNIORH (State Research Institute on Lake and Rivers Fishery)
603116, Russia, Nizhniy Novgorod, the Moscow highway. 31

Dreissena polymorpha was not numerous in r. Volga before a damming of the river. For 3-5 years of existence Cheboksary water basins has widely extended. Appeared in 1990th years *Dreissena bugensis* in 10 years has received mass development and has superseded a *D. polymorpha* from the biotopes most suitable for. In deep-water zones (14-16 m) on grey silts in lake and damsides departments of water basins quantitative characteristics of *D. bugensis* have reached tens hundreds individuals and several kg on 1 m², and prevails young individuals. Among cenosis *D. bugensis* the *D. polymorpha* is not revealed.

Number *D. polymorpha* in a water basin rather low – 40-160 ind./m² is found out in top and average river departments of Cheboksary water basins on depths about 7 m. and in a littoral zone on silting sand and sand-stony grounds. *D. polymorpha* - the unique representative of dreissenas of sites of a mouths of the rivers of Oka and Sura. Possibly, mass development of a *D. bugensis* has occurred to end of stabilization of conditions of an environment to Cheboksary a water basin. The increase in depths in connection with filling of a water basin and strong it accumulation of silt, was created with preconditions for successful development of dreissenas, and, as well as in water basins below across Volga, intensive replacement of a *D. polymorpha* and by a *D. bugensis* is observed.

РАЗМЕРНО-ВОЗРАСТНАЯ СТРУКТУРА ЛОКАЛЬНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ *DREISSENA POLYMORPHA* (PALL.) ИЗ ПРЕДГОРЬЯ КРЫМА

Хлус Л.Н.
Черновицкий национальный университет имени Юрия Федьковича
58000, г. Черновцы, ул. Коцюбинского, 2,
e-mail: khlus_kiu@tambler.ru

Материалом для исследования послужили выборки из популяций *Dreissena polymorpha* (Pall.) (Bivalvia, Dreissenidae) из Тайганского и Белогорского водохранилищ (р. Биюк-Карасу, АР Крым). Тайганское водохранилище, объемом 19,3 млн м³, построено в 1938 г. на окраине г. Белогорска для расширения орошаемых площадей. Полный объем Белогорского водохранилища, расположенного в 10 км от города, составляет 23,3 млн м³, а полезный – около 23 млн м³.

Возраст животных определяли по годичным кольцам нарастания. В каждой возрастной группе отдельно проводили комплекс морфометрических исследований, в ходе которого штангенциркулем с точностью до 0,1 мм у каждой раковины измеряли: высоту (ВР) – расстояние между вершиной и брошным краем; длину (ДР) – максимальное расстояние между передним и задним краями; выпуклость створок (ВС) – максимальное расстояние между сомкнутыми правой и левой створками; длину (ДЛ) и высоту (ВЛ) лигамента; размеры отпечатков переднего (ВПМ) и заднего (ЗПМ) мускулозамыкателей. Рассчитывали следующие индексы отношений морфометрических параметров: ВР/ДР, ВС/ВР, ВС/ДР, ВЛ/ДЛ. Полученные результаты обрабатывали общепринятыми методами вариационной статистики (Лакин, 1990). Достоверность различий подтверждали с помощью t-критерия Стьюдента.

Для оценки плотности популяций дрейссены в типичных местообитаниях вида в 1999 и 2001 гг. закладывали учетные площадки по 0,0625 м², с которых моллюсков собирали количественно. Из нетипичных биотопов (илистые грунты) в пределах учетных площадок собирали субстраты с обрастаниями (подтопленные ветви, камни, раковины моллюсков), снимали с них всех животных и измеряли площадь. Всего было собрано и проанализировано: в 1999 г. – 2781 особь (Тайганское водохранилище, станция № 1), в 2001 г. – 1258 особь из Тайганского водохранилища (2 станции) и 73 – из Белогорского. Плотность популяций (в расчете на заселенную площадь) составила: в Тайганском водохранилище – 114875 особь/м² и 97208 особь/м² в 1999 и 2001 годах соответственно, в Белогорском водохранилище – 75341 особь/м².

Результаты анализа возрастной структуры популяций приведены на гистограмме (рис. 1). Максимальный зарегистрированный нами возраст моллюсков составил 5 лет, что соответствует средней продолжительности жизни дрейссены, приведенной в литературе. В то же время, в изученных нами популяциях из Днестровского водохранилища (русло р. Днестр в ее среднем течении; в административных границах Черновицкой области Украины) встречались моллюски 7-ми летнего возраста (Хлус, 2004). В целом, популяции, в выборках из которых выявлены моллюски старших возрастных категорий, можно считать «благополучными». В то же время, популяции и субпопуляционные груп-

пировки, в которых выывлены лишь моллюски возрастом до трех лет, очевидно, обитают в неоптимальных условиях, о чем свидетельствуют и различия в их плотности. Структура тайганской популяции, в целом, стабильна во времени (доли особей каждой возрастной категории близки) и большая часть животных представлена одно- и двухлетними особями (суммарно – 79.54% и 87.32% в 1999 и 2001 гг. соответственно). Известно, что половая зрелость у этого вида наступает при достижении длины 14 мм, что при благоприятных условиях наблюдается на первом году жизни у животных весенней генерации. Следовательно, возрастная структура изученных субпопуляционных группировок (с высокой долей молодых и способных к размножению животных) благоприятна для интенсивного размножения, следствием которого может быть достижение плотности насыщения с последующим расширением ареала.

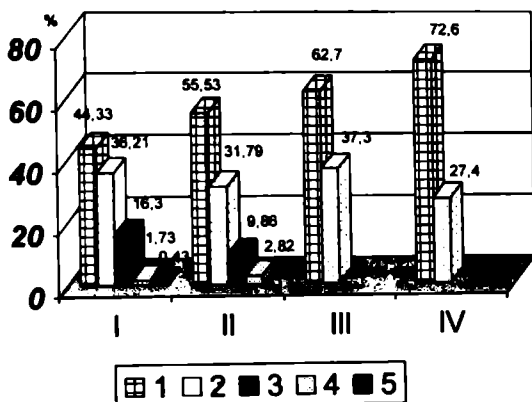


Рис. 1. Возрастная структура популяций *Dreissena polymorpha* (Pall.) из различных локалитетов: I – Тайганское водохранилище, 1999 г.; II – Тайганское водохранилище, 2001 г., станция 1; III – Тайганское водохранилище, 2001 г., станция 2; IV – Белогорское водохранилище, 2001 г. Арабскими цифрами в легенде обозначен возраст моллюсков (в годах)

Таблица 1. Морфометрическая структура популяции *D. polymorpha* из Тайганского водохранилища (1999 г.)

