



ДРЕЙССЕНИДЫ:

ЭВОЛЮЦИЯ

СИСТЕМАТИКА

ЭКОЛОГИЯ

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК



ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ
ВНУТРЕННИХ ВОД
ИМ. И.Д. ПАПАНИНА РАН



НАУЧНЫЙ СОВЕТ ПО
ГИДРОБИОЛОГИИ И ИХТИОЛОГИИ
РАН



УКРАИНСКОЕ
ГИДРОЭКОЛОГИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО



ДРЕЙССЕНИДЫ: ЭВОЛЮЦИЯ, СИСТЕМАТИКА, ЭКОЛОГИЯ

ЛЕКЦИИ И МАТЕРИАЛЫ ДОКЛАДОВ
II-ой МЕЖДУНАРОДНОЙ
ШКОЛЫ-КОНФЕРЕНЦИИ

БОРОК 2013

УДК 594.1(063)
ББК 28.691я431
Д73

ДРЕЙССЕНИДЫ: ЭВОЛЮЦИЯ, СИСТЕМАТИКА, ЭКОЛОГИЯ : лекции и материалы докладов II-ой Международной школы-конференции / Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина (11-15 ноября 2013 г.); кол. авторов ; ред. кол.: А. В. Крылов, Е. Г. Пряничникова. - Ярославль : Канцлер, 2013 - 129 с.

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.

Редакционная коллегия:

кандидат биологических наук *Е.Г. Пряничникова*
доктор биологических наук *А.В. Крылов*

Издание сборника осуществлено за счет средств гранта РФФИ № 13-04-06072

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

ISBN 978-5-91730-268-3

© 2013 г. Институт биологии внутренних вод
им. И.Д. Папанина РАН, макет, оформление,
верстка
© Коллектив авторов, текст
© Издательство «Канцлер»

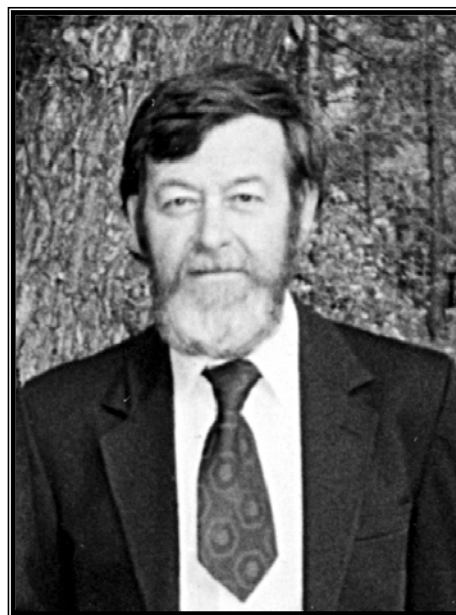
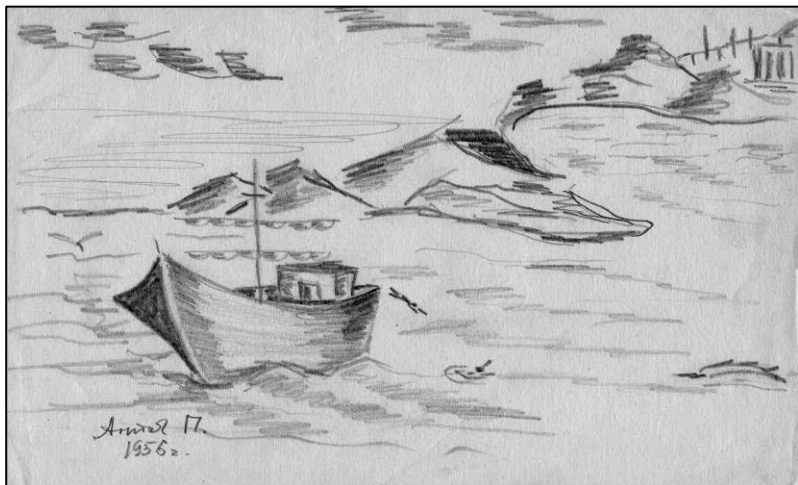
ПАМЯТИ П. И. АНТОНОВА

Ю. М. Ротарь

*Институт экологии Волжского бассейна РАН, г. Тольятти, ул. Комзина, 10
rotaru.ievb@yandex.ru*

Хорошо известный многим малакологам российский ученый Павел Иосифович Антонов (1945–2009 гг.) прожил недолгую, но плодотворную жизнь и оставил важный след в изучении двустворчатых моллюсков – дрейссен Волжского бассейна. Он был не только талантливым исследователем и хорошим учителем, но и добрым, отзывчивым человеком.

П.И. Антонов родился 10 октября 1945 года в г. Горьком в семье служащих, далеких от биологии. По его словам, он с самого детства любил Волгу и интересовался ее обитателями. И кто бы мог подумать, что рисунок, сделанный 11-летним мальчишкой, навсегда свяжет его с этой великой рекой, а ныне каскадом водохранилищ.



После окончания средней одиннадцатилетней школы в 1963 г. П.И. Антонов сделал вполне осознанный выбор будущей специальности, но до этого ему пришлось поработать руками слесарем на заводе «Двигатель Революции» и отслужить три года в рядах Советской Армии. В 1968 г. он сдал вступительные экзамены в

Горьковский государственный университет им. Н.И. Лобачевского и был зачислен на первый курс биологического факультета. После окончания университета и защиты диплома по специальности «гидробиология» он по распределению был направлен на Куйбышевскую станцию Института биологии внутренних вод АН СССР. Свою научную деятельность начал в 1973 г. в должности старшего лаборанта. Первым руководителем, определившим дальнейшую область интересов П.И. Антонова – дрейссены, стал гидробиолог М.Я. Кирпиченко. Через семь лет П.И. Антонов, уже в качестве младшего научного сотрудника, поступил в заочную аспирантуру к проф. Г.Л. Шкорбатову по специальности «зоология». В 1990 году, когда на базе Куйбышевской биологической станции уже был основан Институт экологии Волжского бассейна (1985 г.), П.И. Антонов был переведен на должность научного сотрудника.

За время работы П.И. Антонов создал и модифицировал много гидробиологических методик, связанных с отбором проб, морфометрическими и физиологическими исследованиями дрейссен. Так, например, орудие сбора под названием «кошка-грабли» позволяет отбирать не только дрейссен, но и других пресноводных двустворчатых моллюсков (Антонов, 1980а). При относительно равномерном распределении моллюсков по дну водоема этот инструмент может быть использован и для их количественного учета (Антонов, 1997). Для анализа морфологических признаков раковины моллюска он сконструировал оригинальный и простой инструмент, позволяющий упростить и ускорить

измерения линейных промеров раковин дрейссен (Антонов, 1980б; Скарлато, Старобогатов, Антонов, 1990). Для измерения угловых параметров раковин дрейссен был сделан специальный угломер, который позволяет измерять как апикальный угол, так и угол в районе носика между двумя створками по вентральному краю раковины – «угол носика» (Антонов, 1983). Эти признаки, по предположению П.И. Антонова, могут свидетельствовать о гидродинамических условиях обитания моллюска (Антонов, 1997). Созданная им циркуляционная установка под названием «река» успешно использовалась для предопытного содержания (необходимая адаптация организмов для экспериментов по В.В. Хлебовичу (1981)) материала и позволяла содержать в объеме 250 литров до 50 тыс. экземпляров дрейссен при 5% смертности в месяц (Антонов, 1997).

Развитие исследований П.И. Антонова тесно связано с пониманием мировым научным сообществом в 1978–1979 гг. экологического значения дрейссен, которых избрали в качестве одного из модельных видов при разработке проекта «Вид и его продуктивность в ареале» Советского комитета по программе ЮНЕСКО «Человек и биосфера» (1979–1985 гг.). Диссертационная работа П.И. Антонова по специальности «экология», защищенная в 1997 г. по теме: «Эколого-физиологическая и эколого-морфологическая характеристика двустворчатого моллюска *Dreissena polymorpha polymorpha* Волжских водоемов» отражала лишь часть исследований, которые были проведены им в рамках указанного проекта. Эта работа основана, главным образом, на экспериментах, в которых определяли показатели тепло- и солеустойчивости, устойчивости к обсыханию, а также уровень потребления кислорода в зависимости от различных факторов среды (Антонов, 1997). В этот период он начал и в дальнейшем активно работал над пространственным распределением дрейссен, обитающих в каскаде Волжских водохранилищ, и их морфологическими изменениями в различных климатических и экологических условиях.

П.И. Антонов был одним из первых исследователей, обнаружившим начало заселения Волжского каскада видом *Dreissena bugensis* (Антонов, 1996), который в настоящее время доминирует в водоеме.

Есть П.И. Антонов как ученый, а есть и просто человек, который успевал всюду – на работе, в обществе и в семье. Обладая недюжинными организаторскими способностями, он всегда принимал активное участие в полевых работах (по моему мнению, он – настоящий полевик) и неоднократно назначался начальником экспедиций. Часто ему приходилось руководить практикой и дипломными работами студентов Ивановского, Куйбышевского (Самарского) и других университетов. Принимая активное участие в жизни Куйбышевской станции и института, он неоднократно избирался членом Профкома и три срока был его председателем. Около десяти лет П.И. Антонов был членом редколлегии и инициативным редактором стенной газеты. В течение пяти лет он был председателем молодежной секции Тольяттинского отделения ВГБО АН СССР. При этом он не «просто сидел», но и активно работал, о чем говорят грамоты Президиума ВГБО АН СССР. В течение трех сроков избирался заседателем народного суда (нынешний аналог суда присяжных) Центрального района г. Тольятти.

П.И. Антонов проявил себя не только в биологии. Он прекрасно рисовал, писал стихи, создавал «живые» объекты из «уже умершего» природного материала, часто любил философствовать и «поворчать» о цели в жизни и недостатках нашего бытия, что обычно вызывало активные дискуссии среди коллег.

Если бы не тяжелая болезнь, П.И. Антонов мог бы еще долго и плодотворно работать и жить. Светлая ему память!

Список литературы

- Антонов П.И. Численность и распределение моллюска дрейссены в Саратовском водохранилище // Проблемы охраны вод и рыбных ресурсов Поволжья: Тезисы докладов второй конференции молодых ученых и специалистов. Казань, 1980а. С. 82–84.
- Антонов П.И. К методике линейных измерений *Dreissena polymorpha* (Pallas) // Информационный бюллетень Биологии внутренних вод. Л.: Наука, 1980б. N 45. С. 53–57.

- Антонов П.И. Изменчивость морфологических признаков *Dreissena polymorpha* (Pallas) в различных участках ее ареала // Моллюски, систематика, экология и закономерности распространения. Л.: Наука, 1983. N 7. С. 64–67.
- Антонов П.И. Новый для фауны Волги двустворчатый моллюск *Dreissena bugensis* (Andr.). // Проблемы малакофауны континентальных вод и их малакофауна, 1996.
- Антонов П.И. Эколого-физиологическая и эколого–морфологическая характеристика двустворчатого моллюска *Dreissena polymorpha polymorpha* Волжских водоемов // Диссертация на соискание степени кандидата биологических наук, Нижний Новгород, 1997. 209 с.
- Скарлато О.А., Старобогатов Я.И., Антонов П.И. Морфология раковины и микроанатомия. // Методы изучения двухстворчатых моллюсков. (Тр. Зоол. Института, т. 219). Л., 1990. С. 4–31.
- Хлебович В.В. Акклимация животных организмов. Л.: Наука, 1981. 135 с.

МОЛЕКУЛЯРНЫЕ МАРКЕРЫ В ИССЛЕДОВАНИЯХ ДРЕЙССЕНИД**И. С. Ворошилова**

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН,
152742, Ярославская область, Некоузский р-н, Борок, Россия
issergeeva@yandex.ru

Обобщены результаты применения генетических методов в исследованиях дрейссенид. Рассмотрены различные типы молекулярных маркеров, их достоинства и недостатки.

Первые генетические исследования дрейссенид проводились с использованием фенотипического подхода, который позволял изучить проявления генотипа в конкретных условиях среды обитания (Биочино, Слынько, 1990; Протасов, 1998 и др.). Основная проблема использования этого подхода заключается в том, что практически невозможно разграничить влияние наследственных особенностей организма и условий среды обитания на проявление внешних признаков.

Начиная со второй половины XX века в исследованиях природных популяций стали широко использовать молекулярные маркеры. Предполагалось, что их применение поможет найти новые подходы к решению проблем, которые сложно или невозможно решить путем использования методов морфологии, физиологии и экологии.

Для изучения популяций дрейссенид молекулярные маркеры стали применять с конца 1980-х - начала 1990-х годов. Необходимость генетических исследований этой группы моллюсков была обусловлена серьезными экономическими и экологическими последствиями инвазии дрейссенид. Кроме того, *D. polymorpha* стала одним из модельных объектов для изучения последствий Чернобыльской катастрофы на генетическую структуру природных популяций (Фетисов и др., 1990).

Биохимические маркеры

Первые молекулярно-генетические исследования популяций были связаны с изучением полиморфизма белков с помощью метода электрофореза в крахмальном и полиакриламидном гелях с последующим гистохимическим окрашиванием. Анализ белков позволяет исследовать полиморфизм кодирующих последовательностей генов, контролирующих их синтез. Отдельные особи или популяции могут отличаться наборами аллелей и частотой встречаемости отдельных аллельных вариантов этих генов. Особи могут быть гомозиготными (одинаковые аллельные варианты) или гетерозиготными (разные аллельные варианты) по определенному гену.

С помощью аллозимных маркеров показано, что поселения дрейссены в большинстве случаев представляют собой систему связанных популяций. Изоляции поселений препятствует интенсивное судоходство и перенос балластных вод (Hebert et al., 1989; Boileau, Hebert, 1993; Marsden et al., 1995; Marsden et al., 1996; Zielinski et al., 1996; Soroka et al., 1997; Lewis et al., 2000; Elderkin et al., 2001; Muller et al., 2001). Значимые различия аллельных частот по отдельным локусам отмечены в локальных озерных и речных поселениях (Запкувене, 1992; Boileau, Hebert, 1993; Lewis et al., 2000; Gosling et al., 2008). Предполагается, что дифференциация популяций может быть связана с разной приспособленностью отдельных генотипов к определенным факторам среды обитания (Marsden et al., 1996). Результаты исследования адаптивного значения аллельных вариантов белков неоднозначны. Фетисов и др. утверждают, что аллельные частоты трех аллозимных локусов (*Est-D*, *Lap-2* и *Me*) в водоемах Чернобыльской АЭС коррелируют с температурой воды (Фетисов и др., 1990). Однако при исследовании североамериканских поселений дрейссены, обитающих в участках с разным температурным режимом различий между частотами аллелей по *Est-D* *Me* и 11 другим локусам не обнаружено (Lewis et al., 2000).

Различия по частотам аллелей между отдельными поселениями в пределах водно-транспортных магистралей наблюдаются в том случае, когда популяционная система формируется путем вселения особей из разных источников. Например, в первые годы существования канала Рейн – Майн – Дунай (канал открыт в 1992 г.) наблюдалась дифференциация между поселениями *D. polymorpha* за счет вселения моллюсков северного (Днепр, Припять, Буг, Висла, Одер) и южного (Дунай) направлений. Достоверные различия частот аллелей выявлены по трем локусам фумаразы (*Fum-2*), глицеральдегид-3-фосфатдегидрогеназы (*Gapd*) и глюкозофосфатизомеразы (*Gpi*). (Müller et al., 2001).

Хааг и Гартон (Haag, Garton, 1995) предполагают, что различия частот аллелей аллозимных локусов взрослых особей и велигеров, возникающих при оседании планктонных личинок в незаселенные участки водоема могут быть причиной различий поселений полиморфной дрейссены. Генетическая дифференциация возрастных групп по частотам аллелей локуса фосфоглюкоизомеразы (*Pgi*), по мнению этих авторов, является результатом действия разнонаправленных векторов естественного отбора в течение онтогенеза. Вновь возникающие популяции за счет заноса велигеров могут отличаться от донорных по частотам аллелей аллозимных локусов в том случае, если поселение далее существует относительно изолированно. Однако Марсден с соавторами (обзор: Marsden et al., 1996) считают, что различия аллельных частот по локусу фосфоглюкоизомеразы (*Pgi*) между взрослыми и личинками, обсуждаемые в этой работе (Haag, Garton, 1995), могли быть следствием случайного смешивания *D. polymorpha* и *D. bugensis* в одной выборке, так как личинок сложно идентифицировать.

Изучение корреляции между скоростью роста и гетерозиготностью *D. polymorpha* дает противоречивые результаты. Гартон и Хааг (Garton, Haag, 1991) нашли значимые, хоть и небольшие корреляции между индивидуальной гетерозиготностью по локусам фосфоглюкоизомеразы (*Pgi*) и пептидазы (*Per 2*) и длиной раковины. Авторы считают, что особи, гетерозиготные по большему количеству локусов обладают более высокой скоростью роста по сравнению с менее гетерозиготными моллюсками (Garton, Haag, 1991). Напротив, Боилеау и Хеберт (1993) не нашли корреляции гетерозиготности со скоростью роста молодежи дрейссены. Противоположные результаты исследований, возможно, объясняются тем, что помимо гетерозиготности длина раковины зависит от множества других причин негенетического характера (Koehn, Gaffney, 1984). Кроме того, поскольку изученные локусы представляют очень маленькую часть генома, они не могут включить все участки, непосредственно связанные со скоростью роста и интенсивностью процессов метаболизма (Koehn et al., 1988).

Другое направление использования аллозимов – идентификация видовой принадлежности особей. Путем применения аллозимных маркеров подтверждено вселение *D. bugensis* в Великие озера Северной Америки и впервые было показано, что «профунда» – это глубоководный фенотип бугской дрейссены (Spidle et al., 1994, Spidle et al., 1995).