Показатели	Возрастные группы, количество особей				
	1 (n = 1205)	2 (n = 1007)	3 (n = 509)	4 (n = 48)	5 (n = 12)
ДР	10.4 ± 0.09*	16.5 ± 0.08	18.0 ± 0.06*	19.2 ± 0.26*	19.2 ± 0.59
ВР	5.3 ± 0.04*	7.5 ± 0.04	8.5 ± 0.04	8.8 ± 0.10	9.1 ± 0.27
ВС	2.6 ± 0.03*	3.9 ± 0.02	4.2 ± 0.02	4.3 ± 0.08	4.4 ± 0.14
ДЛ	4.9 ± 0.04*	7.6 ± 0.23	7.3 ± 0.03	7.9 ± 0.14	8.1 ± 0.13
ВЛ	4.3 ± 0.04*	8.6 ± 0.26	8.6 ± 0.04	9.4 ± 0.02	9.4 ± 0.33
ОПМ	2.0 ± 0.02	3.2 ± 0.05	3.6 ± 0.02	3.2 ± 0.05	3.3 ± 0.14
ОЗМ	2.8 ± 0.03	4.1 ± 0.02	4.5 ± 0.02	4.4 ± 0.08	4.3 ± 0.15
ВР/ДР	0.51 ± 0.002*	0.46 ± 0.002	0.47 ± 0.001*	0.46 ± 0.003	0.48 ± 0.009
ВС/ВР	0.48 ± 0.004*	0.53 ± 0.004	0.50 ± 0.003	0.49 ± 0.006*	0.48 ± 0.010
ВС/ДР	0.25 ± 0.002*	0.24 ± 0.001	0.23 ± 0.001*	0.22 ± 0.003*	0.23 ± 0.005
ВЛ/ДЛ	0.87 ± 0.006*	1.14 ± 0.008	1.19 ± 0.004	1.19 ± 0.013	1.16 ± 0.030

Примечание: * – достоверные отличия от моллюсков, собранных на этой же станции в 2001 г.

Для более детальной характеристики изучаемых группировок в каждой возрастной группе отдельно провели морфометрический анализ раковин, результаты которого обобщены в табл. 1-3.

Изучаемая модель выбрана с учетом возможности выявления влияния различных факторов: размеров и характера наполнения водоема, в значительной мере определяющего его гидрологический режим (Белогорское водохранилище построено в основном русле реки Бююк-Карасу, а Тайганское

заполняется по специальному водоток, характера биотопа, климатических особенностей конкретного года (1999 г. был дождливым, воду не расходовали на полив и оба водохранилища были наполнены максимально; 2001 г. – засушливый, вода из обоих водохранилищ была частично спущена; из Тайганского – почти на 2/3). Во всех исследованных выборках пластические признаки раковин закономерно возрастают по мере увеличения возраста животных. При этом наибольших размеров достигают дрейссены из Тайганского водохранилища, живущие на плотном субстрате достаточно большой плотности (станция 1, притопленное большое дерево, каменистое дно). Наименьшими размерами характеризуются моллюски из того же водохранилища, но биотопа с илистым дном. Это – еще одно подтверждение неблагоприятности условий существования дрейссены в биотопах такого типа.

Таблица 2. Морфометрическая структура популяции *D. polymorpha* из Тайганского водохранилища (2001 г.)

Показатели	Возрастные группы, количество особей					
	Станция 1				Станция 2	
	1 (n = 276)	2 (n = 158)	3 (n = 49)	4 (n = 14)	1 (n = 279)	2 (n = 166)
ДР	9.2 ± 0.02*	15.2 ± 0.01	17.3 ± 0.17	18.0 ± 0.45	7.5 ± 0.16	14.9 ± 0.23
ВР	4.5 ± 0.08	7.1 ± 0.06	8.4 ± 0.03	7.9 ± 0.18	3.7 ± 0.07	6.9 ± 0.10
ВС	2.5 ± 0.03	3.6 ± 0.04	4.2 ± 0.06	4.6 ± 0.16	2.5 ± 0.07	3.5 ± 0.07
ДЛ	4.2 ± 0.07*	5.8 ± 0.04	7.0 ± 0.09	7.4 ± 0.15	3.5 ± 0.09	5.8 ± 0.09
ВЛ	3.3 ± 0.07*	6.3 ± 0.07	7.7 ± 0.09	8.0 ± 0.22	2.8 ± 0.03	6.2 ± 0.11
ОПМ	2.0 ± 0.03	2.9 ± 0.02	3.5 ± 0.08	3.6 ± 0.06	2.1 ± 0.05	3.1 ± 0.05
ОЗМ	2.8 ± 0.04	3.5 ± 0.02	4.1 ± 0.06	4.3 ± 0.10	2.7 ± 0.07	3.8 ± 0.05
ВР/ДР	0.48 ± 0.001*	0.42 ± 0.005	0.45 ± 0.005	0.45 ± 0.001	0.48 ± 0.002	0.46 ± 0.006
ВС/ВР	0.45 ± 0.003*	0.50 ± 0.010	0.47 ± 0.002	0.47 ± 0.002	0.43 ± 0.004	0.50 ± 0.003
ВС/ДР	0.22 ± 0.002*	0.21 ± 0.002	0.22 ± 0.007	0.22 ± 0.007	0.21 ± 0.001	0.23 ± 0.002
ВЛ/ДЛ	0.78 ± 0.005*	1.03 ± 0.002	1.12 ± 0.001	1.14 ± 0.001	0.82 ± 0.001	1.02 ± 0.004

Таблица 3. Морфометрическая структура популяции *D. polymorpha* из Белогорского водохранилища и оценка достоверности различий морфометрических параметров исследованных выборок