С использованием аллозимных маркеров нами доказано существование взрослых гибридных особей *D. bugensis* × *D. polymorpha* в природных популяциях (Ворошилова и др., 2010). Для *D. bugensis* был выявлен полиморфизм по локусу *v-EST-2**, сходный с полиморфизмом *D. polymorpha*. В совместных поселениях дрейссенид аллели локусов *6-PGD** и *v-EST-2**, встречались у особей *D. polymorpha* значительно чаще, чем в моновидовых поселениях этого вида. Эти результаты подтверждают возможность интрогрессивной гибридизации этих видов при совместном обитании (Андреева и др., 2001).

Аллозимы были первыми молекулярными маркерами, позволявшими анализировать генетический полиморфизм на уровне продуктов генов. Несмотря на то, что популярность этой группы маркеров резко снизилась за последнее десятилетие (обзор: Сулимова, 2004), они остаются полезными генетическими маркерами, так как позволяют идентифицировать отдельных особей, определять их видовую принадлежность, различать близкие виды, выявлять случаи гибридизации, изучать структуру популяций и направления расселения видов.

В 1983 г. Кэри Мюллисом изобретен метод полимеразной цепной реакции ПЦР, который за сравнительно короткое время позволяет из одной или нескольких молекул ДНК получить более 10 миллионов копий. Этот метод стал основой для разработки разнообразных типов ДНК-маркеров (обзор: Сулимова, 2004).

Полиморфизм фрагментов, амплифицированных с произвольными праймерами (RAPD – random amplified polymorphic DNA)

Использование маркеров этого типа основано на амплификации с применением коротких праймеров со случайной, произвольно выбранной последовательностью нуклеотидов. В результате синтезируются анонимные последовательности ДНК, заключенные между двумя инвертированными повторами. Метод позволяет одновременно анализировать большое количество локусов (63 локуса для *D. polymorpha* и 52 для *D. bugensis*). Низкая воспроизводимость результатов исследования, обусловленная повышенной чувствительностью к условиям реакции, стала основной причиной снижения популярности этого метода.

При использовании RAPD-маркеров обнаружены различия между европейскими популяциями (западными и восточными) которые, возможно, возникли во время их изоляции в разных приледниковых рефугиумах (Stepien et al., 2002). По данным RAPD-анализа поселения *D. polymorpha* в Северной Америке сходны с некоторыми северными, центральными и западными европейскими поселениями из реки Рейн, водоемов Польши, Нидерландов. Следует отметить, что поселения из северной и центральной Европы более сходны с популяциями из Днепра и Дуная, чем Волги. В целом, генетическое разнообразие в поселениях из Северной Америки, возникших относительно недавно, достаточно высоко (Stepien et al., 2002). Различия между поселениями *D. polymorpha* в водоемах Северной Америки авторы объясняют наличием разных источников инвазии (Stepien, et al., 2003; Stepien et al., 2005).

Полиморфизм длины амплифицированных фрагментов (AFLP – amplified fragment length polymorphism)

Применение AFLP-маркеров основано на использовании в качестве матрицы рестрицированных фрагментов ДНК лигированных со специфическими олигонуклеотидными последовательностями (адаптерами). В этом случае при проведении амплификации используются специально сконструированные праймеры, включающие последовательность, комплиментарную адаптеру и сайту рестрикции, а также произвольную последовательность нуклеотидов (2–4 нуклеотида). Преимущество метода – возможность анализировать до 40 полиморфных локусов на одном геле при относительно хорошей (по сравнению с методом RAPD) воспроизводимости метода (Сулимова, 2004). С применением AFLP-анализа показано, что источником возникновения ирландских поселений стали популяции полиморфной дрейссены из рек Великобритании (Pollux, Minchin et al., 2003), а испанские поселения наиболее сходны с полиморфной дрейссеной из Франции (Rajagopal et al., 2009).

Следует отметить, что для указанных выше методов особенно важна хорошая сохранность ДНК. RAPD и AFLP-маркеры применяют для анализа анонимных последовательностей тотальной ДНК. В последние годы наиболее часто используют маркеры, разработанные на основе известных последовательностей ДНК, которые синтезируются с использованием праймеров, позволяющих амплифицировать исследуемый фрагмент ядерной или митохондриальной ДНК. Так как фрагменты, получаемые в ходе полимеразной цепной реакции, относительно небольшие, возможен анализ более деградированной ДНК.

Микросателлиты

Изучение микросателлитных локусов проводят путем определения длины участков, состоящих из tandemно повторяющихся последовательностей нуклеотидов, располагающихся между уникальными участками ядерной ДНК. Число повторов внутри

локусов варьирует в широких пределах. В зависимости от числа повторов аллельные варианты имеют разную длину фрагментов. Визуализация результатов ПЦР производится путем электрофореза в полиакриламидном геле или с помощью капиллярного электрофореза. Для *D. polymorpha* разработано 11, а для *D. bugensis* 9 микросателлитных локусов. Число аллелей варьирует от 2 до 36 аллелей на локус (Wilson et al., 1999; Naish, Boulding, 2001, Gosling et al., 2008, Brown, Stepien, 2010, Feldheim et al., 2011). Многие микросателлитные локусы характеризуются высокими скоростями возникновения мутаций (в среднем 5×10^{-4} мутаций на локус за одну генерацию). Полиморфизм обусловлен ошибками в процессе репликации и репарации ДНК. Наличие большого числа аллелей позволяет успешно использовать микросателлиты для идентификации отдельных особей, подтверждения родства и изучения структуры популяций.

Наиболее существенные недостатки этого маркера – возможность появления артефактов за счет эффекта «проскальзывания» и неравномерная скорость мутирования разных микросателлитов (Сулимова, 2004). К ошибочной интерпретации данных могут привести наличие нулевых аллелей и присутствие аллелей, имеющих одинаковую длину, но разное происхождение (Selkoe, Toonen, 2006).

Несмотря на указанные выше недостатки микросателлитные маркеры широко применяются в изучении расселения дрейссенид. При сравнении выборок *D. polymorpha* из Великих озер, Великобритании и Нидерландов не обнаружено значимых различий, тогда как выборки из Восточной Европы достоверно отличались от всех других. Сходство популяций из Нидерландов, Великобритании и Ирландии авторы связывают с расселением дрейссены в эти регионы из бассейна Балтийского моря (Astaneï et al., 2005).

В Европе расселение полиморфной дрейссены происходило значительно медленнее, чем в Северной Америке. Если в водоемах Северной Америки до начала дальнейшего распространения вида было возможно смешивание особей, занесенных из нескольких источников, то в Европе расселение дрейссены шло одновременно по разным направлениям. Наличие различных векторов расселения в Западной Европе могло стать причиной различий европейских популяций *D. polymorpha* (Müller et al., 2002).

Анализ 6 микросателлитных локусов *D. bugensis* подтверждает, что расселение из бассейна Черного моря шло через Волго-Донской канал в бассейн Волги (Therriault et al., 2005). Отмечен высокий уровень генетического разнообразия, как в инвазионных, так и в исходных популяциях дрейссенид (Müller et al., 2002, Astaneï et al., 2005, Therriault et al., 2005). В первые годы существования инвазионных популяций на новом месте генетическое разнообразие обычно ниже, чем в длительно существующих поселениях (Astaneï et al., 2005, Navarro et al., 2013).

Вследствие высокой скорости эволюции этого маркера анализ микросателлитных локусов позволяет изучать генетические изменения, происходящие в популяциях за относительно небольшое число поколений. В связи с этим, по мнению ряда авторов, микросателлиты можно успешно использовать в экологических исследованиях (Dimsoski, Toth, 2001, Selkoe, Toonen, 2006). Показатели генетического разнообразия микросателлитов *D. polymorpha* Томас с соавторами предлагают использовать в качестве биоиндикатора (Thomas et al., 2011). Проблема использования такого подхода заключается в том, что причина высокого или низкого генетического разнообразия может быть связана не только с наличием или отсутствием стресса, но и с происхождением поселения моллюсков. Более перспективным направлением в этом плане может стать изучение экспрессии функционально значимых генов (Navarro et al., 2013).

Анализ первичной последовательности ядерных генов, кодирующих РНК

Рибосомальная ДНК ядерного генома состоит из нескольких сотен тандемно повторяющихся копий, включающих рибосомальные гены и межгенные вставки. Гены рибосомальной РНК совместно с митохондриальными генами наиболее часто используются в филогенетических исследованиях (обзор: Hillis, Dixon, 1991). На основе анализа нуклеотидных последовательностей гена 18S РНК была проведена реконструкция дерева

жизни, отражающая взаимосвязи между различными группами многоклеточных животных (Field et al., 1988).

Предполагается, что нуклеотидные последовательности ядерных генов консервативны, но для *D. polymorpha* описано два существенно различающихся варианта 28S РНК, обозначенные авторами как типы А и В (Park, O' Foighil, 2000). Различия между двумя вариантами 28S РНК *D. polymorpha* определенными нами с использованием программы Blast (NCBI), составляют 8%, тогда как сиквенсы *D. polymorpha* (тип В) и *D. bugensis* различаются на 7%.

На основе нуклеотидной последовательности гена 28S РНК разработаны видоспецифические праймеры для идентификации *D. polymorpha* и *D. bugensis* (Hoy et al., 2010). При сравнении сиквенсов, депонированных в Международной базе данных NCBI нами установлено, что участки ДНК, на которых происходит отжиг праймера одного из вариантов *D. polymorpha* (тип А) и *D. bugensis* полностью совпадают. Следовательно, при использовании видоспецифических праймеров такие особи *D. polymorpha* могут быть ошибочно идентифицированы как *D. bugensis*. Результаты практической проверки этого метода при совместном использовании морфологических признаков, рестриктивного анализа митохондриальной ДНК и видоспецифической амплификации 28S RNA подтвердили наши предположения.

Особей *D. polymorpha* и *D. bugensis* предлагали различать с помощью метода ПЦР ПДРФ. Этот метод позволяет существенно снизить затраты на проведение исследования. Для фрагмента 28 S рибосомального РНК гена ранее были подобраны рестриктазы *HinfI*, *HaeIII*, *RsaI* (Baldwin et al., 1996, Therriault et al., 2004). При анализе внутривидового полиморфизма у *D. bugensis* (по результатам анализа сиквенсов, депонированных в Международной базе данных NCBI) нами найдена нуклеотидная замена в одном из сайтов рестрикции эндонуклеазы *HinfI*.

Для идентификации велигеров *D. polymorpha* разработан видоспецифичный праймер на основе нуклеотидной последовательности гена 18S RNA (Frischer et al., 2002). При внутривидовом сравнении сиквенсов *D. polymorpha* на момент исследования нуклеотидных замен в участке отжига этого праймера не обнаружено, но в участке отжига этого праймера сиквенсы *D. polymorpha* и *D. bugensis* отличаются всего лишь на 1 нуклеотид. Столь малые различия в отдельных случаях могут стать причиной ошибочной диагностики видовой принадлежности велигеров дрейссенид.

Для анализа нуклеотидных последовательностей ядерных генов в большинстве случаев необходимо молекулярное клонирование, поэтому внутривидовой полиморфизм этих маркеров мало изучен. Несмотря на широко распространенное предположение о консервативности рибосомальных генов нельзя полностью исключать вероятность мутаций и рекомбинации, особенно при межвидовой гибридизации, которые могут снизить диагностическую ценность этих маркеров.

Анализ первичной последовательности митохондриальной (мтДНК)

Первоначально изучение первичной последовательности отдельных локусов мтДНК (первой субъединицы цитохром оксидазы (COI), цитохрома b, 16S рРНК) проводилось с целью изучения филогении двустворчатых моллюсков и уточнения систематического положения отдельных видов (Baldwin et al., 1996; Stepien et al., 1999, 2001, 2003, 2005; Giribet, Wheeler, 2002; Therriault et al., 2004; May et al., 2006; Gelembiuk et al., 2006, Albrecht, et al., 2007, Bilandžija et al., 2013).

Как правило, дрейссениды характеризуются значительным разнообразием по форме раковины, могут встречаться особи с нетипичными признаками. В таких случаях митохондриальные маркеры могут быть очень полезны для подтверждения видовой идентификации моллюсков. Следует отметить, что для нуклеотидных последовательностей, так же как и для морфологических признаков может быть выражен внутривидовой полиморфизм. Митохондриальная ДНК наследуется в основном по материнской линии и не рекомбинирует, поэтому промежуточные варианты отсутствуют. В международной базе

данных NCBI максимальное количество сиквенсов дрейссенид представлено по гену COI. Поэтому ген COI можно считать наиболее надежным маркером для подтверждения видовой идентификации моллюсков. В частности этот маркер применяли для подтверждения находок *D. bugensis* и *Mytilopsis leucophaeata* в новых для видов участках их ареалов (Molloy et al., 2007, Grigorovich et al., 2008, Heiler et al., 2010) и идентификации пресноводных дрейссенид на разных стадиях онтогенеза (Claxton et al., 1997).

Нуклеотидные последовательности мтДНК считаются наиболее подходящими маркерами для изучения истории расселения видов, так как накопление мутаций идет последовательно (Avice, 2004). Результаты анализа первичной последовательности COI подтвердили гипотезу о том, что географическая изоляция древних озер и морей привела к формированию комплекса подвидов *D. polymorpha* (May et al., 2006; Gelembiuk et al., 2006). В анатолийских тектонических озерах, отличающихся более стабильными условиями среды обитания, существуют поселения *D. p. anatolica*, *D. p. gallandi*, отличающиеся уникальным набором гаплотипов (May et al., 2006; Gelembiuk et al., 2006).

Сходство частот гаплотипов COI мтДНК в Европе и Северной Америке, по мнению авторов (May et al., 2006; Gelembiuk et al., 2006), подтверждает точку зрения о том, что основной источник инвазий полиморфной дрейссены в Европе - бассейн Черного моря (р. Днепр). Точная идентификация источника, из которого происходят популяции, возможна только в том случае, когда популяция основателя представлена уникальными аллелями или гаплотипами (Marsden et al., 1996). В популяциях подвида *D. p. polymorpha* бассейна Черного моря найден только один уникальный гаплотип (Therriault et al., 2004), который в дальнейшем не был обнаружен другими исследователями (May et al., 2006; Gelembiuk et al., 2006, Voroshilova, 2010, Ворошилова, 2011). Популяции полиморфной дрейссены с уникальными гаплотипами COI обитают в Каспийском море, в устьевых участках рек Волги и Урала, в озерах Гарда и Констанца (May et al., 2006; Gelembiuk et al., 2006, Quaglia et al., 2007). Каспийские гаплотипы найдены нами в бассейнах Белого, Балтийского и Азовского морей, что подтверждает расселение *D. polymorpha* из Волги (Voroshilova, 2010, Ворошилова, 2011).

Во всех изученных популяциях полиморфной дрейссены исследователи наблюдали низкие уровни нуклеотидного разнообразия фрагмента гена COI (May et al., 2006; Gelembiuk et al., 2006). Анатолийские и балканские поселения *D. polymorpha*, обитавшие в относительно стабильных условиях, обладают большим количеством гаплотипов по данному гену (Gelembiuk et al., 2006). Высказано предположение, что невысокое генетическое разнообразие в европейских поселениях *D. polymorpha* связано с резкими изменениями численности популяций (Gelembiuk et al., 2006). Большое количество гаплотипов обнаружено в инвазионных популяциях тропического вида *Mytilopsis sallei*. Поэтому для реконструкции истории расселения этого вида необходим анализ больших выборок из разных точек современного ареала (Wong et al., 2011).

Ядерные и митохондриальные маркеры используют для оценки времени дивергенции видов. Современные виды дрейссенид формировались в принципиально разных условиях (турецкие озера, Понто-Каспийский бассейн, эстуарные системы рек Америки и Африки, пещеры Динарского нагорья), поэтому эволюция этой группы вряд ли могла происходить равномерно. Не удивительно, что данные о времени дивергенции видов дрейссенид, полученные с использованием молекулярных маркеров, существенно отличаются от палеонтологических датировок (Gelembiuk et al., 2006).

Таким образом, биохимические и молекулярные методы успешно применяют для изучения источников инвазии и направлений расселения дрейссенид, идентификации видовой принадлежности особей с нетипичными морфологическими признаками на разных стадиях онтогенеза и выявления гибридов. Для успешного применения необходим выбор наиболее подходящего для поставленных целей маркера, правильное определение объема выборки и интерпретация результатов с учетом достоинств и недостатков каждого из маркеров. Молекулярные методы не стали «панацеей от всех бед», но при грамотном

использовании в комплексе с традиционными методами могут быть действительно полезным инструментом для изучения моллюсков.

Исследование проведено при финансовой поддержке РФФИ
(грант 11-04-00697-а) и МК-2455.2013.4.

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 // Чужеродные виды в Голарктике: Тез. докл. американо-российского симпозиума по инвазионным видам. Борок, 2001. С. 9–11.
- Биоцино Г.И., Слынько Ю.В. Популяционная структура *Dreissena polymorpha* (Pallas) в ареале // Вид и его продуктивность в ареале. М.: Наука, 1990. С. 130–135.
- Ворошилова И.С., Артамонова В.С., Махров А.А., Слынько Ю.В. Гибридизация двух видов дрейссен *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771) и *Dreissena bugensis* (Andrusov, 1897) в естественных условиях // Известия РАН. Серия биологическая. 2010. № 5. С. 631–636.
- Ворошилова И.С., Яковлев В.Н., Артамонова В.С. К вопросу о происхождении популяций двустворчатого моллюска *Dreissena polymorpha* в бассейне Азовского моря // Любимцевские чтения – 2011. Современные проблемы эволюции. Сборник материалов междунар. конференции, 5–7 апреля 2011. Ульяновск: УлГПУ. С. 105–108.
- Запкунев Д. Генетическая изменчивость двустворчатого моллюска *D. polymorpha* в водоемах-охладителях и озере-мониторе Дрингис. Генетическая изменчивость 5 изоферментных систем у взрослых особей дрейссен в озере-мониторе Дрингис // Ekologija. 1992. № 1. С. 24–33.
- Протасов А.А. Интенсивность окраски раковин как фенотипическая характеристика популяций *Dreissena polymorpha* (Pallas) (Bivalvia, Mollusca) // Экология. 1998. № 6. С. 479–482.
- Сулимова Г.Е. ДНК-маркеры в генетических исследованиях: типы маркеров, их свойства и области применения // Успехи совр. биологии. 2004. Т. 124. № 3. С. 260–271.
- Фетисов А.Н., Рубанович А.В., Слипченко Т.С., Шевченко В.А. Влияние температурного фактора на генетическую структуру популяций *Dreissena polymorpha* (Bivalvia) // Генетика. 1990. Т. 26. № 10. С. 1770–1775.
- Albrecht C., Schulthei R., Kevrekidis T., Streit B., Wilke T. Invaders or endemics? Molecular phylogenetics, biogeography and systematics of *Dreissena* in the Balkans // Freshwater Biology. 2007. V. 52. P. 1525–1536.
- Astane I., Gosling E., Wilson J., Powell E. Genetic variability and phylogeography of the invasive zebra mussel, *Dreissena polymorpha* (Pallas) // Molecular Ecology. 2005. V. 14. P. 1655–1666.
- Avis J.C. Molecular Markers, Natural History and Evolution. Second Edition. Sunderland: Massachusetts Sinauer Associates, Inc. Publishers. 2004. 684 p.
- Baldwin B. S., Black M., Sanjurjo O., Gustafson R., Lutz R. A., Vrijenhoek R. C. A diagnostic molecular marker for zebra mussels (*Dreissena polymorpha*) and potentially co-occurring bivalves: Mitochondrial COI // Mol. Mar. Biol. Biotech. 1996. V. 5. P. 9–14.
- Bilandžija H., Morton B., Podnar M., Četković H. Evolutionary history of relict Congeria (Bivalvia: Dreissenidae): unearthing the subterranean biodiversity of the Dinaric Karst // Frontiers in Zoology. 2013. V. 10. № 5. P. 1–17.
- Boileau M.G.H., Hebert P.D.N. Genetics of the zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) in populations from the Great Lakes region and Europe // In: Zebra Mussels: Biology, Impacts and Control. Eds. Nalepa T.F., Schloesser D. Boca Raton, Florida: Lewis Publishers, 1993. P. 225–238.
- Brown J.E., Stepien C. A. Population genetic history of the dreissenid mussel invasions: expansion patterns across North America // Biol Invasions. 2010. V. 12. P. 3687–3710.

- Claxton W.T., Martel A., Dermott R.M., Boulding E.G. Discrimination of field-collected juveniles of two introduced dreissenids (*Dreissena polymorpha* and *Dreissena bugensis*) using mitochondrial DNA and shell morphology // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1997. V. 54. P. 1280–1288.
- Dimsoski P., Toth G. P. Development of DNA-based microsatellite marker technology for studies of genetic diversity in stressor impacted populations // Ecotoxicology. 2000. V. 10. P. 229–232.
- 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. V. 20. P. 595–605.
- Feldheim K.A., Brown J.E., Murphy D.J., Stepien C. A. Microsatellite loci for dreissenid mussels (Mollusca: Bivalvia: Dreissenidae) and relatives: markers for assessing exotic and native populations // Molecular Ecology Resources. 2011. P. 1–8.
- Field K. G. Olsen G. J., Lane D. J., Giovannoni S. J., Ghiselin M. T., Raff E. C., Pace N. R., Raff R. A. Molecular phylogeny of the animal kingdom // Science. 1988. V. 239. P. 748–753.
- Frischer M.E., Hansen A. S., Wyllie J. A., Wimbush J., Murray J., Nierzwicki-Bauer S. A. Specific amplification of the 18S rRNA gene as a method to detect zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) larvae in plankton samples // Hydrobiologia. 2002. V. 487. P. 33–44.
- Garton D.W., Haag W.R. Heterozygosity, shell length and metabolism in the European mussel *Dreissena polymorpha* from recently established population in Lake Erie // Comp Biochem. Physiol. 1991. V. 99. № 1–2. P. 45–48.
- Gelembiuk G.W., May G.E., Lee C.E. Phylogeography and systematics of zebra mussels and related species // Molecular Ecology. 2006. V. 15. P. 1033–1050.
- Giribet G., Wheeler W.C. On bivalve phylogeny: a high-level analysis of the Bivalvia (Mollusca) based on combined morphology and DNA sequence data // Invertebr. Biol. 2002. V. 121. № 4. P. 271–324.
- Gosling E., Astane I., Was A. Genetic variability in Irish populations of the invasive zebra mussel, *Dreissena polymorpha*: discordant estimates of population differentiation from allozymes and microsatellites // Freshwater Biology. 2008. V. 53. P. 1303–1315.
- Grigorovich I.A., Kelly J.R., Darling J.A., West C.W. The Quagga mussel invades the Lake Superior basin // J. Great Lakes Res. V. 34. P. 342–350.
- Haag W.R., Garton D.W. Variation in genotype frequencies during the life history of the bivalvia, *Dreissena polymorpha* // Evolution. 1995. V. 49. P. 1284–1288.
- 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 // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1989. V. 46. P. 1587–1591.
- Heiler K.C.M., Nahavandi N., Albrecht C. A New Invasion Into an Ancient Lake – The Invasion History of the Dreissenid Mussel *Mytilopsis leucophaeata* (Conrad, 1831) and Its First Record in the Caspian Sea // Malacologia. 2010. V. 53. № 1. P. 185–192.
- Hillis D.M., Dixon M.T. Ribosomal DNA: Molecular evolution and phylogenetic inference // The Quarterly Review of Biology. 1991. V. 66. № 4. P. 411–453.
- Hoy M.S., Kelly K., Rodriguez R.J. Development of a molecular diagnostic system to discriminate *Dreissena polymorpha* (zebra mussel) and *Dreissena bugensis* (quagga mussel) // Mol. Ecol. Resources. 2010. V. 10. P. 190–192.
- Koehn R. K., Diehl W. J., Scott T. M. The differential contribution by individual enzymes of glycolysis and protein catabolism to the relationship between heterozygosity and growth rate in the coot clam, *Mulinia lateralis* // Genetics. 1988. V. 118. P. 121–130.
- Koehn R. K., Gaffney P. M. Genetic heterozygosity and growth rate in *Mytilus edulis* // Mar. Biol. 1984. V. 82. P. 1–7.
- Lewis K.M., Feder J.L., Lamberti G.A. Population genetics of the zebra mussel, *Dreissena polymorpha* (Pallas): local allozyme differentiation within Midwestern lakes and streams // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 2000. V. 57. P. 637–643.
- Marsden J.E., Spidle A., May B. Genetic similarity among zebra mussel populations within North America and Europe // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1995. V. 52. P. 836–847.

- Marsden J.E., Spidle A.P., May B. Review of genetic studies of *Dreissena* spp. // American Zoologist. 1996. V. 36. P. 259–270.
- May G.E., Gelembiuk G.W., Panov V.E., Orlova M.I., Lee C.E. Molecular ecology of zebra mussel invasions // Molecular Ecology. 2006. V. 15. P. 1021–1031.
- Molloy D.P., Bij de Vaate A., Wilke T., Giamberini L. Discovery of *Dreissena rostriformis bugensis* (Andrusov 1897) in Western Europe // Biol. Invasions. 2007. V. 9. P. 871–874.
- Müller J., Woll S., Fuchs U., Seitz A. Genetic interchange of *Dreissena polymorpha* populations across a canal // Heredity. 2001. V. 86. P. 103–109.
- Müller J., Hidde D., Seitz A. Canal construction destroys the barrier between major European invasion lineages of the zebra mussel // Proc. R. Soc. Lond. 2002. V. 269. P. 1139–1142.
- Naish K.A., Boulding E.G. Trinucleotide microsatellite loci for the zebra mussel *Dreissena polymorpha*, an invasive species in Europe and North America // Mol. Ecol. Notes. 2001. V. 1. № 4. P. 286–288.
- Navarro A., Sanchez-Fontenla J., Cordero D., Faria M., Pena J. B., Saavedra C., Blazquez M., Ruiz O., Urena R., Torreblanca A., Barata C., Pina B. Genetic and phenotypic differentiation of zebra mussel populations colonizing Spanish river basins // Ecotoxicology. 2013. V. 22. P. 915–928.
- Park J.K., O' Foighil D. Sphaeriid and corbiculid clams represent separate heterodont bivalve radiations into freshwater environments // Molecular Phylogenetics and Evolution. 2000. V. 14. P. 75–88.
- Pollux B., Minchin D., Van Der Velde G., Theo van Alen, Moon-van der Staay S. Y., Hackstein J. Zebra mussels (*Dreissena polymorpha*) in Ireland, AFLP-fingerprinting and boat traffic both indicate an origin from Britain // Freshwater Biology. 2003. V. 48. P. 1127–1139.
- Quaglia F., Lattuada L., Mantecca P., Bacchetta R. Zebra mussels in Italy: where do they come from? // Biol. Invasions. 2008. V. 10. P. 555–560.
- Rajagopal S., Pollux B.J.A., Peters J. L., Cremers G., S.Y. Moon-van der Staay, Theo van Alen, Eygensteyn J., Angela van Hoek, Palau A., Bij de Vaate A., Gerard van der Velde. Origin of Spanish invasion by the zebra mussel, *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771) revealed by amplified fragment length polymorphism (AFLP) fingerprinting // Biol Invasions. 2009. V. 11. P. 2147–2159.
- Selkoe K. A., Toonen R. J. Microsatellites for ecologists: a practical guide to using and evaluating microsatellite markers // Ecol. Lett. 2006. V. 9. P. 615–629.
- Soroka M., Zielinski R., Polok K., Swierczynski Genetic structure of *Dreissena polymorpha* (Pallas) population in Lake Insko, North-Western Poland // Pol. Arch. Hydrobiol. 1997. V. 44. № 4. P. 505–515.
- Spidle A. P., Marsden J. E., 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. V. 51. P. 1485–1489.
- Spidle A. P., Marsden J. E., 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. V. 73. P. 400–403.
- Stepien C. A., Brown J. E., Neilson M. E., Tumeo M. A. Genetic Diversity of Invasive Species in the Great Lakes Versus Their Eurasian Source Populations: Insights for Risk Analysis // Risk Analysis. 2005. V. 25. № 4. P. 1043–1060.
- Stepien C.A., Hubers A.N., Skidmore J.L. Diagnostic genetic markers and evolutionary relationships among invasive dreissenoid and corbiculoid bivalves in North America: phylogenetic signal from mitochondrial 16S rDNA // Molecular Phylogenetics and Evolution. 1999. V. 13. P. 31–49.
- Stepien C.A., Morton B., Dabrowska K.A., Guarnera R., Radja T., Radja B. Genetic diversity and evolutionary relationships of the troglodytic “living fossil” *Congerius kusceri* (Bivalvia: Dreissenidae) // Molecular Ecology. 2001. V. 10. P. 1873–1879.
- 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. V. 15. P. 314–328.

- Stepien C.A., Taylor C.D., Grigorovich I.A., Shirman S.V., Wei R., Korniushev A.V., Dabrowska K.A. DNA and systematic analysis of invasive and native dreissenid mussels: Is *Dreissena bugensis* really *D. rostriformis*? // Aquatic Invaders. 2003. V. 14. № 2. P. 8–18.
- Therriault T.W., Docker M.F., Orlova M.I., Heath D.D., MacIsaac H.J. Molecular resolution of the family Dreissenidae (Mollusca: Bivalvia) with emphasis on Ponto-Caspian species, including first report of *Mytilopsis leucophaeata* in the Black Sea basin // Molecular Phylogenetics and Evolution. 2004. V. 30. P. 479–489.
- Therriault T.W., Orlova M.I., Docker M.F., MacIsaac H.J., Heath D.D. Invasion genetics of a freshwater mussel (*Dreissena rostriformis bugensis*) in eastern Europe: high gene flow and multiple introductions // Heredity. 2005. P. 1–8.
- Thomas G., Hammouti N., Seitz A. New Polymorphic Microsatellite Loci for the Zebra Mussel *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771), a Common Bioindicator // Journal of Shellfish Research. 2011. V. 30. № 1. P. 123–126.
- Voroshilova I.S., Artamonova V.S., Yakovlev V.N. The origin of populations of *Dreissena polymorpha* near the North-Eastern boundary of its distribution area. Ch.21 In: Mussels: Anatomy, Habitat and Environmental Ed.: Lauren E. McGevin. Nova Science Publishers, Inc. 2010. P. 453–468.
- Wilson A.B., Boulding E.G., Naish K.A. Characterization of tri- and tetranucleotide microsatellite loci in the invasive mollusc *Dreissena bugensis*// Mol Ecol. 1999. V.8. P.692–693.
- Wong Y.T., Meier R., Tan K. S. High haplotype variability in established Asian populations of the invasive Caribbean bivalve *Mytilopsis sallei* (Dreissenidae) // Biol Invasions. 2011. V. 13. P. 341–348.
- Zielinski R., Soroka M., Wachowiak-Zielinska M. Genetic variability in a selected Polish populations of *Dreissena polymorpha* (Pallas) (Bivalvia Dreissenidae) // Journal of Applied Genetics. 1996. V. 37. P. 105–120.

ВЕЛИГЕРЫ ДРЕЙССЕНИД В ТРОФИЧЕСКОЙ СЕТИ ПЛАНКТОНА ВОДОХРАНИЛИЩ ВОЛГИ

В. И. Лазарева, А. И. Копылов, Е. А. Соколова, Е. Г. Пряничникова

*Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН,
152742, Ярославская область, Некоузский р-н, Борок, Россия
lazareva_v57@mail.ru*

По данным многолетних наблюдений на водохранилищах Верхней и Средней Волги дан анализ динамики численности велигеров и материнских популяций дрейссенид, пространственного распределения обилия личинок, их роли в функционировании планктонного сообщества и значения дрейссенид в самоочищении вод. Установлено, что с 2010 г. численность велигеров и взрослых моллюсков резко снизилась. В качестве возможной причины указано формирование летнего дефицита кислорода в придонном горизонте вод водохранилищ. Рассматривается вероятность снижения качества воды водохранилищ Волги из-за уменьшения фильтрационной активности дрейссенид. Обсуждаются трофические взаимодействия между микрозоопланктоном и велигерами, микрозоопланктоном и взрослыми моллюсками.

В пресноводных экосистемах моллюски дрейссениды относятся к организмам-эдификаторам, которые способны влиять на структуру и функционирование как донных, так и планктонных сообществ. Они являются мощными фильтраторами, осаждающими сестон и аккумулирующими его в своих колониях (друзах), в которых находят убежище и пищу другие донные животные (Дрейссена ..., 1994; Перова, Щербина, 1998; Экологические проблемы ..., 2001). *Dreissena polymorpha* (Pallas) увеличивает продуктивность донных сообществ и способствует снижению продуктивности планктона (Харченко, 1995). Планктонная личинка дрейссенид (велигер) не только способствует расселению моллюсков, но и позволяет популяции использовать дополнительные пищевые ресурсы пелагиали. Считают (Телеш, 2004; Лазарева, Жданова, 2008; Лазарева, 2010), что велигеры могут конкурировать 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). Однако до сих пор известно очень мало сведений о количестве и роли меропланктона, представленного велигерами дрейссенид, в сообществах зоопланктона пресноводных озер и водохранилищ. Многие исследователи вообще не учитывают велигеров в сборах планктона, полагая их не обязательным и не важным компонентом сообщества. В представленной работе мы поставили задачу показать, что это не так.

Материалом послужили регулярные (каждые две недели) сборы зоопланктона в мае–сентябре 2004–2010 гг. в пелагиали Рыбинского водохранилища, а также данные маршрутных съемок в июле–августе 2003–2013 гг. по всей акватории водохранилищ Верхней и Средней Волги (Иваньковское, Угличское, Рыбинское, Горьковское и Чебоксарское). Пробы отбирали с экспедиционного судна большим (10 л) батометром системы Дьяченко-Кожевникова. В летних маршрутных экспедициях – малой сетью Джеди (диаметр входа 12 см, сито с диагональю ячеей 120 мкм) тотально от дна до поверхности или послойно как судна и лодки. Концентрацию растворенного в воде кислорода и температуру воды измеряли портативным прибором YSI-85 (YSI, Inc., USA).

Оценивали суточную продукцию и рацион основных трофических групп зоопланктона для разных периодов вегетационного сезона года, а также значения этих показателей в столбе воды под 1 м² с учетом сезонных изменений глубины. Продолжительность вегетационного периода принимали 180 сут, из них весна (1 мая – 9 июня) – 40 сут, первая половина лета (лето-1, 10 июня – 14 июля) – 35 сут, вторая половина лета (лето-2, 15 июля – 12 сентября) – 60 сут и осень (13 сентября – 27 октября) – 45 сут. Для видов с короткой пелагической фазой цикла развития (хищные клadoцеры, всеядные коловратки, велигеры дрейссенид) длительность вегетационного периода определяли по их фактическому

присутствию в планктоне. Учитывая сложность оценки функциональных показателей сообществ гидробионтов, мы подробно приводим методику наших расчетов.