Показатели	Возрастные группы, количество особей		t-критерий			
	1 (n = 53)	2 (n = 20)	T ₁	t ₂	t ₃	t ₄
ДР	8.5 ± 0.25	13.3 ± 0.15	7.15	2.79	18.82	12.64
ВР	4.3 ± 0.10	6.5 ± 0.02	9.29	1.56	22.37	9.49
ВС	2.7 ± 0.03	3.2 ± 0.02	-2.36	-4.72	24.74	8.95
ДЛ	3.9 ± 0.09	6.1 ± 0.07	10.15	2.63	6.24	-3.72
ВЛ	3.3 ± 0.04	6.0 ± 0.02	17.67	0	9.97	4.12
ОПМ	2.6 ± 0.08	2.9 ± 0.05	-7.27	-7.03	4.24	0
ОЗМ	3.3 ± 0.05	3.3 ± 0.04	-8.58	-7.81	17.90	4.47
ВР/ДР	0.54 ± 0.002	0.49 ± 0.004	-1.07	-31.82	-6.67	-10.94
ВС/ВР	0.48 ± 0.007	0.46 ± 0.005	0	5.26	10.94	3.57
ВС/ДР	0.24 ± 0.001	0.24 ± 0.001	4.55	-13.64	0	-13.64
ВЛ/ДЛ	0.88 ± 0.005	1.01 ± 0.001	-1.28	2.82	16.05	9.09

Примечание. Оценка достоверности различий проведена для следующих пар сравнения: t₁ – моллюски 1-летнего возраста из Тайганского (1999 г.) и Белогорского водохранилищ; t₂ – моллюски 1-летнего возраста из Тайганского (2001 г., станция 1) и Белогорского водохранилищ; t₃ – моллюски 2-летнего возраста из Тайганского (1999 г.) и Белогорского водохранилищ; t₄ – моллюски 2-летнего возраста из Тайганского (2001 г., станция 1) и Белогорского водохранилищ.

Для более корректной оценки влияния биотопических различий на размерную структуру популяции дрейссены сравнивали основные пластические морфологические признаки и индексы их отношений у животных различных возрастных категорий, собранных в один вегетационный период (2001 год) из различных биотопов Тайганского водохранилища. Оказалось, что моллюски возраста 1+ значительно крупнее на плотном грунте, но уже на третьем году жизни (2+ года) достоверность различий исчезает. В то же время, изменяется габитус раковин: если годовики (1+ год) по пропорциям одинаковы (ВР/ДР = 0.48 в обеих выборках), то у двулеток (2+ года) на плотном грунте раковины относительно более «стройные», вытянутые, а на илистом – более округлые. Существенные различия

в пропорциях раковин *D. polymorpha* из различных гидротопов в системе одной реки продемонстрированы также для других частей видового ареала (Лейтнер и др., 2004).

Анализ влияния конкретных климатических условий проведен путем сравнения выборок моллюсков из биотопа с оптимальными условиями существования (Тайганское водохранилище, станция I) в разные годы. Оказалось, что моллюски всех возрастных категорий в 1999 году были крупнее, чем в 2001-м. При этом различия в «младших» возрастных группах (1–2-х летние) с максимальной интенсивностью ростовых процессов более выражены. На фоне некоторого «удлинения» (заметного по уменьшению индекса ВР/ДР) раковины становятся относительно чуть выпуклее (увеличивается ВС/ВР).

Таким образом, можно заключить, что на размерно-возрастную структуру популяций *Dreissena polymorpha* и характер ее изменчивости в водохранилищах предгорий Крыма существенное влияние оказывают биотопические условия местообитаний.

Список литературы

- Лакин Г.Ф. Биометрия. – М.: Высшая школа, 1990. – 352 с.
Хлус Л.Н. Динамика размерно-возрастной структуры популяции *Dreissena polymorpha* (Pall.) среднего Днестра // Рыбное хозяйство: міжвідомчий тематичний наук. зб. Вип. 63. Київ, 2004. С. 251–253.
Lajtner J., Marusic Z., Klobucar G.I.V. et al. Comparative shell morphology of the zebra mussel, *Dreissena polymorpha* in the Drava river (Croatia) // Biologia (Bratislava). 2004. V. 59, N 5. P. 595–600.

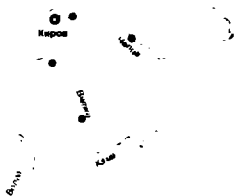
DREISSENA POLYMORPHA В БАСЕЙНЕ Р. ВЯТКИ

Шихова Т.Г.

ВНИИ охотничьего хозяйства и звероводства им. Проф. Б.М. Житкова
610000, г. Киров, ул. Энгельса, 79.
shikhova@vvyatkasi.kirov.ru

В бассейне р. Вятки *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771) находится у северной периферии своего рецессивного ареала (Старобогатов, Андреева, 1994). На данном участке распространения вид никогда не был многочисленным. Цель настоящих исследований – проанализировать и обобщить всю имеющуюся на сегодняшний момент информацию о дрейссене полиморфной в вятском бассейне и выявить причины ограничивающие ее распространение.

Вятка – самый крупный правый приток Камы (бассейн средней Волги), протекает по таежной зоне востока Русской равнины. Это одна из немногих крупных рек волжского бассейна с незарегулированным стоком. Протяженность реки 1314 км, жесткость воды – не более 4 мг-экв/л, средняя скорость течения – от 0.5 м/сек. до 1.7 м/сек. на перекатах (Желнина, 2002). Средняя температура воды в июле 20–21 °С. Среднегодовая температура воздуха в бассейне верхнего течения Вятки – 0.6–1 °С, в среднем течении – 1.5–2 °С, в нижнем течении – 2–2.5 °С.



Места нахождения *Dreissena polymorpha* в бассейне р. Вятки

В р. Вятке *D. polymorpha*, очевидно, появилась с развитием судоходства в конце XIX века, т.к. первые находки вида обнаружены в низовьях реки на рубеже веков (Круликовский, 1903). По официальным данным вятское пароходство существует с 1861 г., но первый транзитный пароход пришел в губернский город в 1855 г. Наиболее интенсивное движение судов было от устья реки до Кукарки (г. Советск), а позднее до г. Вятки (г. Киров).

Первые сведения о дрейссене полиморфной в среднем течении р. Вятки относятся к 20-м годам XX века (Бенинг, 1924). В коллекции Кировского областного краеведческого музея хранятся собранные в 1920 г. 5 экземпляров *D. polymorpha*: четыре – из сельскохозяйственного водоема в окрестностях г. Кирова (г. Вятка) и один – из проточного пруда близ г. Глазов в бассейне р. Чепцы (левый судоходный приток Вятки).

В 1980-е годы отмечается значительное обмеление реки, перевозка грузов осуществляется нерегулярно и только в период половодья от Кирова до устья Вятки и по р. Чепце, а в 1998 г. Вятка исключена из списка магистральных рек. Существовавшая ранее подпитка популяций дрейссены из камских водохранилищ практически прекратилась, но, тем не менее, отдельные популяции дрейссены сохраняются и в настоящее время.