Суточную продукцию (P) велигеров рассчитывали на основании биомассы (B) и среднесезонного значения удельной скорости продукции (суточного P/B -коэффициента): $P = P/B \times B$. Также определяли P основных трофических групп метазоопланктона. P/B -коэффициент для велигеров дрейссенид принимали 0.26 сут^{-1} (Алимов, 1981). Для мирных кладоцер – 0.16 сут^{-1} (Иванова, 1985; Андроникова, 1996), для копепод – $0.10\text{--}0.12 \text{ сут}^{-1}$ (науплиусы 0.2 сут^{-1} , копеподиты I–III стадии 0.06 сут^{-1} и копеподиты IV–VI стадии 0.04 сут^{-1}) (Петрович, 1973), для мирных коловраток – 0.3 сут^{-1} , для *Asplanchna* – 0.25 сут^{-1} (Тимохина, 2000).

Суточный рацион (C) животных рассчитывали по формуле: $C = P/k_1$. Коэффициенты использования потребленной пищи на рост (k_1) принимали для всех мирных животных 0.22, для хищных и всеядных копепод – 0.16 (Hart et al., 2000). Для всеядных *Asplanchna* принимали, что k_1 составляет 0.28 ($1/U = 0.7$) (Копылов и др., 2008). У хищных кладоцер *Leptodora* и *Bythotrephes* рацион зависит от температуры и в Рыбинском водохранилище составляет 21% массы тела весной и осенью, 37–45% – летом (Мордухай-Болтовская, 1958; Монаков, 1998). Продукцию их популяций оценивали по рациону при $k_1 = 0.32$ ($1/U = 0.8$).

При расчете функциональных характеристик, зависящих от температуры, вносили температурную поправку $h(T)$ (Ивлева, 1981): $h(T) = Q_{10}^{0.10(T-20)}$, где T – текущая температура, Q_{10} – коэффициент Вант-Гоффа, показывающий во сколько раз возрастает скорость процесса при повышении температуры на 10°C . Значение Q_{10} принято равным 2.25 (Винберг, 1983).

Метазоопланктон водохранилища с учетом способа захвата пищи распределяли по семи трофическим группам: мирные кладоцеры, копеподы и коловратки, всеядные копеподы и коловратки, хищные кладоцеры и копеподы (Копылов и др., 2010; Лазарева, 2010). Восьмую трофическую группу представлял меропланктон – велигеры дрейссенид. Пищевые взаимоотношения между компонентами сообщества анализировали по литературным данным (Монаков, 1998; Казанцева, 2003; Телеш, 2004; Копылов и др., 2010; MacIsaac et al., 1992).

К мирным кладоцерам относили все виды кроме *Leptodora kindtii* Focke и *Bythotrephes longimanus* Leydig. Мирные копеподы были представлены науплиусами циклопов и всеми возрастными стадиями калянид рода *Eudiaptomus*. В состав мирных коловраток включали все таксоны, кроме рода *Asplanchna*. Аспланхн (*Asplanchna priodonta* Gosse, *A. herricki* Guerne), а также копеподитов I–III стадии циклопов, для которых характерно смешанное питание (Монаков, 1998), выделяли в отдельную группу всеядных животных (полифагов). В состав хищной части сообщества включали взрослых особей и копеподитов IV–V стадий *Cyclopoidea* и *Heterocope appendiculata* Sars, а также кладоцер родов *Leptodora* и *Bythotrephes*.

Рацион каждого потребителя распределяли по пищевым объектам (частные рационы) пропорционально их биомассе в водоеме с учетом избирательности питания и доступности основных трофических ресурсов (Копылов и др., 2008; Лазарева, Копылов, 2011). Потребление (G) велигеров всеядными и хищными зоопланктерами рассчитывали как сумму частных рационов (Копылов и др., 2008, 2010; Лазарева, Копылов, 2011).

Расчеты P , C и G зоопланктона проводили в единицах углерода. Принимали, что сухая (беззольная) масса организмов планктона составляет 10% сырой, для коловраток *Asplanchna* – 5% (Обозначения, единицы ..., 1972), в ней содержится 50% углерода (Dumont et al., 1975). При переходе от углерода к энергетическим эквивалентам считали, что $1 \text{ мг С} = 10 \text{ кал} = 42 \text{ Дж}$.

Фильтрационную активность велигеров и метазоопланктона оценивали расчетным методом в столбе воды под 1 м^2 за сутки (Телеш, 2004; MacIsaac et al., 1992). Среднюю суточную скорость фильтрации для велигеров принимали 0.33 мл/экз (MacIsaac et al., 1992), для коловраток – 0.11 мл/экз (Телеш, 2004; Telesh et al., 1995), для мирных кладоцер – 9 мл/экз (Монаков, Сорокин, 1961), для мирных копепод – 2.5 мл/экз (Монаков, 1998). Скорость фильтрации взрослой ($20\text{--}22 \text{ мм}$) *D. polymorpha* в эксперименте при концентрации водорослей (хлорелла, 1.5 г/м^3), близкой к природной (Экологические проблемы ..., 2001;

Соловьева, Корнева, 2006), составляет 151 мл/экз. сут, *D. bugensis* – 216 мл/экз. сут (Пряничникова, Щербина, 2005). Основу дрейссенид в Рыбинском водохранилище составляет *D. polymorpha* (Щербина, 2000, 2008; Пряничникова, 2012), поэтому в расчетах принимали скорость фильтрации взрослых моллюсков 151 мл/экз. сут. Суточную интенсивность фильтрации воды (I , л/м²) рассчитывали по формуле: $I = F \times N$ где: F – суточная скорость фильтрации (мл/экз. сут), N – средневзвешенная численность фильтраторов (тыс. экз./м²).

Сезонная и многолетняя динамика численности. Сроки появления велигеров в планктоне зависят от темпа прогрева воды. Размножение дрейссенид начинается при температуре (T) воды 12–17°C, велигеры появляются в планктоне в мае–июне (Гальперина, Львова-Качанова, 1972; Каратаев, 1983; Дрейссена: систематика ..., 1994; Столбунова, 2008). В Рыбинском водохранилище в последние 15 лет велигеры присутствуют в планктонных сборах с конца мая–начала июня до конца октября (Лазарева, Жданова, 2008; Соколова, 2008; Столбунова, 2008, 2013). В октябре их численность невелика (1 тыс. экз./м³), только в речных плесах достигает 3 тыс. экз./м³ (Лазарева, Жданова, 2008). Единично велигеры обнаруживаются в планктонных сборах и в более поздние сроки, в том числе подо льдом.

В настоящее время сроки окончания размножения дрейссенид (октябрь) в Рыбинском водохранилище близки к таковым в южных регионах. Так, в Цимлянском водохранилище велигеров в планктоне регистрируют до конца сентября, а в Днепровском – до октября–ноября (Дыга, 1965; Кирпиченко, 1971). Это связано с заметным потеплением климата на севере Европейской России. Здесь в последние 30 лет темп увеличения T воздуха за каждое десятилетие составляет 0.49–0.53°C, T воды в Рыбинском водохранилище – 0.89°C (Доклад ..., 2011; Литвинов, Законнова, 2011). Относительно 70-х гг. прошлого века наибольший прирост температуры воды отмечен летом и осенью, продолжительность вегетационного (безледного) периода возросла на 20 сут, за счет более поздних сроков ледостава (конец ноября) (Литвинов и др. 2012).

Степень и темп прогрева водной толщи водохранилища в разные годы не одинаковы. Так, в новом веке самым холодным был 2008 г.: T воды в июне–сентябре ($16.5 \pm 0.6^\circ\text{C}$) в пелагиали водохранилища была близка к среднемноголетней норме. Напротив, аномально жарким летом 2010 г. уже в третьей декаде июня T воды в открытом водохранилище была $>20^\circ\text{C}$, средняя T воды ($18.9 \pm 1.1^\circ\text{C}$) на 2.4°C , а максимальная (28.5°C) на $8\text{--}9^\circ\text{C}$ превышали таковую в 2008 г. В целом, самыми теплыми были 2010 и 2011 гг. (рис. 1).

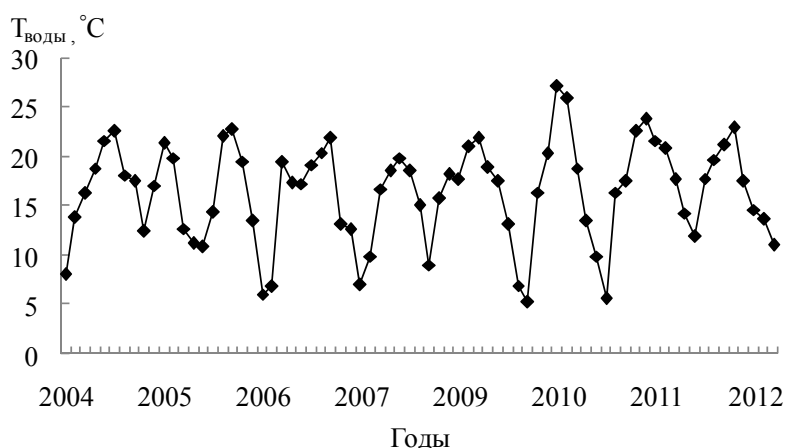


Рис. 1. Динамика температуры воды пелагиали Рыбинского водохранилища в мае–октябре 2004–2012 гг. (данные лаборатории гидрологии и гидрохимии ИБВВ РАН).

Наибольший прогрев воды обычно приходился на июль, но в отдельные годы (2004, 2007 гг.) максимальную T воды регистрировали в августе. В зависимости от прогрева вод водохранилища пик численности велигеров в планктоне пелагиали регистрировали в июне–июле или во второй половине июля (рис. 2).

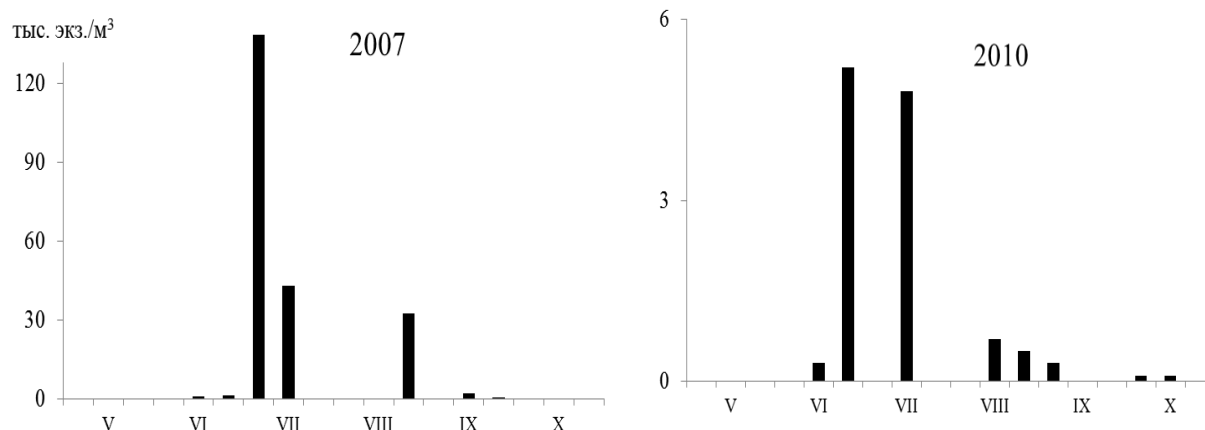


Рис. 2. Сезонная динамика велигеров дрейссенид в пелагиали Рыбинского водохранилища в годы с высокой (2007 г.) и низкой (2010 г.) их численностью.

В различных районах пелагиали водохранилища велигеры достигают сезонного, обычно единственного, максимума численности с разницей в 1–2 недели. В Главном плесе он наблюдался чаще всего в июле (табл. 1), реже в начале августа, на отдельных станциях численность велигеров превышала 200 тыс. экз./м³ (Соколова, 2008; Лазарева, Жданова, 2008; Лазарева, 2010). Максимальная (>350 тыс. экз./м³) численность отмечена в 2006 г. в восточной части водохранилища (ст. Наволок, Измайлово) (Соколова, 2008), близкие значения регистрировали в 2007 г. в поверхностном горизонте вод Моложского плеса (Столбунова, Лазарева, наст. сб.). Однако такая высокая численность наблюдается редко, средние значения на порядок ниже (табл. 1). В речных плесах пиковая численность велигеров в среднем в 1.3–1.5 раза выше, чем в центре водохранилища, исключение составлял Волжский плес. В пелагиали других водохранилищ Верхней Волги пик численности велигеров также обычно отмечают в июле (Столбунова, 2008). В литорали водоема регистрируют от одного пика в июле в полузащищенных биотопах до 2–3 пиков в течение июля–августа в открытых биотопах, пиковая численность обычно ниже (<100, среднее 18±4 тыс. экз./м³), чем в пелагиали (Столбунова, 2008). В мелководных заливах численность велигеров еще ниже (<5 тыс. экз./м³), сезонный максимум наблюдали в августе (табл. 1).

Таблица 1. Сезонная динамика численности (тыс. экз./м³) велигеров дрейссенид в пелагиали и мелководных заливах Рыбинского водохранилища в 2004–2008 гг.

Участок	n	Численность, тыс. экз./м ³					
		май	июнь	июль	август	сентябрь	октябрь
Главный плес	237	<0.1	0.5±0.2	54.5±17.1	15.0±5.4	1.1±0.5	0.8±0.2
Волжский плес	99	<0.1	2.2±1.4	31.4±8.2	27.9±9.7	1.4±0.6	0.2±0.1
Шекснинский плес	16	–	<0.1	84.5±39.9	33.5±4.6	0.2±0.1	<0.1
Моложский плес	14	0	0.4±0.2	70.4±28.8	48.8±40.0	0.3±0.2	<0.1
Мелководья	29	0	2.1±2.1	2.2	4.8±4.8	0.4±0.2	0.1±0.1

Примечание. n – количество наблюдений.

В целом, количество пиков численности велигеров в планктоне зависит от широтного расположения водоема и термических условий конкретного года. В озерах Европы наблюдают 1–3 пика численности велигеров в пелагиали и до 4 пиков – в литорали, наибольшую численность отмечают в июле или июне, сезонная динамика размножения дрейссенид сильно варьирует год от года (Lewandowski, 2001). Два пика в июне и июле регистрируют в заливах Балтийского моря, в Куршском заливе июньский максимум (> 160 тыс. экз./м³) часто выше июльского (Семенова, 2008). Напротив, в оз. Плещеево отмечен один пик численности (36 тыс. экз./м³) велигеров в пелагиали в июле, а в прибрежье (78 тыс. экз./м³) в августе (Столбунова, 2008).

В водоемах-охладителях тепловых и атомных электростанций с искусственным термическим режимом пиков численности может быть больше, чем в ненарушенных водных экосистемах (Харченко, 1995). Тем не менее, в водоеме-охладителе Хмельницкой АЭС (Украина) зарегистрированы только два четко выраженных пика в начале июня и в августе (Гулейкова, Протасов, 2008).

Численность популяций дрейссенид в бентосе определяется такими факторами, как трофический статус, водный баланс, тип перемешивания вод и наличие подходящих субстратов для осаднения велигеров, тогда как биотические взаимодействия (хищничество рыб, паразиты) менее важны (Lewandowski, 2008). Количество велигеров в планктоне озер и водохранилищ очень сильно варьирует год от года. Так, в 1970-х гг. в оз. Миколайском (Польша) количество осевших велигеров превышало 1000 экз./м², а в 1980-х снизилось до <200 экз./м² (Lewandowski, 2001). В 2003–2009 гг. в Рыбинском водохранилище средняя численность велигеров в июле–августе год от года различалась в 3–110 раз (табл. 2). С 60-х гг. прошлого века вплоть до 2009 г. в планктоне пелагиали водохранилищ Верхней Волги на фоне значительных колебаний наблюдали тенденцию к росту численности велигеров дрейссены (Столбунова, 1999, 2013; Лазарева, Жданова, 2008; Соколова, 2008). Так, в начале 1960-х гг. в центре Рыбинского водохранилища отмечали не более 200 тыс. экз./м³ велигеров (Соколова, 2008). В 1980-х годах в Моложском плесе Рыбинского водохранилища в поверхностном (0–2 м) горизонте воды зарегистрирована концентрация велигеров 370–760 тыс. экз./м³. В конце 1990-х и в середине 2000-х гг. в центре водохранилища наблюдали > 300 тыс. экз./м³ велигеров (Соколова, 2008).

Таблица 2. Многолетние изменения пиковой (июль–август) численности (тыс. экз./м³) велигеров дрейссенид в пелагиали Рыбинского водохранилища в 2003–2013 гг.

Год	n	Плеса водохранилища							
		Главный		Волжский		Шекснинский		Моложский	
		Среднее	Мах.	Среднее	Мах.	Среднее	Мах.	Среднее	Мах.
2003	15	14±6	71	–	6	–	2	47±10	57
2004	24	13±5	60	11±6	48	–	–	–	–
2005	44	20±3	69	27±18	79	67±51	272	21±6	27
2006	12	164±52	367	26±18	79	–	–	–	–
2007	50	44±5	311	40±12	93	64±32	213	59±19	90
2008	35	35±15	187	34±16	106	44±41	127	–	123
2009	33	27±15	221	12±7	62	–	44	–	8
2010	63	2±1	22	1±0.6	5	9±3	28	5±3	25
2011	23	19±5	50	6±2	14	16±1	18	39±12	54
2012	20	56±13	145	46±11	59	–	–	32±13	47
2013	10	1.5±0.5	4	–	3	–	–	–	–

Примечание. n – количество наблюдений, прочерк – отсутствие данных.

Численность велигеров резко снизилась в аномально жаркое лето 2010 г. (табл. 2). Наиболее заметное уменьшение их количества регистрировали в планктоне Главного и Волжского плесов водохранилища. В 2011–2013 гг. отмечены значительные колебания пиковой численности велигеров дрейссенид с тенденцией к ее снижению не только в Рыбинском, но и в других водохранилищах Верхней Волги (табл. 3). Для сравнения, в июле 1991–1995 гг. в Ивановском и Угличском водохранилищах регистрировали до 1.3–1.5 млн. экз./м³ велигеров (Столбунова, 1999).

Разумно предположить, что снижение численности велигеров в планктоне связано с уменьшением количества моллюсков в бентосе. До 2005 г. численность взрослых дрейссенид в бентосе водохранилищ Верхней Волги возрастала, за исключением Ивановского водохранилища, где она снизилась к началу 2000-х гг. (Щербина, 2008). Начиная с 2010 г. количество моллюсков резко уменьшилось. В 2012 г. в Волжском плесе Рыбинского водохранилища количество *D. polymorpha* уменьшилось более чем в пять раз, *D. bugensis* –

втрое по сравнению с 2005 г. (рис. 3). В совместных поселениях стала преобладать бугская дрейссена, более устойчивая к дефициту растворенного кислорода (Пряничникова, 2012).

Таблица 3. Пиковая (август) численность (тыс. экз./м³) велигеров дрейссенид в пелагиали Ивановского и Угличского водохранилищ в 2003–2013 гг.

Год	n	Участки водохранилищ					
		Верхний		Средний		Нижний	
		Среднее	Мах.	Среднее	Мах.	Среднее	Мах.
Угличское							
2007	1	—	—	—	—	—	2.2
2005	15	0.4±0.2	1.0	0.1±0.04	0.4	—	0.1
2012	9	3.8±0.5	4.9	2.9±1.2	4.4	1.6±0.4	1.9
2013	6	12.1±1.9	14.3	12.6±7.8	20.4	—	10.8
Иваньковское							
2005	12	<0.1	0.2	36±19	72	15±12	49
2012	16	5±3	14	20±7	32	0.7±0.3	2.9
2013	6	—	1.4	—	1.0	2.0±1.5	5.0

В августе 2013 г. живые моллюски обнаружены в сборах дночерпателем и драгой в Угличском водохранилище только в устье р. Медведица и ниже устья р. Дубна (20% обследованных биотопов, 1.7–2.1 тыс. экз./м²), в Ивановском – только в Волжском участке на ст. Городня и Лисицы (17% станций, <1 тыс. экз./м²), в Рыбинском – лишь в Волжском плесе у поселков Каменики и Борок (21% станций, от <0.1 до 1.3 тыс. экз./м²).

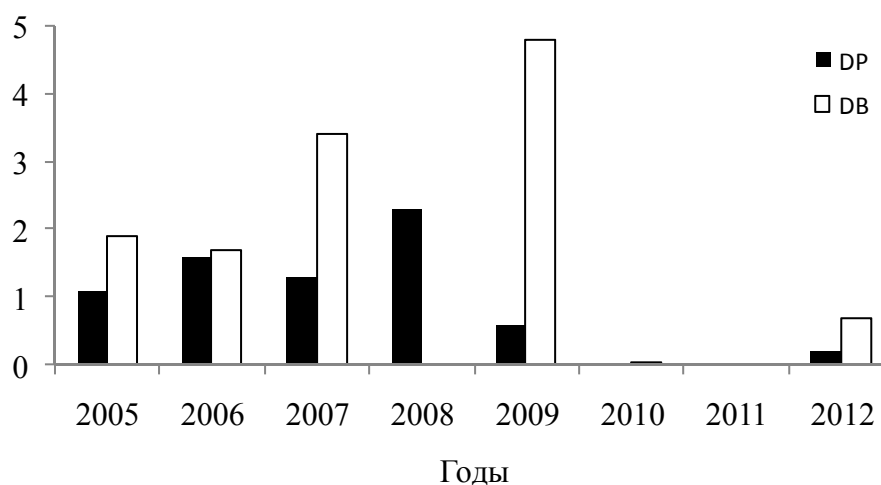


Рис. 3. Многолетняя динамика численности взрослых дрейссенид в Волжском плесе Рыбинского водохранилища. DP – полиморфная, DB – бугская дрейссена.

Летний дефицит растворенного кислорода как фактор, лимитирующий популяции дрейссенид. Гиполимниальный или придонный дефицит растворенного кислорода – один из главных факторов, влияющих на состав и структуру водных сообществ, в первую очередь донных. Растворимость кислорода в воде снижается с ростом температуры и зависит от длительности и интенсивности вертикального плотностного расслоения вод, а также от трофического статуса водоема и уровня его загрязнения легкоокисляемым органическим веществом. Его проявления усиливаются в период потепления климата, причем у дна летний дефицит кислорода возникает периодически даже в мелководных озерах. Например, в придонном горизонте эвтрофного оз. Мюнгельзее (Германия) низкое (<2 мг/л) содержание кислорода отмечают в 60% замеров в течение 0.5–2 сут, реже – до 9 сут (Wilhelm, Adrian, 2008).

Летний кислородный режим придонного горизонта вод верхневолжских водохранилищ в последние годы катастрофически ухудшается. Это связано с усилением прогрева вод, а также интенсивным развитием синезеленых водорослей. Формирование придонного дефицита растворенного кислорода представляется наиболее вероятной причиной снижения численности популяций дрейссенид. В августе 2013 г. на глубоководных участках (затопленные русла рек) Рыбинского и Ивановского водохранилищ T воды у дна достигала 20°C, а в Угличском – 21°C (табл. 4). Это привело к интенсификации процессов минерализации органического вещества и снижению содержания кислорода <4 мг/л (<50% насыщения) в слое 1–3 м над дном, на отдельных станциях до 5 м (табл. 4). Наиболее мощный (до 7 м) слой вод с дефицитом кислорода (<30% насыщения) формировался в Ивановском водохранилище в его приплотинном участке (станции Липня, Уходово, Корчева). В метровом слое у дна на всех трех станциях содержание кислорода снижалось до аналитического нуля (рис. 4).

Таблица 4. Температура (T , °C) и содержание растворенного кислорода (O_2 , мг/л) в придонном горизонте воды водохранилищ Верхней Волги в августе 2013 г.

Плес/участок	Глубина, м	Слой над дном, м					
		1 м		2–3 м		4–5 м	
		T, °C	O ₂ , мг/л	T, °C	O ₂ , мг/л	T, °C	O ₂ , мг/л
Иваньковское водохранилище (русло Волги)							
Волжский	8–11	19.4–19.5	2.5–4.1	19.5–20.1	2.8–4.6	19.7–21.7	4.8–5.0
Иваньковский	12–16	19.1–19.8	0.9–2.8	19.6–19.8	0.5–3.0	19.9–20.3	2.4–3.7
Сброс ГРЭС	5	22.0	4.4	23.1–25.6	5.4–5.9	25.6–26.8	5.9–6.4
Мелководья	2.5–3	22.5–23.0	4.0–5.5	23.5–23.7	6.5–7.2	–	–
Угличское водохранилище (русло Волги)							
Верхний	8–11	19.9–21.5	4.5–5.2	20.2–21.8	5.0–6.5	21.2–22.0	6.2–9.6
Средний	12–17	19.5–19.7	2.3–3.8	19.7–19.9	3.2–4.9	19.7–20.7	4.2–5.5
Нижний	18–20	19.7–19.8	3.6–4.1	19.7–19.8	3.8–4.2	19.8–19.9	3.7–4.9
Рыбинское водохранилище							
Волжский	12–16	19.6–19.8	3.4–7.6	19.7–19.9	4.0–8.0	19.7–20.8	5.2–8.3
Моложский	11–16	18.7–19.3	4.1–4.9	18.7–19.3	4.2–5.5	18.7–19.3	4.2–5.9
Запад Главного	8–14	18.6–18.7	0.2–5.0	18.7–18.9	2.8–5.6	18.8–19.5	3.6–6.3
Восток Главного	14–15	19.4–20.0	3.6–7.9	19.4–20.0	4.2–7.0	19.4–20.2	4.8–8.5
Мелководья	2–4.5	18.6–21.2	4.2–7.8	18.7–21.2	5.3–7.8	20.4–21.3	6.5–7.5

Примечание. В Главном плесе Рыбинского водохранилища: запад – станции вдоль затопленного русла рек Молога и Сить, восток – вдоль затопленного русла р. Шексна.

В Угличском водохранилище концентрацию кислорода ниже 3 мг/л (<35% насыщения) в метровом слое над дном отмечали по руслу Волги ниже г. Калязин и в устье р. Нерль. В озеровидном Рыбинском водохранилище кислородный режим был более благоприятным для гидробионтов, сильное ветровое перемешивание воды способствовало обогащению ее кислородом. Здесь в августе дефицит кислорода в слое 1–2 м над дном формировался на отдельных глубоководных участках по руслу Шексны (ст. Средний двор), Мологи (ст. Брейтово), Волги (ст. Каменики) и до 4 м над дном по руслу р. Сить у п. Брейтово. Однако низкая численность велигеров и встречаемость живых особей дрейссены в бентосе указывают на тот факт, что и в этом водоеме регулярно формируется достаточно длительный дефицит растворенного кислорода. По результатам регулярных сезонных наблюдений на шести стандартных станциях в 2013 г. резкое снижение содержания кислорода в водохранилище началось в первой декаде июля. В это время на двух станциях из шести (Волжский плес) отмечали <2 мг/л (<20% насыщения) в слое 2–6 м над дном, на ст. Молога на глубине 10–14 м было <1 мг/л (5–9%). В Главном плесе на русле Шексны (ст. Средний Двор) низкое (<1 мг/л) содержание кислорода у дна регистрировали уже в конце мая.

До 2010 г. заметного дефицита растворенного кислорода не обнаруживали. Так, в августе 2007 г. в период интенсивного «цветения» воды синезелеными водорослями содержание кислорода в придонном слое воды водохранилища не опускалось ниже 4.5–4.8 мг/л (ст. Молога, Первомайка). Впервые ухудшение летнего кислородного режима зарегистрировали в аномально жарком июле–августе 2010 г. Тогда T воды у дна достигала 25°C в Рыбинском водохранилище и выше 27°C – в Горьковском и Чебоксарском (Лазарева и др., 2012). Во всех этих водоемах наблюдали аноксию на глубине >5 м (3–5 м над дном) с интенсивным выделением газов из донных отложений, на эхограммах грунта буквально «кипели». В последующие годы локально стали обнаруживать снижение концентрации кислорода <4 мг/л (<50% насыщения) в слое 1–2 м над дном уже при обычном для этого времени прогреве придонных вод (18–19°C). Например, в августе 2011 г. подобное отмечали в Волжском плесе Рыбинского водохранилища у п. Каменики и с. Глебово, в августе 2012 г. – в устье р. Сить у с. Брейтово. Летом 2012 г. в Ивановском водохранилище регистрировали почти полную аноксию (<2 мг/л и <20% насыщения) в слое 1–5 м над дном на русле Волги от устья р. Созь до устья р. Шоша. В Угличском водохранилище подобное наблюдали в слое 1–2 м над дном ниже г. Калязин, против устья рек Нерль, Кашинка, Медведица и Хотча.

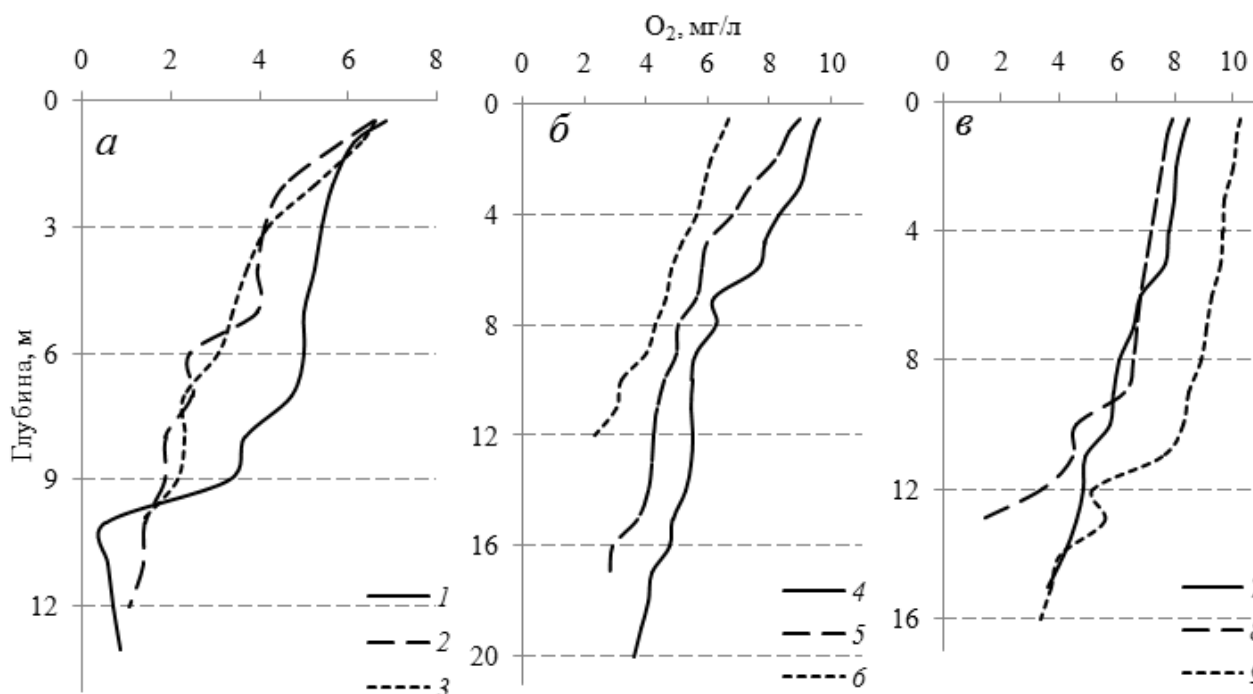


Рис. 4. Вертикальные профили изменения концентрации растворенного кислорода (O_2 , мг/л) с глубиной в Ивановском (а), Угличском (б) и Рыбинском (в) водохранилищах в августе 2013 г. Станции: 1 – Липня, 2 – Уходово, 3 – Корчева, 4 – Грехов ручей, 5 – Калязин, 6 – р. Нерль, 7 – Средний двор, 8 – Брейтово, 9 – Каменики.

Пространственное распределение велигеров в водохранилищах Волги. С 2005 г. по 2012 г. летняя пиковая численность личинок дрейссенид в Рыбинском водохранилище была одной из самых высоких среди водоемов Верхней и Средней Волги (табл. 5). Тогда как количество моллюсков в бентосе в начале 2000-х гг. было самым высоким (4.5–7.9 тыс. экз./м²) в Угличском водохранилище и речной части Горьковского (Щербина, 2008). К 2013 г. численность дрейссенид в водохранилищах существенно сократилось (в среднем <0.5 тыс. экз./м²), тем не менее количество велигеров осталось сравнительно высоким.

Можно предположить, что реальная численность взрослых дрейссенид существенно выше. Но по причине ухудшения кислородного режима крупные поселения моллюсков переместились из русловых участков водохранилища в более мелководные и хорошо аэрированные биотопы, которые расположены за пределами сети станций мониторинга.

Известно, что велигеры дрейссенид могут перемещаться с водой на значительные расстояния. В большинстве водохранилищ высокая численность велигеров приурочена к глубоководным участкам, расположенным над затопленным руслом Волги и крупных ее притоков (табл. 6). На глубинах <4 м большое их количество отмечено в Горьковском и Рыбинском водохранилищах.

Таблица 5. Численность (тыс. экз./м³) велигеров дрейссен в водохранилищах Верхней и Средней Волги в августе 2005–2012 гг.

Водохранилище	2005 г.		2008 г.		2010–2012 гг.	
	Среднее	max	Среднее	max	Среднее	max
Иваньковское	16.8±8.0	72.4	–	–	8.6±5.8	32.0
Угличское	0.2±0.06	1.0	–	–	2.8±0.6	4.9
Рыбинское	10.6±2.0	49.3	27.0±5.9	89.7	21.9±4.2	145.0
Горьковское	3.9±0.76	9.1	12.8±3.0	33.8	3.8±1.1	12.6
Чебоксарское	1.7±0.22*	2.1*	0.6±0.21	3.0	11.1±4.4	86.8

Примечание. * – выше устья р. Ока.

Таблица 6. Распределение численности велигеров дрейссенид по акватории водохранилищ Верхней и Средней Волги в зависимости от глубины в точке отбора проб летом 2010–2012 гг.

Водохранилище	Численность, тыс. экз./м ³				
	1–3 м	4–7 м	8–10 м	11–14 м	>15 м
Иваньковское	0	6.5±3.4	19.8±8.7	0.4±0.1	<0.2
Угличское	–	–	3.1±0.8	2.9±0.9	1.6±0.4
Рыбинское	24.2±8.7	27.3±7.4	30.0±3.4	19.8±7.8	21.8±11.2
Горьковское	5.9	–	0.4	6.9±5.7	3.4±2.8
Чебоксарское	–	11.6±7.4	9.0±3.7	7.9	26.2±14.9

Анализ суточных вертикальных миграций велигеров в Иваньковском водохранилище и оз. Плещеево показал, что их максимальная численность наблюдается в поверхностных слоях воды в ночное время (Столбунова, 2013). То же отмечено в Лукомльском и Боденском озерах (Каратаев, 1981; Walz, 1973). В Рыбинском водохранилище распределение велигеров в столбе воды сильно различается от станции к станции. В речных плесах водохранилища (станции Первомайка, Противье, Любец, Торово, Кабачино), где вода слабо перемешивается ветром, большая часть велигеров держится в поверхностном слое (Столбунова, Лазарева, наст. сб.). На большинстве участков открытого водохранилища их численность в поверхностном горизонте и нижележащем слое воды фактически не различалась, что связано с перемешиванием воды ветрами. В зависимости от силы ветра велигеры могут образовывать скопления на разной глубине. При слабом ветре они обычно многочисленны в слое 0–2 м, при сильном – опускаются до 3–4 м и более (Lewandowski, 2001).