Современные исследования русла Вятки выявили малочисленные поселения дрейссены только в среднем и нижнем течении. севернее г. Кирова вид не обнаружен.

Небольшое скопление молоди дрейссены отмечено автором в 1993 у г. Кирова в крупном старичном озере, которое имеет весенне-промывной режим, в половодье соединяется с руслом Вятки. Ниже г. Советска у б.д. Атары (сбор Т.И. Кочуровой) и д. Ключи (сбор В.В. Ширяева) в 2006 г. популяция дрейссены полиморфной обнаружена на каменистых перекатах Вятки.

Вода большинства рек вятского бассейна вполне пригодна для обитания вида – мягкая и умеренно жесткая (40-80 мг/л), т. е. соответствует экологическим требованиям вида к минерализации воды не ниже 20 мг/л (Ramcharan et al., 1992). А вот температурный режим, вероятно, служит фактором, сдерживающим развитие и распространение дрейссены. Моллюск быстро размножается только в теплой воде, а вода в р. Вятке с температурой выше 20 градусов держится не более месяца. Кроме того, состояние поселений вида сопряжено с интенсивностью судоходства на реке. Быстрое течение способствует дрейфу личинок и исминому ведет к обеднению популяций дрейссены полиморфной на реках с нерегулируемым стоком.

Таким образом, в вятском бассейне *D. polymorpha* – редкий вид, крупных скоплений не образует, северная граница его распространения в регионе проходит по 58° с. ш. Вероятно, суровые климатические условия северо-востока европейской части России препятствуют более широкому распространению этого теплолюбивого вида. Кроме того, прекращение транзитных грузоперевозок по реке Вятки в течение последнего десятилетия остановило донорский поток дрейссены из р. Камы.

Список литературы

- Бенинг А.Л. К изучению придонной жизни р. Волги. Саратов: Изд-во Волжской биологической станции, 1924. 398 с.
- Желнина Е.А. Реки //Край Вятский-рыбачий. Киров: АНО «Издательский дом Фарлен», 2002. С. 11–37.
- Круликовский Л.К. Зоологические заметки. Сведения о моллюсках Уржумского уезда Вятской губернии //Записки Уральского общества любителей естествознания. Т. XXIV. 1903. С. 43–45.
- Охрана окружающей природной среды Кировской области: проблемы и перспективы / Под ред. Н.Л. Букова, В.А. Ключкова. Киров. 1993. 351 с.
- Старобогатов Я.И., Андреева С.И. Ареал // Дрейссена, *Dreissena polymorpha* (Pall) (Bivalvia, Dreissenidae). Систематика, экология и практическое значение. М.: Наука. 1994. С. 47–53.
- Ramcharan C.W., Padilla D.K., Dodson S.I. Models to predict potential occurrence and density of the zebra mussel, *Dreissena polymorpha* // Can. J. fish. Aquat. Sci. 1992. Vol. 49. P. 2611–2620.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ И ОСОБЕННОСТИ РОСТА МОЛЛЮСКОВ *DREISSENA POLYMORPHA* И *DREISSENA BUGENSIS* В КУЙБЫШЕВСКОМ И НИЖНЕКАМСКОМ ВОДОХРАНИЛИЩАХ

Яковлев В.А., Яковлева А.В.

Казанский государственный университет, 420008 Казань, ул. Кремлевская 18
Valery.Yakovlev@ksu.ru

Число чужеродных видов в Куйбышевском водохранилище превышает 30, из которых по разнообразию преобладают амфиподы. Однако по количественным показателям и влиянию на сообщество и экосистему водохранилища в целом выделяются два вида двусторчатых моллюсков: *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771) и *D. bugensis* (Andrusov, 1847) (Invasive 2002; Биологические 2004 и др.). Моллюск *D. polymorpha* обитал в большом количестве на Средней Волге еще в начале прошлого столетия (Державин, 1910). В период заполнения Куйбышевского водохранилища он исчез и затем вторично был обнаружен на второй год его существования (Мордухай-Болтовской, 1961). Моллюск интенсивно распространялся и уже к началу 1990-х стал доминирующим видом в бентосных сообществах, а также одним из компонентов, активно влияющим на структурно-функциональные показатели сообществ. Моллюск *D. bugensis* впервые был обнаружен в водохранилище в 1992 г. (Антонов, Котловский, 2003). В конце прошлого века его количество стало уже почти сопоставимо с *D. polymorpha* (Степанова и др., 2004 и др.). Если в Нижнекамском водохранилище *D. polymorpha* обнаруживался ранее, то *D. bugensis* был обнаружен там в 2002 г. (Яковлев, Яковлева, 2004).

Материалом для настоящего сообщения послужили около 200 количественных проб, собранных в 2000–2007 гг. с глубоководных участков Куйбышевского водохранилища в пределах Республики Татарстан (между населенными пунктами Волжск-Тетюш) с помощью дночерпателей Экмана-

Берджа и Птерсена, и более 150 проб с прибрежных мелководий (глубины < 1.5 м) с использованием дночерпателей, ручного сачка и других методов. Изучено распространение дрейссен по акватории, а также в зависимости от глубины, типа грунта (субстрата) и других факторов. Для выявления распределения дрейссен вдоль водохранилища было условно выделено 4 участка: 1) выше Казани, 2) Казань, 3) ниже Казани, 4) Волжско-Камское расширение. Для изучения особенностей роста и связи массы тела (сырой) и длины тела было измерено 525 экз. *D. bugensis* и 215 – *D. polymorpha*. Более 70 количественных и качественных проб было собрано на Нижнекамском водохранилище (2002–2006 гг.).

Куйбышевское водохранилище

За период сбора материала на акватории водохранилища в пределах Республики Татарстан выявлено, что по численности и биомассе *D. polymorpha* на глубоководных участках уступает *D. bugensis* примерно в 3 раза (табл. 1).

Таблица 1. Численность ($N \pm m$, экз./м²) и биомасса ($B \pm m$, г/м²) дрейссен на глубоководных участках Куйбышевского водохранилища (все сезоны 2000–2007 гг.)

Вид	<i>N</i>	<i>B</i>
<i>D. polymorpha</i>	323±56	127.3±60.7
<i>D. bugensis</i>	859±309	389.1±148.2

Однако величина встречаемости *D. polymorpha* составляет 57.1%, тогда как у *D. bugensis* – 33.0%. В целом наблюдаются очень высокий уровень варьирования количественных показателей в пробах, что отражает неравномерность распространения их в водохранилище в зависимости от многих абиотических, биотических и антропогенных факторов.