В 2013 г. условиях дефицита кислорода у дна в Иваньковском водохранилище на затопленном русле Волги основная часть велигеров (2–10 тыс. экз./м³) концентрировалась в слое 0–5 м, глубже их численность резко снижалась (< 1 тыс. экз./м³). При содержании растворенного кислорода <2 мг/л велигеры в пробах отсутствовали. Сходную картину вертикального распределения велигеров дрейссенид наблюдали также в Рыбинском водохранилище. Здесь на большинстве станций велигеры отсутствовали в горизонте вод глубже 5–6 м независимо от содержания кислорода у дна. Это, вероятно, было вызвано более высоким прогревом верхнего слоя воды, разница составляла до 3°C. Известно (Lewandowski, 2001), что при наличии термической стратификации велигеры концентрируются в эпилимнионе озер.

Значение велигеров в структуре и продуктивности сообщества зоопланктона. В современный период (2004–2009 гг.) основу численности пелагического зоопланктона водохранилищ Верхней Волги весной формируют копеподы и коловратки, летом –

коловратки, осенью – клadoцеры (Лазарева, 2010). В Рыбинском водохранилище велигеры вносили заметный вклад (12–25%) в численность (N) мирного зоопланктона только летом, весной и осенью их количество не превышало 5% общего (табл. 7). Доля велигеров в биомассе (B) мирного зоопланктона была наибольшей (7%) во второй половине лета. Летняя численность велигеров сравнима с таковой ракообразных-фильтраторов, а биомасса близка к биомассе коловраток. В отдельные годы в июле–августе концентрация велигеров превышала численность остальных фильтраторов метазоопланктона. Так, в июле 2008 г. доля велигеров составила в среднем 50% общего количества фильтраторов (велигеры+зоопланктон), в Волжском и Главном плесах водохранилища она достигала 64–83% (Лазарева, Жданова, 2008). В других водохранилищах Волги количество велигеров существенно ниже, чем в Рыбинском (табл. 5). Их доля в общей численности фильтраторов не превышает 10%. Для сравнения, в июле–августе в оз. Лукомльском доля велигеров дрейссенид достигает 70% общей численности зоопланктона (Каратаев, 1983).

Таблица 7. Сезонные изменения численности (N) и биомассы (B) основных групп мирного метазоопланктона и меропланктона (велигеров дрейссенид) в пелагиали Рыбинского водохранилища в 2004–2009 гг. (расчет на среднюю глубину водохранилища)

Показатель	Весна (40 сут) Ср. глубина 5.7 м		Лето-1 (35 сут) Ср. глубина 5.7 м		Лето-2 (60 сут) Ср. глубина 5.5 м		Осень (45 сут) Ср. глубина 5.2 м	
		%		%		%		%
N , тыс. экз./м ² :								
N_{vel}	<0.01	<0.1	115±39	12	173±36	25	5±1	5
N_{cl}	23±5	14	124±14	14	65±13	9	64±9	60
N_{cop}	70±10	42	98±7	10	137±10	20	9±1	8
N_{rot}	73±15	44	600±83	64	319±53	46	28±4	26
B , мг/м ² :								
B_{vel}	<0.01	<0.1	91±31	1	182±41	7	6±1	0.4
B_{cl}	570±120	71	5275±611	84	1368±219	52	1422±275	89
B_{cop}	176±21	22	420±32	7	751±73	29	117±29	7
B_{rot}	57±11	7	471±72	8	327±64	12	55±29	3

Примечание. Здесь и в табл. 8: vel – Veliger, cl – Cladocera, cop – Copropoda, rot – Rotifera; % – доля от суммы метазоопланктона и меропланктона.

Оценки значения велигеров дрейссенид в продуктивности зоопланктона сравнительно редки. Известно (Алимов, 1981; Шевцова, 1971; Hillbricht-Ilkowska, Stanczykowska, 1969), что удельная продукция (суточный P/V коэффициент) велигеров на планктонной стадии (0.23–0.29 сут⁻¹) близка к таковой планктонных коловраток и некоторых клadoцер, тогда как для осевших велигеров она существенно ниже (0.017–0.082 сут⁻¹). По нашим оценкам в Рыбинском водохранилище продукция (P) велигеров за вегетационный период составляет 2.6 ккал/м² или 5% P животных метазоопланктона. Это близко к данным польских исследователей для Мазурских озер и расчетам А.Ф. Алимова для Куршского залива Балтийского моря (Алимов, 1981; Hillbricht-Ilkowska, Stanczykowska, 1969). Вклад велигеров в P фильтраторов (велигеры+метазоопланктон) заметно выше. Во второй половине лета он достигает 13%, в другое время – <2% (табл. 8). В оз. Лукомльском летом P велигеров варьирует в пределах 6–25% P зоопланктона (Каратаев, 1983).

Фильтрационная активность. Скорость фильтрации у водных животных зависит от их массы (Монаков, 1998). В Рыбинском водохранилище максимальная суточная скорость фильтрации взрослой дрейссены с длиной тела >20 мм составляет >1 л/экз. (Пряничникова, Щербина, 2005). Согласно данным (Харченко, 1995), объем воды, профильтрованной дрейссенидами в течение года, сопоставим с объемом водоема или превышает его. По расчетам, сделанным для оз. Нарочь (Беларусь), в присутствии дрейссены потери взвеси в толще воды увеличиваются в 8 раз (Деренговская и др., 2002).

Таблица 8. Сезонные изменения продукции (P) основных групп мирного метазоопланктона и меропланктона (велигеров дрейссенид) в пелагиали Рыбинского водохранилища в 2004–2009 гг. (расчет на среднюю глубину водохранилища)

Показатель	Весна (40 сут) Ср. глубина 5.7 м		Лето-1 (35 сут) Ср. глубина 5.7 м		Лето-2 (60 сут) Ср. глубина 5.5 м		Осень (45 сут) Ср. глубина 5.2 м	
		%		%		%		%
P , мгС/м ² сут								
P_{vel}	<0.001	<0.1	1.0±0.4	2	3.7±0.5	13	<0.05	<0.5
P_{cl}	3.2±0.7	62	42.6±5.0	72	10.8±1.8	39	6.3±1.4	84
P_{cop}	1.0±0.1	19	2.8±0.2	5	4.8±0.4	17	0.4±0.1	5
P_{rot}	1.0±0.3	19	12.7±2.0	21	8.7±1.8	31	0.8±0.5	11
P , кал/м ² период								
P_{vel}	<0.1	<0.1	335	2	2234	13	17	<0.5
P_{cl}	1293	61	14924	72	6474	39	2813	84
P_{cop}	397	19	986	5	2873	17	167	5
P_{rot}	410	20	4441	21	5206	31	364	11

Скорость фильтрации велигеров существенно ниже, чем взрослых моллюсков. Экспериментально показано, что она варьирует от 2.6 до 17.5 мкл/экз⁻¹./ч⁻¹ (MacIsaac et al., 1992; Dionisio Pires et al., 2004). По оценкам (Телеш, 2004), в Финском заливе Балтийского моря объем воды, профильтрованный за сутки велигерами, меньше такового взрослых моллюсков в 75–150 раз и в среднем в 70 раз меньше, чем профильтровывают коловратки. Их вклад в общую фильтрацию (дрейссениды+зоопланктон) не превышает 0.6%. Наши расчеты показывают, что основную роль в седиментации сестона и самоочищении вод Рыбинского водохранилища играют мирные ракообразные. Их вклад в общую фильтрацию составил ~60%, вклад дрейссенид (взрослые+велигеры) варьировал в пределах 32–38%, коловраток – 2–3%. Суточный объем профильтрованной дрейссеной и зоопланктоном воды составил 1353–1667 л/м² сут, что близко к указанному (1768 л/м² сут) для Финского залива (Телеш, 2004).

Интенсивность фильтрации воды велигерами в водохранилище оказалась близка к таковой коловратками (табл. 9). Это в ~20 раз ниже по сравнению с ракообразными и в 10–14 раз – по сравнению со взрослыми моллюсками. Тот факт, что дрейссениды формируют почти 40% общей фильтрации вод, указывает на их огромную роль в самоочищении водохранилищ. Резкое снижение численности дрейссенид, которое происходит в последние годы в водохранилищах Верхней Волги, несомненно, скажется на темпе осаднения сестона и самоочищения их вод.

Таблица 9. Интенсивность фильтрации воды (л/м²) различными группами зоопланктона и взрослыми дрейссенидами бентоса в Рыбинском водохранилище в 2004–2009 гг.

Группа гидробионтов	Лето (июнь–август), 95 сут		Вегетационный сезон (май–октябрь), 180 сут	
	л/м ² сут	л/м ² за лето	л/м ² сут	л/м ² за сезон
Кладоцеры	780.6	74160	602.0	108360
Копеподы	306.6	29125	206.3	37138
Коловратки	46.5	4415	27.1	4875
Велигеры	50.0	4754	34.5	4828
Взрослые дрейссениды	483.2	45904	483.2	86976
Все фильтраторы	1666.9	158358	1353.1	242177

Примечание. Численность зоопланктона приведена в табл. 7; численность взрослых моллюсков принимали 3.2±0.2 тыс. экз./м² (расчет наш по: Щербина, 2008 и данным Е.Г. Пряничниковой); вегетационный период для велигеров – 140 сут.

Считают (Телеш, 2004; Лазарева, 2010), что спектры питания велигеров и микрозоопланктона (коловратки) очень близки в силу сходства образа жизни, размеров тела (150–250 мкм) и потребляемых частиц сестона (1–12 мкм). Поэтому велигеры дрейссенид могут конкурировать с микрозоопланктоном за пищевые ресурсы, тем более, что фильтрационная активность велигеров и коловраток сравнима (табл. 9). Однако до сих пор не получено количественного подтверждения этой гипотезы. Например, в Рыбинском водохранилище обе группы планктона предпочитают поверхностные слои воды, высокая численность коловраток зарегистрирована на тех же станциях, что и максимальное количество велигеров ($r = 0.60$, $p < 0.01$) (Лазарева, Жданова, 2008). Обе группы многочисленны на затопленных руслах рек Мологи, Шексны и Волги вблизи границы с речными плесами, эти биотопы представляют наиболее продуктивные участки водохранилища – зоны аккумуляции сестона.

Возможно, видимое отсутствие конкурентных взаимодействий между велигерами и микрозоопланктоном объясняется сравнительно невысокими пищевыми потребностями личинок дрейссенид. C велигеров дрейссенид сопоставим с таковым нехищных животных бентоса (Алимов, 1981). Тогда как мирный метазоопланктон характеризуется гораздо большей величиной пищевых потребностей, его C варьирует от 8% первичной продукции в олиго-мезотрофном оз. Красном до 64% в эвтрофном Киевском водохранилище (Алимов, 1981). В Рыбинском водохранилище из-за доминирования несъедобных колониальных синезеленых и нитчатых диатомовых водорослей мирный зоопланктон потребляет <30% первичной продукции (Копылов и др., 2010; Лазарева, Копылов, 2011).

Для одного из польских озер C велигеров за период их пребывания в планктоне оценен в 16.8 ккал/м² или около 2% первичной продукции (Алимов, 1981). По нашим расчетам за вегетационный период 2004–2009 гг. C велигеров в Рыбинском водохранилище составил в среднем 11.8 ± 5.8 ккал/м² или ~1% от первичной продукции фитопланктона. Это близко к расчетам А.Ф. Алимова (1981) и подтверждает его заключение о сопоставимости пищевых потребностей планктонных личинок дрейссенид и нехищных животных бентоса.

В Рыбинском водохранилище в июле–августе C велигеров составлял в среднем 40% рациона мирных коловраток, а в последние годы – <10%. При таком соотношении пищевых потребностей велигеры не могут составить конкуренции микрозоопланктону. За семь лет только однажды в 2006 г. отмечали существенно (в 8 раз) более высокую величину C велигеров по сравнению с коловратками (рис. 5). В этом году пиковая численность велигеров составляла в среднем 159 ± 74 тыс. экз./м³ (максимально >300 тыс. экз./м³), что в 6–12 раз выше, чем в другие годы. Высокая (>100 тыс. экз./м³) численность велигеров встречалась в 30% летних проб. По-видимому, конкурентные отношения между велигерами и коловратками возможны в отдельные годы в середине лета на пике размножения моллюсков и только локально на участках с высокой численностью личинок дрейссенид.

На примере Финского залива показано, что при высокой численности и биомассе взрослых дрейссенид снижается количество коловраток в придонном слое воды, что объясняют как конкуренцией за трофические ресурсы (сестон), так и непосредственной элиминацией микрозоопланктона моллюсками (Телеш, 2004). Входное отверстие сифона дрейссены пропускает частицы 80–450 мкм, максимально до 750 мкм (Дрейссена ..., 1994; TenWinkel, Davids, 1982). Экспериментально показано, что микрозоопланктон не способен противостоять токам воды, создаваемым дрейссеной при фильтрации (MacIsaac et al., 1991), вследствие чего коловратки, простейшие и науплиусы копепод, а также собственные личинки могут служить пищей взрослым моллюскам (Шевцова и др., 1986; MacIsaac et al., 1991). При высокой численности дрейссенид в бентосе в водохранилищах Волги наблюдают снижение количества коловраток в зоопланктоне (Лазарева, 2010). Заметим, что в гидродинамически активном водоеме, к каковым относятся водохранилища (Поддубный, 1993), дрейссенидам доступен сестон всей толщи воды. В целом, 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 «бенгификацией», в Нарочанских озерах новое направление сукцессии зафиксировано с 1995 г. (Остапеня, 2007).

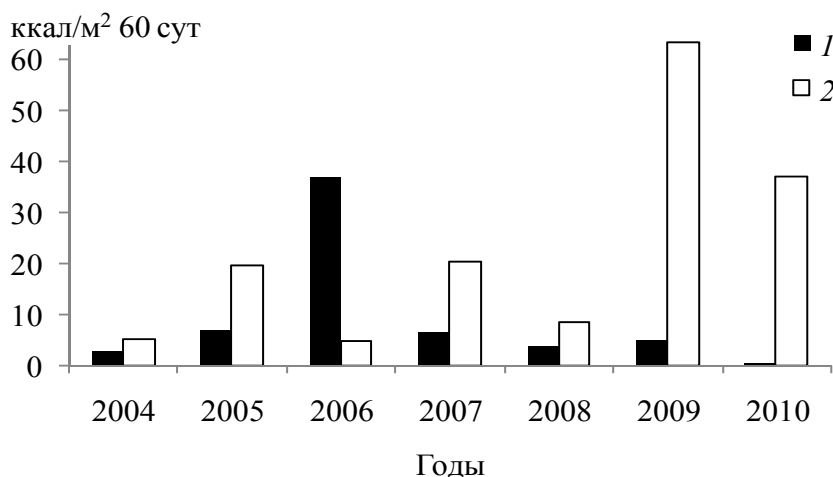


Рис. 5. Рационы велигеров дрейссенид (1) и мирных коловраток (2) в пелагиали Рыбинского водохранилища во второй половине лета (лето-2) 2004–2010 гг.

Выедание велигеров разными группами планктонных организмов. Небольшие размеры (<250 мкм) и сравнительно медленный темп перемещения в пространстве делают личинок дрейссенид очень привлекательным и доступным ресурсом для различных пелагических хищников. Однако данные по выеданию велигеров хищниками в пресноводных озерах и водохранилищах очень скудны, в сводках по питанию хищного планктона они отсутствуют (Крылов, 1989; Монаков, 1998). По форме тела и плотности покровов велигеры близки к планктонным рачкам рода *Chydorus* и мелким *Bosmina*, которых потребляют хищные клadoцеры *Bythotrephes* и *Leptodora* (Мордухай-Болтовская, 1958), циклопоидные копеподы (Крылов, 1989), а также крупные (>1 мм) виды коловраток *Asplanchna*. В желудках *Asplanchna herricki* Guerne сравнительно часто (13% просмотренных особей) отмечены велигеры длиной 100–300 мкм (Лазарева, 2004).

При оценке выедания личинок дрейссенид хищниками в Рыбинском водохранилище мы принимали, что велигеров потребляют всеядные коловратки *Asplanchna*, хищные клadoцеры, копеподиты и взрослые особи массовых видов циклопов (*Cyclops*, *Mesocyclops*, *Thermocyclops*). По нашим расчетам летом выедание *P* велигеров в Рыбинском водохранилище достигало 63–94% (табл. 10).

Таблица 10. Потребление велигеров дрейссенид (*G*, кал/м²) разными группами зоопланктона за (июнь–октябрь, 140 сут) в пелагиали Рыбинского водохранилища в 2004–2009 гг. (расчет на среднюю глубину водохранилища)

Группа планктона	Лето-1 (35 сут) Ср. глубина 5.7 м		Лето-2 (60 сут) Ср. глубина 5.5 м		Осень (45 сут) Ср. глубина 5.2 м		Сезон (140 сут) Ср. глубина 5.5±0.2 м	
	<i>G</i>	<i>G/P</i> _{вел} , %	<i>G</i>	<i>G/P</i> _{вел} , %	<i>G</i>	<i>G/P</i> _{вел} , %	<i>G</i>	<i>G/P</i> _{вел} , %
Всеядные:								
Cyclopoida	30	9	345	15	0.2	1	375.2	15
Rotifera	84	25	654	29	0	0	738.0	28
Хищные:								
Cladocera	60	18	604	27	1	6	665.0	26
Cyclopoida	37	11	489	22	0.3	2	526.3	20
Сумма	211	63	2092	94	1.5	9	2304.5	89

Все группы хищников интенсивно потребляли *P* велигеров. В первой половине лета основными потребителями были аспланхны (25% *P* велигеров), во второй половине –

копеподы (37%). Поток энергии, проходящий через меропланктон к потребителям верхних уровней трофической цепи водохранилища, составил 2.3 ккал/м² за вегетационный сезон. Это сопоставимо с потоком энергии через некоторые другие группы метазоопланктона. Так, через мирных коловраток к хищникам всех уровней поступает 2.6 ккал/м², через мирных копепод – 3.0 ккал/м² (Лазарева, Копылов, 2011). Таким образом, велигеры дрейссенид играют существенную роль в функционировании пелагической трофической сети крупных водохранилищ.