В прибрежной зоне водохранилища количественные показатели обоих видов моллюсков незначительны. Однако численность *D. polymorpha* превышает численность *D. bugensis* в 14 раз, а биомасса в 6 раз. Величины встречаемости их составляют 33.0 и 6.2% соответственно. Избегая неблагоприятных грунтов в прибрежной зоне *D. polymorpha* образует небольшие колонии на любых твердых субстратах. Однако осенью и зимой все они остаются вне воды и погибают.

Динамика по годам. По данным осенних (сентябрь–октябрь) сборов материала из глубоководных участков Куйбышевского водохранилища в период 2000–2005 гг. выявлено закономерное сокращение количественных показателей у *D. polymorpha* и, напротив, возрастание у *D. bugensis* (табл. 2).

Таблица 2. Численность ($N \pm m$, экз./м²) и биомасса ($B \pm m$, г/м²) двух видов дрейссен в Куйбышевском водохранилище (осень 2000–2005 гг.)

Год	<i>D. polymorpha</i>		<i>D. bugensis</i>	
	<i>N</i>	<i>B</i>	<i>N</i>	<i>B</i>
2000–2001	443±93	203.8±117.4	798±472	431.3±230.4
2002	218±64	56.3±19.6	647±232	110.0±58.1
2003–2005	240±93	12.9±5.8	5230±1892	3476.7±1228.1

На рис. 1 представлены средние величины доли численности и биомассы двух видов дрейссен в общих количественных показателях глубоководного зообентоса.

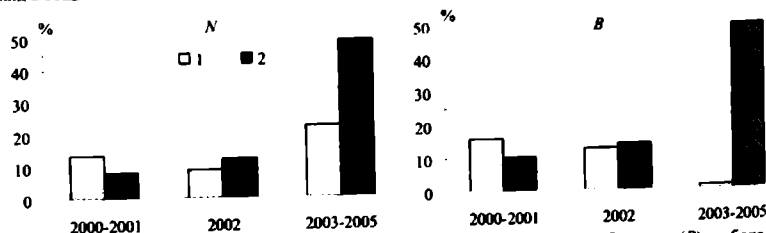


Рис. 1. Доля (%) *D. polymorpha* (1) и *D. bugensis* (2) в общей численности (*N*) и биомассе (*B*) глубоководного зообентоса Куйбышевского водохранилища.

Если в 2000–2001 гг. их суммарная доля была около 21%, то 2003–2005 гг. она превышала 71%. Особенно заметны рост доли *D. bugensis* в общих количественных показателях зообентоса и, напро-

тия, уменьшение у *D. polymorpha* в общей биомассе зообентоса. Таким образом, подтверждаются выводы многих авторов о большей конкурентной способности *D. bugensis* и вытеснении им первого вида – *D. polymorpha*.

Распределение по водохранилищу. Анализ горизонтального распределения по рассматриваемым участкам водохранилища показал, что минимальные значения численности *D. polymorpha* в глубоководных зонах наблюдаются в Волжско-Камском расширении, а *D. bugensis* выше Казани. Однако в Волжско-Камском расширении выявлены максимальные значения биомассы обоих видов (табл. 3).

Таблица 3. Численность ($N \pm m$, экз./м²) и биомасса ($B \pm m$, г/м²) дрейссены на разных участках Куйбышевского водохранилища (все сезоны 2000–2007 гг.)

Участок	<i>D. polymorpha</i>		<i>D. bugensis</i>	
	<i>N</i>	<i>B</i>	<i>N</i>	<i>B</i>
Выше Казани	337±106	60.4±22.2	126±58	12.7±5.2
Казань	340±111	50.2±21.1	917±568	153.5±90.9
Ниже Казани	571±175	242.8±72.8	817±611	352.1±298.0
Волжско-Камское расширение	180±74	230.6±210.1	772±468	786.2±431.2

Наибольшая численность и биомасса моллюска *D. polymorpha* наблюдается на участке ниже Казани, а биомасса – там же и в Волжско-Камском расширении. Для *D. bugensis* характерны максимальные значения численности на акватории от Казани и ниже. Основную роль в формировании плотности дрейссены по акватории водохранилища играют характер субстрата, глубины, течение и другие факторы (Дрейссена ..., 1994). За исключением участка выше Казани, средняя индивидуальная масса *D. bugensis* превышает таковую у *D. polymorpha*.

Сравнение участков по средним индивидуальным массам моллюсков, отобранных из глубоких частей водохранилища, показывает закономерное увеличение этого показателя от участка выше Казани к Волжско-Камскому расширению (за исключением участка Казань). Если средняя индивидуальная масса *D. polymorpha* выше Казани составляет лишь 179.1 мг, то в Волжско-Камском расширении она достигает 1284.0 мг. Для *D. bugensis* эти величины составляют 100.5 и 1018.3 мг соответственно. Возможно, все это можно объяснить увеличением их биомассы к низовью, а также затруднениями для молоди заселять участки, занятые взрослыми особями. Для выявления основных факторов требуются целенаправленные исследования в дальнейшем. Сравнительно низкие величины индивидуальной массы моллюсков обоих видов у Казани (147.5 и 167.3 мг), скорее всего можно объяснить повышенным загрязнением этого участка, что обуславливает гибель моллюсков в более раннем возрасте.

Распределение по глубине. Максимальная плотность и биомасса обоих видов дрейссены характерна для глубин > 15 м (табл. 4).

По причине высокой амплитуды колебания уровня воды в Куйбышевском водохранилище (< 5 м) и осушения огромных площадей мелководий осенью и зимой плотность дрейссены там относительно мала. Наименьшие величины плотности и биомассы *D. polymorpha* наблюдаются на глубинах < 5 м, а *D. bugensis* – 10–15 м. В целом на всех глубинах водохранилища наблюдается значительное преобладание *D. bugensis* над *D. polymorpha*, кроме глубинной зоны 10–15 м, где количественные показатели *D. bugensis* почти в 5.5 раз ниже, чем у моллюска *D. polymorpha*. На глубинах > 15 м показатели *D. bugensis* резко возрастают. Для *D. polymorpha* выявлено повышение численности с глубиной. Однако на ли резко преобладает *D. bugensis*. На глубинах 20–26 м соотношение между численностью *D. bugensis* и *D. polymorpha* составляет в среднем 6:1, биомассой – 3:1. Таким образом, наблюдается увеличение численности моллюсков обоих видов с глубиной.

Таблица 4. Численность ($N \pm m$, экз./м²) и биомасса ($B \pm m$, г/м²) дрейссены в различных глубинных зонах Куйбышевского водохранилища (все сезоны 2000–2007 гг.)

Глубина, м	<i>D. polymorpha</i>		<i>D. bugensis</i>	
	<i>N</i>	<i>B</i>	<i>N</i>	<i>B</i>
<5	279±77	39.6±14.7	1014±452	382.9±210.8
5-10	338±99	234.7±176.3	782±639	468.1±311.9
10-15	349±128	71.1±35.8	63±355	12.5±9.9
>15	440±267	236.5±135.6	1754±1222	767.0±600.2

Распределение по типам грунта. Показано (Каратаев, 1983), что в оз. Лукомское наибольшие величины численности *D. polymorpha* наблюдаются на заиленных песках и погруженных макрофитах, а биомассы – на заиленных песках и ракушечнике. В дельте Дона и Днепра наибольшая величина встречаемости моллюска была характерна для плотных грунтов. Плотность моллюска обычно минимальна на песках (Мордухай-Болтовской, 1960; по Дрейссена ..., 1994). В глубоких частях Куйбышевского водохранилища наблюдаются различия в предпочтениях дрейссенами отдельных типов субстратов (табл. 5).

Таблица 5. Численность ($N \pm m$, экз./м²) и биомасса ($B \pm m$, г/м²) дрейссен на различных типах грунта в Куйбышевском водохранилище (все сезоны 2000–2007 гг.)

Тип грунта	<i>D. polymorpha</i>		<i>D. bugensis</i>	
	<i>N</i>	<i>B</i>	<i>N</i>	<i>B</i>
Ракушечник (дрейссены)	1199±418	82.4±57.5	0	0
Галька, камни	145±99	71.7±50.3	1915±951	280.3±177.0
Плотный ил	651±281	79.6±32.0	262±182	45.7±32.3
Песок	124±66	11.0±4.2	742±399	490.1±236.0
Заиленный песок	412±96	351.1±159.9	1443±776	795.6±426.7
Мягкий ил	332±100	59.1±33.0	437±237	87.0±49.3

Моллюск *D. polymorpha* обнаруживает максимальные количественные показатели на ракушечнике и на крупно-структурных илах. Песок, галька и камни – наименее заселенные грунты. Напротив, максимальные величины плотности и биомассы *D. bugensis* характерны для заиленного песка и каменистых грунтов.

Особенности роста моллюсков. Максимальная длина тела *D. polymorpha* достигает 30 мм, а биомасса – 3060 мг. Для *D. bugensis* они составляют 31 мм и 3350 мг соответственно. В связи с тем, что в пробах обнаруживалось большое количество молодых *D. bugensis*, его средние величины длины и индивидуальной массы тела были ниже, чем у *D. polymorpha*. Однако взрослые особи *D. polymorpha* уступают по рассматриваемым показателям. Максимальные величины индивидуальной массы обоих видов наблюдаются для глубин от 5 до 10 и >15 м. Наиболее мелкие особи *D. polymorpha* характерны для глубин <5 м, а *D. bugensis* – 10–15 м. Такое распределение отражает различия в возрастном составе моллюсков в колониях. В целом коэффициенты корреляции между длиной раковины и массой тела обоих видов близки (0.82 для *D. polymorpha* и 0.80 для *D. bugensis*). Зависимости между длиной и индивидуальной массой тела описываются функцией степенного уравнения (*D. polymorpha* – $W=0.33L^{2.1}$; *D. bugensis* – $W=0.17L^{2.8}$; R^2 для кривых обоих видов = 0.94; (рис. 2).

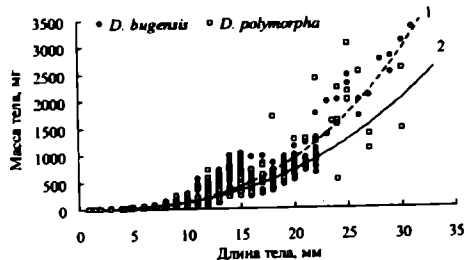


Рис. 2. Связь между длиной и сухой массой моллюсков *Dreissena bugensis* (1) и *D. polymorpha* (2) в Куйбышевском водохранилище

Взрослые особи *D. bugensis* в Куйбышевском водохранилище характеризуются большей индивидуальной массой при одинаковой длине тела с особями *D. polymorpha*. Темпы роста индивидуальной массы *D. bugensis* выше, чем у *D. polymorpha*. В целом коэффициенты уравнения для *D. polymorpha* совпадают с таковыми для Учинского водохранилища (Львова, 1980; по Дрейссена ..., 1994). Сравнение средних размерно-весовых показателей *D. polymorpha* из Куйбышевского водохранилища и Каспийского моря показывает, что в водохранилище при длине тела 10–12.5 мм характеризуются относительно большей индивидуальной массой. Более крупные моллюски обнаруживают обратное соотношение (рис. 3).

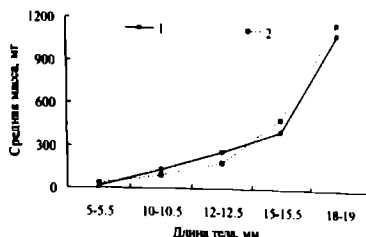


Рис. 3. Зависимость индивидуальной массы *D. polymorpha* от длины тела: 1 — наши данные, 2 — данные А.Ф. Карпевич (1998).

Нижнекамское водохранилище.

Дрейссены в глубоких частях водохранилища характеризуются существенно меньшими количественными показателями (*D. polymorpha* — 108 экз./м² и 53.1 г/м², *D. bugensis* — 6 экз./м² и 4.0 г/м²), а также низкой встречаемостью (31.8 и 4.5% соответственно). На прибрежных мелководьях они не обнаружены.

Таким образом, крупнейшее в Европе Куйбышевское водохранилище стало не только одним из важных участков распространения видов-вселенцев в Волго-Балтийском коридоре, но и объектом их активного заселения (Биологические ..., 2004). Они освоили фактически все биотопы водохранилища, за исключением глинистых грунтов мелководий, на которых во время волнения вода взмучивается, что является неблагоприятным фактором для них. Наблюдается замещение *D. polymorpha* вторым видом — *D. bugensis*.