Заключение. Велигеры дрейссенид в водохранилищах Верхней Волги, как и в других водоемах, наиболее многочисленны летом (июль–август). На фоне значительных колебаний их обилия, начиная с 2010 г. отмечена тенденция к снижению пиковой численности, особенно заметная в Иваньковском и Угличском водохранилищах. Численность взрослых дрейссенид в бентосе водохранилищ также существенно снизилась, к 2013 г. живых моллюсков обнаруживали лишь на <25% обследованных станций. Вероятной причиной уменьшения количества моллюсков и их личинок явилось ухудшение кислородного режима придонных вод в середине лета в период интенсивного размножения моллюсков, впервые зарегистрированное в 2010 г.

В современный период летняя пиковая численность велигеров дрейссенид в Рыбинском водохранилище выше, чем в других водоемах Верхней и Средней Волги. В большинстве водохранилищ максимальное количество велигеров приурочено к глубоководным участкам, расположенным над затопленным руслом Волги и крупных ее притоков. Поэтому в пелагиали пиковая численность велигеров больше, чем в прибрежье и мелководных заливах. Вертикальное распределение личинок дрейссенид характеризуется их приуроченностью к верхнему 5-метровому слою воды.

Велигеры дрейссенид играют существенную роль в функционировании пелагической трофической сети крупных водохранилищ. Летом (июнь–август) они вносят заметный вклад в численность зоопланктона. Летняя численность велигеров сравнима с таковой ракообразных-фильтраторов, а биомасса близка к биомассе коловраток. Наибольшая доля велигеров (12–25% по численности и 1–7% по биомассе) в общем количестве фильтраторов (велигеры+зоопланктон) отмечена в Рыбинском водохранилище, в других водохранилищах <10% численности. Продукция велигеров в Рыбинском водохранилище составляет около 5% *P* метазоопланктона за вегетационный период. Вклад велигеров в *P* фильтраторов (велигеры+метазоопланктон) выше и во второй половине лета достигает 13%. Пелагические беспозвоночные хищники за вегетационный период потребляют почти 90% продукции велигеров. Поток энергии, проходящий через меропланктон к верхним трофическим уровням, сопоставим с таковым через отдельные группы метазоопланктона (коловратки, мирные копеподы). Рацион велигеров составляет ~1% от первичной продукции фитопланктона и лишь 40% рациона мирных коловраток (в последние годы <10%), что подтверждает близость пищевых потребностей планктонных личинок дрейссенид и нехищных животных бентоса. При таком соотношении рационов велигеры не могут составить конкуренции планктонным коловраткам.

Основную роль в седиментации сестона в водохранилищах Верхней Волги играют мирные ракообразные, их вклад в общую фильтрацию планктона и бентоса достигает 60%. Фильтрационная активность велигеров сопоставима с таковой коловраток и не превышает 3% общей фильтрации. Это в 10–14 раз меньше по сравнению с взрослыми моллюсками. Популяции дрейссенид (взрослые+велигеры) формируют почти 40% общей фильтрации и имеют огромное значение в самоочищении вод водохранилищ. Происходящее в последние годы снижение численности дрейссенид, несомненно, скажется на темпе осаждения сестона и может привести к ухудшению качества воды водохранилищ Верхней Волги.

Список литературы

Алимов А.Ф. Функциональная экология пресноводных двустворчатых моллюсков. Л.: Наука, 1981. 248 с.

- Андроникова И.Н. Структурно-функциональная организация зоопланктона озерных экосистем. СПб.: Наука, 1996. 189 с.
- Винберг Г.Г. Поток энергии в экосистеме эвтрофного озера // ДАН СССР. 1969. Т. 186. № 1. С. 198–201.
- Винберг Г.Г. Температурный коэффициент Вант-Гоффа и уравнение Аррениуса в биологии // Журн. общ. биологии. 1983. Т. 44. № 1. С. 31–42.
- Гальперина Г.Б., Львова-Качанова А.А. Некоторые особенности размножения *Dreissena polymorpha* (Pallas) и *Dreissena polymorpha andrusovi* (Andrusov) // Комплексные исследования Каспийского моря. М.: Изд-во МГУ, 1972. Вып. 3. С. 61–73.
- Гулейкова Л.В., Протасов А.А. Распределение и сезонная динамика велигеров дрейссены в водоеме-охладителе Хмельницкой АЭС // Матер. докл. 1-ой Междунар. шк.-конф. «Дрейссениды: эволюция, систематика, экология». Борок. Ярославль: Ярославский печатный двор, 2008. С. 70–72.
- 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 литоральной 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.
- Доклад об особенностях климата на территории Российской Федерации за 2011 г. [Электронный ресурс] // М.: Росгидромет, 2012. URL: <http://www.meteorf.ru/>, file.pdf (обращение 4 апреля 2012 г.).
- Дрейссена *Dreissena polymorpha* (Pallas) (Bivalvia, Dreissenidae). Систематика, экология, практическое значение. М.: Наука, 1994. 240 с.
- Дыга А.К. К вопросу биологии *Dreissena polymorpha* Днепровского водохранилища // Гидроб. журн. 1965. № 2. С. 56–58.
- Иванова М.Б. Продукция планктонных ракообразных в пресных водах. Л.: Зоол. ин-т АН СССР, 1985. 222 с.
- Ивлева И.В. Температура среды и скорость энергетического обмена у водных животных. Киев: Наук. Думка, 1981. 232 с.
- Казанцева Т.И. Балансовая модель экосистемы мелкого высокоэвтрофного озера // Журн. общ. биологии. 2003. Т. 64. № 2. С. 128–145.
- Каратаев А. Ю. Личиночная стадия развития *Dreissena polymorpha* Pallas в оз. Лукомльском водоеме-охладителе ТЭС // Вест. 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. дисс. ... канд. биол. наук. Минск, 1983. 24 с.
- Кирпичеко М.Я. К экологии *Dreissena polymorpha* Pallas в Цымлянском водохранилище // Биология и продуктивность пресноводных организмов. Л.: Наука, 1971. С. 142–154.
- Копылов А.И., Косолапов Д.Б. Бактериопланктон водохранилищ Верхней и Средней Волги. М.: Изд-во Современного гуманитарного ун-та, 2008. 377 с.
- Копылов А.И., Лазарева В.И., Косолапов Д.Б. Потоки вещества и энергии в планктонной трофической сети озера // Состояние экосистемы оз. Неро в начале XXI века. М.: Наука, 2008. С. 293–324.
- Копылов А.И., Лазарева В.И., Пырина И.Л., Мыльникова З.М., Масленникова Т.С. Микробная «петля» в планктонной трофической сети крупного равнинного водохранилища // Успехи современной биологии. 2010. Т. 130. № 6. С. 544–553.
- Крылов П.И. Питание пресноводного хищного зоопланктона. Итоги науки и техники. Сер. Общая экология. Биоценология. Гидробиология. М.: Всесоюзный ин-т науч. техн. информации 1989. Т. 7. 145 с.

- 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. Структура и динамика зоопланктона Рыбинского водохранилища (Под ред. А.И. Копылова). М.: Т-во научн. изданий КМК, 2010. 181 с.
- Лазарева В.И., Жданова С.М. Велигеры дрейссен в планктоне Рыбинского водохранилища: распределение и значение в сообществе // Матер. докл. 1-ой Междунар. shk.-конф. «Дрейссениды: эволюция, систематика, экология». Борок. Ярославль: Ярославский печатный двор, 2008. С. 86–90.
- Лазарева В.И., Копылов А.И. Продуктивность зоопланктона на пике эвтрофирования экосистемы равнинного водохранилища: значение беспозвоночных хищников // Успехи современной биологии. 2011. Т. 131. № 3. С. 300–310.
- Лазарева В.И., Лебедева И.М., Овчинникова Н.К. Изменения в сообществе зоопланктона Рыбинского водохранилища за 40 лет // Биология внутренних вод. 2001. № 4. С. 62–73.
- Лазарева В.И., Минеева Н.М., Жданова С.М. Пространственное распределение планктона в водохранилищах Верхней и Средней Волги в годы с различными термическими условиями // Поволжский экологический журнал. 2012. № 4. С. 399–412.
- Литвинов А.С., Законнова А.В. Гидрологические условия в Рыбинском водохранилище в период потепления климата // Современные проблемы водохранилищ и их водосборов. Пермь: Пермский гос. ун-т, 2011. Т. 1. С. 101.
- Литвинов А.С., Пырина И.Л., Законнова А.В., Кучай Л.А., Соколова Е.Н. Изменение термического режима и продуктивности фитопланктона Рыбинского водохранилища в условиях потепления климата // Бассейн Волги в XXI веке: структура и функционирование экосистем водохранилищ. Матер. докл. Всерос. конф. Борок: Ин-т биологии внутр. вод РАН, 22–26 окт. 2012 г. Ижевск: Издатель Пермиков, 2012. С. 167–169.
- Монаков А.В. Питание пресноводных беспозвоночных. М.: ИПЭЭ РАН, 1998. 320 с.
- Монаков А.В., Сорокин Ю.И. Количественные данные о питании дафний // Тр. Ин-та биол. водохранилищ. 1961. Вып. 4–7. С. 251–261.
- Мордухай-Болтовская Э.Д. Предварительные данные по питанию хищных кладоцер *Leptodora* и *Bythotrephes* // ДАН СССР. 1958. Т. 122. № 4. С. 1133–1135.
- Обозначения, единицы измерения и эквиваленты, встречаемые при изучении продуктивности пресных вод. Л.: Советский комитет по МБП, 1972. С. 723–726.
- 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., Щербина Г.Х. Сравнительный анализ структуры макрозообентоса Рыбинского водохранилища в 1980 и 1990 гг. // Биология внутр. вод. 1998. № 2. С. 52–61.
- Петрович П.Г. Озеро Мясро. Озеро Нарочь. Озеро Баторино // Многолетние показатели развития зоопланктона озер. М.: Наука, 1973. С. 7–123.
- Поддубный 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. Структурно-функциональные характеристики дрейссен Рыбинского водохранилища. Автореф. дисс. канд. биол. наук. Борок, 2012. 21 с.
- Пряничникова Е.Г., Щербина Г.Х. Сравнение скоростей фильтрации моллюсков *Dreissena polymorpha* (Pallas) и *Dreissena bugensis* (Andrusov) в эксперименте // Биологические ресурсы пресных вод: беспозвоночные. Рыбинск: Рыбинский дом печати, 2005. С. 278–290.
- Семенова А.С. Личинки *Dreissena polymorpha* (Pallas) в планктоне Куршского залива балтийского моря // Матер. докл. 1-ой Междунар. shk.-конф. «Дрейссениды: эволюция, систематика, экология». Борок. Ярославль: Ярославский печатный двор, 2008. С. 124–128.
- Соловьева В.В., Корнева Л. Г. Структура и динамика фитопланктона мелководий пелагиали Волжского плеса Рыбинского водохранилища // Биология внутр. вод. 2006. № 4. С. 34–41.
- Соколова Е.А. Сезонная и многолетняя динамика численности велигеров дрейссены в Рыбинском водохранилище // Матер. докл. 1-ой Междунар. shk.-конф. «Дрейссениды:

- эволюция, систематика, экология» Борок. Ярославль: Ярославский печатный двор, 2008. С. 136–139.
- Столбунова В.Н. Многолетние изменения зоопланктонного комплекса в Ивановском и Угличском водохранилищах // Биология внутр. вод. 1999. № 1–3. С. 92–100.
- Столбунова В.Н. Личинки дрейссены как компонент зоопланктона водоемов бассейна Верхней Волги // Матер. докл. 1-ой Междунар. shk.-конф. «Дрейссениды: эволюция, систематика, экология». Борок. Ярославль, Ярославский печатный двор, 2008. С. 142–146.
- Столбунова В.Н. Велигеры дрейссены в верхневолжских водохранилищах: многолетняя и сезонная динамика численности, распределение // Поволжский экол. журн. 2013. № 1. С. 71–80.
- Телеш И.В. Взаимоотношения между видом-вселенцем *Dreissena polymorpha* и микрозоопланктоном в прибрежных водах эстуария реки Невы (Финский залив Балтийского моря) // Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах. М.: Т-во научн. изданий КМК, 2004. С. 268–274.
- Тимохина А.Ф. Зоопланктон как компонент экосистемы Куйбышевского водохранилища. Тольятти: Ин-т экологии волж. бассейна, 2000. 193 с.
- Харченко Т.А. Дрейссена: ареал, экология, биопомехи // Гидробиол. журн. 1995. Т. 31. № 3. С. 3–21.
- Шевцова Л.В., Жданова Г.А., Мовчан В.А., Примаков А.Б. Взаимоотношения дрейссены с планктонными беспозвоночными в экспериментальных условиях // Гидробиол. журн. 1986. Т. 22. № 6. С. 36–40.
- Щербина Г.Х. Современное распространение, структура и средообразующая роль дрейссенид в водоемах Северо-Запада России и значение моллюсков в питании рыб-бентофагов // Матер. докл. 1-ой Междунар. shk.-конф. «Дрейссениды: эволюция, систематика, экология». Борок. Ярославль, Ярославский печатный двор, 2008. С. 23–43.
- 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.
- Экологические проблемы Верхней Волги. Ярославль: Изд-во Ярославского гос. техн. ун-та, 2001. 427 с.
- Dionisio Pires L.M., Jonker R.R., Van Donk E., Laanbroek H.J. Selective grazing by adults and larvae of the zebra mussel *Dreissena polymorpha*: application on flow cytometry to natural seston // Freshwater Biol. 2004. V. 49. P. 116–126.
- Dumont H.J., Van de Velde I., Dumont S. The dry weight estimate of biomass in a selection of Cladocera, Copepoda and Rotifera from the plankton, periphyton and benthos of continental waters // Oecologia. 1975. Vol. 19. P. 75–97.
- Hart D.R., Stone L., Berman T. Seasonal dynamics of the Lake Kinneret food web: The importance of the microbial loop // Limnol. Oceanogr. 2000. Vol. 45. № 2. P. 350–361.
- Hillbricht-Ilkowska A., Stanczykowska A. The production and standing crop of planktonic larvae of *Dreissena polymorpha* (Pallas) in two Mazurian lakes // Pol. Arch. Hydrobiol. 1969. V. 16(29). No. 2. P. 193–203.
- Lewandowski K. Development of populations of *Dreissena polymorpha* (Pallas) in lakes // Fol. Malacologica. 2001. V.9 (4). P. 171–216.
- Lewandowski K. Trends in the long-term changes of *Dreissena polymorpha* (Pallas) populations in the Great Masurian Lakes (North-Eastern Poland) // Матер. докл. 1-ой Междунар. shk.-конф. «Дрейссениды: эволюция, систематика, экология». Борок. Ярославль: Ярославский печатный двор, 2008. С. 90–92.
- MacIssac 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.
- MacIssac H.J., Sprules W.G., Johannsson O.E., Leach J.H. Filtering impacts of larval and sessile zebra mussels (*Dreissena polymorpha*) in western Lake Erie // Oecologia. 1992. V. 92. P. 30–39.

- MacIsaac H.J., Johannsson 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. N 2. P. 338–350.
- Telesh I.V., Ooms-Wilms A.L., Gulati R.D. Use of fluorescently labeled algae to measure the clearance rate of the rotifer *Keratella cochlearis* // *Freshwater Biol.* 1995. V. 33. No. 3. P. 349–355.
- Ten Winkel E.H., Davids C. Food selection by *Dreissena polymorpha* (Pallas) (Mollusca: Bivalvia) // *Freshwater Biol.* 1982. V. 12. No. 4. P. 553–558.
- Walz N. Untersuchungen zur Biologie von *Dreissena polymorpha* Pallas in Bodensee // *Arch. Hydrobiol.* 1973. Bd. 42. № 3/4. Suppl. S. 452–482.
- Wilhelm S., Adrian R. Impact of summer warming on the thermal characteristics of a polymictic lake and consequences for oxygen, nutrients and phytoplankton // *Freshwater Biol.* 2008. V. 53. P. 226–237.

VELIGER LARVAE OF *DREISSENA* IN PLANKTONIC FOODWEB IN VOLGA RIVER RESERVOIRS

V.I. Lazareva, A.I. Kopylov, E.A. Sokolova, E.G. Pryanichnikova

Institute for Biology of Inland Waters RAS, 152742 Borok, Russia

lazareva_v57@mail.ru

On the basis of long-term data the dynamics of the veligers and adult populations of *Dreissena* in the reservoirs of the Upper and Middle Volga, the spatial distribution and abundance of veligers and their role in functioning of the plankton community and values *Dreissena* in self-purification are analyzed. Since 2010, the number of veligers and adult molluscs has declined. At can be caused by summer reductions of oxygen in the bottom layer of water reservoirs. We consider the probability of water quality deterioration in the Volga reservoir due to low filtration activity of *Dreissena*. We discuss the trophic interactions between microzooplankton and veligers, microzooplankton and adult clam.