В Нижнекамском водохранилище моллюски и, особенно *D. bugensis*, более редки.

Моллюск *D. bugensis* в Куйбышевском водохранилище характеризуется более крупными размерами и более интенсивным ростом по сравнению с *D. polymorpha*.

Список литературы

- Антонов П.И., Козловский С.В. О самопроизвольном расширении ареалов некоторых понтоскаспийских видов по каскадам водохранилищ // Инвазии чужеродных видов в Голарктике. Материалы российско-американского симп. по инвазивным видам 27–31 августа 2001 г. Борок. 2003. С. 18–25.
- Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах. М.: Товарищество научных изданий КМК. 2004. 436 с.
- Державин А. Каспийские элементы в фауне бассейна Волги. 1910. 26 с.
- Дрейссена: Систематика, экология, Практическое значение. М.: Наука. 1994. 240 с.
- Карпевич А.Ф. Избранные труды: В 2-х т. Т.1: Эколого-физиологические особенности гидробионтов. М.: ВНИРО, 1998. 922 с.
- Карпевич А.Ф. Избранные труды: В 2-х т. Т.2.: Аклиматизация гидробионтов и научные основы аквакультуры. М.: ВНИРО, 1998. 870 с.
- Мордухай-Балтовской Ф.Д. Процесс формирования донной фауны в Горьковском и Куйбышевском водохранилищах // Тр. ИБВВ АН СССР, М.—Л., 1961. Вып. 4 (7). С. 49–177.
- Степанова Н.Ю., Латылова В.З., Яковлев В.А. Экология Куйбышевского водохранилища: донные отложения, бентос, бентосоядные рыбы. Казань: Изд-во АН РТ, 2004. 228 с.
- Яковлев В.А., Яковлева А.В. Бентосные вселенцы и их роль в формировании биоразнообразия и в функционировании экосистем Куйбышевского и Нижнекамского водохранилищ // Материалы V Республ. научн. конф. «Актуальные экологические проблемы РТ». Казань: Отечество, 2004. С. 245–246.
- Invasive Aquatic Species of Europe. Distribution, Impacts and Management. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 2002. 583 p.

СОДЕРЖАНИЕ

РОЛЬ ДНЕПРОПЕТРОВСКОЙ ГИДРОБИОЛОГИЧЕСКОЙ ШКОЛЫ В ИЗУЧЕНИИ БИОЛОГИИ ДРЕЙССЕНЫ И РАЗВИТИИ ТЕХНИЧЕСКОЙ ГИДРОБИОЛОГИИ Дворский А.И., Байдак Л. А.	3
ИЗ ОПЫТА ИССЛЕДОВАНИЙ ПОПУЛЯЦИЙ И СООБЩЕСТВ ДРЕЙССЕНЫ Протасов А.А.	9
СОВРЕМЕННОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ, СТРУКТУРА И СРЕДООБРАЗУЮЩАЯ РОЛЬ ДРЕЙССЕНЫ В ВОДОЕМАХ СЕВЕРО-ЗАПАДА РОССИИ И ЗНАЧЕНИЕ МОЛЛЮСКОВ В ПИТАНИИ РЫБ-БЕНТОФАГОВ Щербина Г.Х.	23
СИМБИОНТЫ МОЛЛЮСКОВ РОДА <i>DREISSENA</i> Юришин В.И.	43
РОЛЬ ДРЕЙССЕНЫ В БЕНТОФАУНЕ СРЕДНЕКАМСКИХ ВОДОХРАНИЛИЩ Алексеева М.С., Истомина А.М.	52
<i>DREISSENA POLYMORPHA</i> PALLAS ОЗЕРА ИЛЬМЕНЬ Андреева Е. А.	55
СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИИ <i>DREISSENA POLYMORPHA</i> РЕКИ МАЛАЯ КОКШАГА Белова П.В.	58
RANGE EXPANSION OF <i>DREISSENA</i> SPECIES IN THE USA Benson Amy J.	61
ОСНОВНЫЕ ПУТИ РЕШЕНИЯ ПРОБЛЕМЫ БОРЬБЫ С ДРЕЙССЕНОЙ: СРАВНИТЕЛЬНАЯ ОЦЕНКА МЕТОДОВ Быкова С.Н., Вербицкий В.Б.	61
ПУТИ РАССЕЛЕНИЯ <i>DREISSENA POLYMORPHA</i> (PALLAS, 1771) В СЕВЕРО-ВОСТОЧНОЙ ЧАСТИ АРЕАЛА Ворошилова И.С., Артамонова В.С.	65
ГИБРИДИЗАЦИЯ <i>DREISSENA POLYMORPHA</i> (PALLAS, 1771) И <i>DREISSENA BUGENSIS</i> (ANDRUSOV, 1897) В РЫБИНСКОМ ВОДОХРАНИЛИЩЕ Ворошилова И.С., Щербина Г.Х., Пряничникова Е.Г., Махров А.А., Артамонова В.С.	68
РАСПРЕДЕЛЕНИЕ И СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА ВЕЛИГЕРОВ ДРЕЙССЕНЫ В ВОДОЕМЕ-ОХЛАДИТЕЛЕ ХМЕЛЬНИЦКОЙ АЭС Гулейкова Л.В., Протасов А.А.	70
ОСЕДЕНИЕ ЮВЕНИЛЬНОЙ ДРЕЙССЕНЫ И МАКРОБЕСПОЗВОНОЧНЫХ НА РАКОВИНЫ РАЗЛИЧНЫХ ВИДОВ ДВУСТВОРЧАТЫХ МОЛЛЮСКОВ Гусева Д.О., Мертль М.	72
<i>DREISSENA POLYMORPHA</i> PALL. СЕНЕЖСКОГО ОЗЕРА Итскова Э.И., Львова А.А.	76
РАСПРОСТРАНЕНИЕ ДРЕЙССЕНЫ В ВОДОРАНИЛИЩАХ РЕСПУБЛИКИ БАШКОРТОСТАН Истомина А.М.	78
МОРФОМЕТРИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА <i>DREISSENA POLYMORPHA</i> (PALLAS, 1771) КУЙ-БЫШЕВСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА И БАССЕЙНА Р. СВЯЯГИ Каstryкина Л.Т., Семенов Д.Ю., Каменек В.М.	79
ВЗАИМООТНОШЕНИЯ ДРЕЙССЕНЫ С ПЛАНКТОННЫМИ СООБЩЕСТВАМИ В ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫХ УСЛОВИЯХ Курбатова С.А., Лаптева Н.А.	83
ВЕЛИГЕРЫ ДРЕЙССЕНЫ В ПЛАНКТОНЕ РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА: РАСПРЕДЕЛЕНИЕ И ЗНАЧЕНИЕ В СООБЩЕСТВЕ Лазарева В.И., Жданова С.М.	86
TRENDS IN THE LONG-TERM CHANGES OF <i>DREISSENA POLYMORPHA</i> (PALLAS) POPULATIONS IN THE GREAT MASURIAN LAKES (NORTH-EASTERN POLAND) Lewandowski K., Stanczykowska A.	90
РОЛЬ СИСТЕМ ИОННОГО ТРАНСПОРТА В РАСПРОСТРАНЕНИИ ДРЕЙССЕНЫ Мартенянов В.И.	93
ЭКОЛОГИЯ МОЛЛЮСКОВ РОДА <i>DREISSENA</i> ВЕРХНЕГО УЧАСТКА КУЙ-БЫШЕВСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА Набеева Э.Г., Мингазова Н.М., Ахатова В.М., Набиуллин И.Р.	96
СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА КОЛИЧЕСТВЕННЫХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ <i>DREISSENA POLYMORPHA</i> В ДЕЛЬТЕ Р. ВОЛГА В 2005–2006 ГГ. Наход К.В.	98

СЕЗОННАЯ ДИНАМИКА РАЗМЕРНО-ВЕСОВОГО СОСТАВА <i>DREISSENA POLYMORPHA</i> (PALLAS) ЧОГЯЙСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА Никитенко Е.В.	99
СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ОКРАСКИ РАКОВИН ДРЕЙССЕН <i>DREISSENA POLYMORPHA</i> И <i>D. BUGENSIS</i> С ИСПОЛЬЗОВАНИЕМ КОЛОРИМЕТРИЧЕСКОГО МЕТОДА Павлова В.В.	102
НАКОПЛЕНИЕ НЕКОТОРЫХ ТЯЖЕЛЫХ МЕТАЛЛОВ <i>DREISSENA POLYMORPHA</i> (PALLAS) И <i>D. BUGENSIS</i> (ANDRUSOV) РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА И ВОПРОС ОБ ИХ РОЛИ В САМО-ОЧИЩЕНИИ ВОДОЕМА Павлов Д.Ф., Щербина Г.Х., Пряничникова Е.Г.	105
ВЛИЯНИЕ ДРЕЙССЕНИД НА СТРУКТУРУ МАКРОЗООБЕНТОСА ГЛУБОКОВОДНОЙ ЗОНЫ ГОРЬКОВСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА Перова С.Н.	109
РАСПРОСТРАНЕНИЕ ДРЕЙССЕНЫ (<i>DREISSENA POLYMORPHA</i> PALLAS) В БАСЕЙНЕ КАМЫ Поудеев И.В.	114
ДИНАМИКА РАЗМЕРНО-ВЕСОВОЙ СТРУКТУРЫ ДРЕЙССЕНИД ВОЛЖСКОГО ПЕСА РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА Пряничникова Е.Г.	115
СТРУКТУРНЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ ПОСЕЛЕНИЙ ДРЕЙССЕНЫ КИЕВСКОГО УЧАСТКА РЕКИ ДНЕПР Санжак Ю. О., Лашенко А. В.	118
ЛИЧИНКИ <i>DREISSENA POLYMORPHA</i> (PALLAS) В ПЛАНКТОНЕ КУРШСКОГО ЗАЛИВА БАЛТИЙСКОГО МОРЯ Семенова А.С.	123
РАКОВИНЫ UNIONIDAE КАК СУБСТРАТ ДЛЯ ПОСЕЛЕНИЯ ДРЕЙССЕНЫ В ВОДОЕМЕ-ОХЛАДИТЕЛЕ Силасва А.А., Протасов А.А., Морозовская И.А., Бабарига С.П., Куриленко О.Г.	127
ПУТИ И СПОСОБЫ РАССЕЛЕНИЯ ГИДРОБИОНТОВ Скальская И.А.	130
СЕЗОННАЯ И МНОГОЛЕТНЯЯ ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ ВЕЛИГЕРОВ ДРЕЙССЕНЫ В РЫБИНСКОМ ВОДОХРАНИЛИЩЕ Соколова Е.А.	135
MONITORING AND PREDICTING OF ZEBRA MUSSEL AND QUAGGA MUSSEL INVASIONS BY DEVELOPING EUROPEAN EARLY WARNING SYSTEM ON AQUATIC INVASIVE SPECIES Soti M. O., Rapov V. E.	139
ЛИЧИНКИ ДРЕЙССЕНЫ КАК КОМПОНЕНТ ЗООПЛАНКТОНА ВОДОЕМОВ БАСЕЙНА ВЕРХНЕЙ ВОЛГИ Столбунова В.Н.	141
ГЕЛЬМИНТЫ В ПОПУЛЯЦИЯХ МОЛЛЮСКОВ РОДА <i>DREISSENA</i> ИЗ ВОЛЖСКИХ ВОДОХРАНИЛИЩ Тютин А.В., Щербина Г.Х., Пряничникова Е.Г.	146
РАСПРОСТРАНЕНИЕ <i>DREISSENA POLYMORPHA</i> (PALLAS, 1771) И <i>DREISSENA BUGENSIS</i> (ANDRUSOV, 1847) В ЧЕБОКСАРСКОМ ВОДОХРАНИЛИЩЕ В НАЧАЛЕ XXI ВЕКА Фролова Е.А., Баянов Н.Г.	150
РАЗМЕРНО-ВОЗРАСТНАЯ СТРУКТУРА ЛОКАЛЬНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ <i>DREISSENA POLYMORPHA</i> (PALL.) ИЗ ПРЕДГОРЬЯ КРЫМА Хлус Л.Н.	152
<i>DREISSENA POLYMORPHA</i> В БАСЕЙНЕ Р. ВЯТКИ Шихова Т.Г.	155
РАСПРОСТРАНЕНИЕ И ОСОБЕННОСТИ РОСТА МОЛЛЮСКОВ <i>DREISSENA POLYMORPHA</i> И <i>DREISSENA BUGENSIS</i> В КУЙБЫШЕВСКОМ И НИЖНЕКАМСКОМ ВОДОХРАНИЛИЩАХ Яковлев В.А., Яковлева А.В.	156