О РОЛИ ДРЕЙССЕНИД В ГИДРОЭКОСИСТЕМАХ

А. А. Протасов

Институт гидробиологии Национальной академии наук Украины,
04210, Киев, просп. Героев Сталинграда, 12.
protasov@bigmir.net

Широкое распространение дрейссенид, их значительная роль в континентальных гидроэкосистемах определяется особенностями их физиологических, экоморфологических, ценоэкоморфных, поведенческих адаптаций. Рассмотрены вопросы биоценологических отношений дрейссенид в свете современных гидробиологических концепций. В частности, рассмотрены концепции жизненной формы, экоморфы и ценоэкоморфы, жизненной стратегии, консорции. Обсуждается роль дрейссены в сообществах в свете концепций биоценологического градиента, видов-экосистемных инженеров, контурных биотопов и сообществ, «бентификации» и контуризации, техно-экосистемы.

Значительное внимание к моллюскам семейства Dreissenidae со стороны гидробиологов, зоологов, экологов, специалистов в области гидротехники, водоснабжения, энергетики, которое выражается в большом количестве проводимых исследований и публикаций, определяется неординарной ролью дрейссенид как в природных гидроэкосистемах, так и в техно-экосистемах (Дрейссена ..., 1994; Zebra mussel ..., 1993; Karatayev et al., 1997).

Хотя в настоящее время в континентальных водах встречается несколько видов дрейссенид, наибольшее распространение получили два – *Dreissena polymorpha* Pallas и *D. bugensis* Andr. (*rostriformis bugensis*). Далее речь будет идти именно о двух этих видах. Важную роль, которую играют дрейссениды в сообществах гидробионтов и экосистемах определяются особенностями их физиологических адаптаций и поведения, репродуктивного цикла, эко- и ценоэкоморфологии, способа питания. Уникальная совокупность адаптаций позволяет достигать им огромной численности, переживать неблагоприятные условия, быстро заселять новые местообитания, активно расширять ареал, становиться доминантами в сообществах, воздействовать на условия обитания других гидробионтов. Эти же особенности определяют и практическое важное для человека значение дрейссенид при различных типах эксплуатации водных объектов и биологических ресурсов водоемов.

Дрейссениды обладают уникальными для континентальноводных моллюсков адаптациями. Такими являются личиночная планктонная стадия и способность к прочному прикреплению к твердому субстрату. Эти качества оказывают значительное влияние на структуру биоценозов, в которых присутствуют популяции дрейссенид, тем, что в систему ценологических отношений, характерную для континентальных вод, добавляются элементы, свойственные ценологическим связям в море. В особенности это проявляется, когда численность велигеров дрейссены в планктоне достигает десятков и сотен тыс. экз./м³, а биомасса моллюсков в перифитоне и бентосе – килограммов и десятков кг/м² (Лазарева, Жданова, 2008; Щербина, 2008; Протасов, Силаева, 2012).

В море около 70% всех контуробионтов имеют пелагическую личинку (Раилкин, 1998; Thorson, 1950). Роль личиночных стадий настолько велика, особенно в прибрежных шельфовых зонах, что эту группировку выделяют в особое субсообщество – ларватон (Милейковский, 1973). Личинки дрейссены как бы привносят этот морской ценологический элемент в континентальные воды.

Велигеры играют определенную роль в процессах биофильтрации планктона в целом. Кроме того, они потребляются различными планктофагами, т.е. занимают определенное место (хотя и непродолжительное время в течение года) в трофической структуре водных сообществ.

Другой важной особенностью, уже контуробионтной стадии дрейссен является то, что, в отличие от других двустворок континентальных вод, они имеют прикрепительный аппарат и ярко выраженную тенденцию к агрегированности в поселениях. Высокая плодовитость и эти два указанных качества способствуют формированию поселений с очень большой

биомассой, нехарактерной для большинства биоценозов в континентальных водах. Особенно значительны поселения дрейссенид в технических водоемах и водотоках. В каналах биомасса может достигать 25–30 и даже 50 кг/м² (Шевцова 1989; Протасов, Силаева, 2012).

Важно то, что поселения дрейссены имеют сложную пространственную структуру. Заселяя твердые двухмерные поверхности, прикрепленные моллюски коренным образом изменяют стереометрический облик биотопа: он становится трехмерным. Это ярко выражено в сообществах перифитона, однако и в бентосе за счет друз дрейссены пространственная сложность биотопа существенно усложняется. Такие поселения некоторые авторы называют «рифоподобными структурами» (Karatajev et al., 2002).

Пространственная структура поселений дрейссены разнообразна, однако может быть определенным образом типизирована. Нами было выделено 4 типа таких поселений (Протасов, Афанасьев, 1984) – одиночные поселения, щетки, друзы и агрегаты друз. Что касается масштабов этого биогенного биотопа, то дрейссениды являются единственными в континентальных водах животными, которые могут образовывать сплошные монодоминантные сообщества на протяжении сотен метров и километров. Особенно это выражено в техногенных водотоках, на протяженных гидросооружениях – плотинах, дамбах (Кафтанникова, 1975; Протасов, 1994). За много лет исследований только однажды нами были отмечены сопоставимые по размерам биогенные биотопы, сформированные животными-гидробионтами континентальных вод, это были поселения корофиид на откосах дамбы в водоеме-охладителе Криворожской ТЭС (Протасов, Силаева, 2012).

Имеются данные, что в сходных по своему характеру поселениях морских прикрепленных моллюсков (мидий в Черном море) на определенных этапах формирования сообщества происходит значительное снижение обилия и видового богатства всего сообщества за счет элиминирования сопутствующих видов, разнообразие резко снижается (Брайко, 1985). Это происходит за счет значительного потребления кислорода моллюсками-доминантами. В сообществах дрейссены таких явлений отмечено не было, напротив указывается, что поселения дрейссенид представляют собой благоприятный биотоп для жизнедеятельности большого числа различных видов гидробионтов – от водорослей и простейших до позвоночных (Дрейссена ..., 1994; Каратаев и др. 1983; Makarevich et al., 2008), хотя, безусловно, потребление кислорода дрейссенидами в их конгрегациях может быть значительным.

Таким образом, в различных аспектах дрейссениды представляют собой своеобразный элемент биоценотической структуры в гидрозэкосистемах. Это необходимо учитывать при изучении инвазионных процессов, поскольку виды-инвайдеры существенно различаются по их биоценотической роли как «у себя дома», так и в экосистемах-реципиентах. Роль и значение дрейссенид в сообществах и экосистемах следует рассматривать в свете ключевых гидробиологических и экологических концепций, таких как концепция жизненной формы и экоморфы, жизненных стратегий, консорций, консортивных связей и других.

Концепция ценоэкоморфы. Представления о жизненной форме уже давно вошли в свод основных экологических понятий (Кашкаров, 1933). Фундаментально была разработана теория экоморфы, которая представляет собой общую конструкцию тела организма, определяемую условиями среды и морфологической основой того или иного вида (Алеев, 1986), однако эти концепции имеют дело как бы с обособленными организмами, вне их конкретных ценотических отношений и связей. В то же время каждый организм в виде определенной экоморфы входит в систему ценотических взаимосвязей, что накладывает свой отпечаток как на общую конструкцию тела индивида, так и на строение конгрегаций, а также возможных внетелесных, связанных с организмом образований. Например, созданный (сфабрикованный) личинкой ручейника домик защищает организм так же, как телесное образование – раковина моллюсков. Друза дрейссены не представляет собой случайного беспорядочного скопления особей, но имеет определенную структуру, размер, соотношение объема полостей к описанному объему друзы, в зависимости от условий обитания. Нами было предложено понятие ценоэкоморфы, которая представляет собой совокупность организменных и надорганизменных морфологических адаптаций, рассматриваемых в системе

биоценологических взаимосвязей; это тот морфологический облик, в котором организм или взаимосвязанная группа организмов одного вида входит в биоценоз (Протасов, 1994).

Дрейссениды представлены в водоемах тремя жизненными формами – прикрепленные стабильно к более или менее неподвижному твердому субстрату в перифитали, обитающие на рыхлых грунтах в бентали (конгрегации дрейссены в бентали можно рассматривать и как биогенную перифиталь), а также обитающие в толще воды в пелагиали. В этом аспекте видовые характеристики дрейссен не имеют существенного значения, хотя есть данные, что *D. rostriformis bugensis* обитает на значительно больших глубинах, чем *D. polymorpha* и на илистых грунтах (Zhulidov et al., 2010).

С точки зрения экоморфологии оба вида идентичны. Для ценоэкоморфы дрейссены характерно наличие сложных конгрегаций – щеток, друз, агрегатов друз. Каждая из них имеет определенную структуру и строение, формируется в определенных условиях (Протасов, Афанасьев, 1984; Протасов, 1994). В водных биоценозах континентальных вод аналогов этим ценоэкоморфам нет, из чего можно заключить, что инвазия дрейссены в новые экосистемы должна привести к формированию совершенно новых ценологических структур. В действительности так и есть: наличие подвижной экоморфы в онтогенезе (велигер и молодые еще не прикрепившиеся особи) способствуют интенсивному расселению, а наличие прикрепленных агрегированных ценоэкоморф приводит к формированию сложных биоценозов на основе нового биогенного биотопа.

Концепция жизненных стратегий. В середине 1930-х гг. Л.Г. Раменский предложил классификацию ценобиотических типов, в которой были выделены виоленты, эксплеренты и пациенты (Раменский, 1935). Таким образом, была предложена система жизненных стратегий, т.е. приспособлений самого общего характера к условиям обитания. Необходимо подчеркнуть, что цено типы или жизненные стратегии динамичны. Одни и те же виды в разных условиях, в разных сообществах могут придерживаться разной стратегии. Через 40 лет после Л.Г. Раменского, не зная о его работах, триангулярную систему жизненных стратегий предложил Дж. Грайм (Grime, 1974). Организмы с разными типами стратегий были названы конкурентами, стресс-толерантами и рудералами. Концепция жизненных стратегий стала одной из важных в экологии (Одум, 1975). К трем традиционно выделяемым стратегиям нами была добавлена стратегия экстремалов (Протасов, 2011). Жизненная стратегия — это совокупность биологических возможностей того или иного вида, реализованных в определенных условиях. Различные стратегии трактуются часто исходя из определенных экологических аналогий. Например, Раменский сравнивал организмы трех стратегии, соответственно, с львами, шакалами и верблюдами. Виолентность чаще всего трактуется в прямом смысле слова (от лат. violentio – насилие) причем с негативным оттенком (Миркин и др., 2001). Однако виолентные виды не только «захватывают», «вытесняют», подавляют, но и создают дополнительные местообитания для многих других организмов. Они часто становятся центрами богатых консорций, причем, не только индивидуальных, но и формируют сообщества консортивного типа (Протасов, 2006). Организм не может одновременно использовать все возможные стратегии. Однако в зависимости от тех или иных условий может более эффективно использовать ту или иную стратегию. Дрейссена обладает хорошо выраженными виолентными свойствами: это достаточно крупный долгоживущий моллюск, создающий мощные конгрегации в виде щеток или друз, однако имеет и эксплерентные свойства – высокую плодовитость, пелагическую личинку, позволяющую занимать различные субстраты вдали от родительских поселений. Пациентные, а тем более экстремальные свойства выражены довольно слабо, хотя, закрыв раковину, моллюски могут долго переносить неблагоприятные условия, например, снижение содержания кислорода, кратковременное обсыхание. Оценка жизненной стратегии дрейссены по трехбалльной шкале может быть представлена следующим образом: $V_3E_2P_1Er_0$ (V – виолентная стратегия, Эп – эксплерентная, П – пациентная, Эр – экстремальная).

Таким образом, дрейссена, обладая разнообразными адаптациями, использует их в достаточно широком спектре жизненных стратегий, что является предпосылкой как успешных инвазий, так и активной жизнедеятельности в сообществах.

Концепция консорции была предложена В.Н. Беклемишевым (1951) и Л.Г.Раменским (1952). Как метко было подмечено последним автором, организмы в консорции связаны «общностью судьбы», Беклемишев подчеркивал их топическое единство. Любая популяция входит в систему биоценотических отношений не сама по себе, но со своим консортивным окружением. Облигатные консорции на уровне крупных таксонов, например коралловые полипы и эндосимбиотические водоросли, формируются и эволюционируют в течение длительного эволюционного процесса консорциогенеза. Индивидуальные консорции формируются относительно быстро в период онтогенеза особи. Консорции могут иметь своим центральным видом как автотрофные, так и гетеротрофные виды (Харченко, Протасов, 1981). Консортивные системы могут быть различного уровня – от индивидуальных консорций до сообществ консортивного типа (Протасов, 2006, 2011). Дрейссена обладает значительным индивидуальным консортивно-симбиотическим окружением (Юришинец, 2008; Протасов и др., 2010), однако в биоценотическом аспекте важно то, что популяции дрейссенид могут формировать сообщества консортивного типа с ярко выраженным центральным, эдифицирующим видом. Что касается индивидуальных консорций, то здесь может наблюдаться уникальное явление – формирование консортивной системы с двумя или даже тремя видами-эдификаторами. Исследования поселений дрейссены на раковинах моллюсков унионид показали, что оба вида моллюсков образуют консорцию, в которой своеобразие структуры и функционирования всей консортивной системы определяется совместным их обитанием.

Такая консорция может рассматриваться как двухуровневая: детерминант первого порядка (перловица или беззубка) обеспечивает подвижность всей консорции (форическая ценотическая связь). Моллюск-носитель (базибионт) связан с друзьями дрейссены и их населением топически и форически, избегая осушения литорали водохранилищ, перемещает все поселение в безопасную зону. В то же время основная трофическая роль принадлежит именно дрейссене – ее ассимиляция почти вдвое выше, чем унионид (Харченко, Зорина-Сахорова, 2000). Имеющиеся данные показывают, что дрейссена в водоемах Европы не оказывает существенного угнетающего воздействия на базибионтных моллюсков унионид (Силаева и др., 2010; Sylayeva et al, 2012).

Следует отметить, что в водоемах Северной Америки после вселения дрейссены подобная консортивная система не сформировалась и отношения между аборигенными двустворками и дрейссеной приобрели скорее характер паразитических (Strayer, 1999).

Многие особенности жизнедеятельности дрейссены способствуют формированию консортивных сообществ. В частности, консортивным отношениям в сообществах способствуют особенности питания дрейссены. В процессе фильтрационного питания, которое связано с дыхательной функцией, образуются псевдофекалии – богатый и хорошо доступный корм для многих сопутствующих видов (Дрейссена ..., 1994). Была предложена (Протасов, 2011) схема типизации биоценотических связей в консорциях между эдифицирующими и сопутствующими видами, где для топических связей выделены два типа взаимодействий. Эдификатор может рассматриваться как биотопогенный организм, то есть создающий своеобразный биотоп, и модификатор среды (табл. 1).

Дрейссена в значительной мере отвечает признакам того и другого типа. Даже одиночные особи могут представлять собой новые местообитание, как для эндосимбионтов, так и для достаточно богатого населения эпизоонных группировок (Makarevich et al., 2008). Значительное увеличение богатства населения друз дрейссены по сравнению с окружающими местообитаниями отмечают многие авторы (Дрейссена ..., 1994; Каратаев и др., 1983). Обилие многих организмов прямо связано с биомассой дрейссены в поселениях (Афанасьев и др., 1987).

Сложные консорции дрейссены могут служить весьма показательным объектом для исследования этого важного экологического явления. Интересно отметить, что вселяясь в

другие водоемы на стадии личинки, дрейссены как бы «теряют» своих обычных консортов и консортивные связи формируются заново.

Таблица 1. Характер кондиционирования среды в консорции дрейссены

Тип биоценотических связей	Характер кондиционирования среды
Топические	А. Детерминант – «биотопостроитель»
	Предоставление для поселения поверхности раковин, колонии, внутренней среды. Образование полостей, ходов, промежутков между раковинами в друзах и более сложных конгрегациях. Предоставление поверхности раковин для поселений седентарных организмов-консртов, которые, в свою очередь, усложняют пространственную структуру для подвижных форм
	Б. Детерминант – модификатор среды
	Изменение режима турбулентности и других гидродинамических условий. Изменение кислородного режима и иных химических характеристик среды. Затенение, изменение режима освещенности. Изменение геометрии, структуры основного субстрата, накопление детрита, фекалий, пеллет, псевдофекалий, отторгаемых покровов и посмертных остатков как эдификатора, так и консртов.
Трофические	Накопление трансформированной пищи (фекалий, псевдофекалий, детрита). Накопление отмерших организмов, отторгаемых частей тела, отмирающих тканей, используемых как пища.
Фабрические	Создание убежищ за счет биологического материала детерминанта и членов консрции.
Форические	Детерминант – эфаптобионт, связи такого рода со стороны вида-эдификатора отсутствуют. Однако сама дрейссена часто переносится другими животными в прикрепленном на них состоянии.

Концепция биоценотического градиента. Если явление консортивности на уровне организма имеет широкое распространение, то формирование сообществ консортивного типа, с выраженным видом-эдификатором может происходить только в том случае, если в данном местообитании имеется такой вид, потенциально способный стать эдификатором и имеются определенные условия для этого. Процесс формирования таких сообществ имеет клинальную природу, что определяет формирование определенного биоценотического градиента структуры (Протасов, 1994, 2011). На одном полюсе этого градиента располагаются сообщества с невыраженным, «статистическим» доминантом, слабыми взаимодействиями или так называемые «Петерсеновские» сообщества (Р-полюс градиента), на другом (М-полюсе) – наоборот, с ярко выраженным доминантом, многочисленными биоценотическими связями, «Мёбиусовские» сообщества.

Идея континуально-дискретной структуры сообществ была предложена и разработана не только в гидробиологии, но также и для наземных сообществ, в частности, в геоботанике. Чтобы «примирить» два различных подхода – индивидуалистический и континуалистский – в изучении растительного покрова, Г. Вальтером (1968) была предложена концепция градиентного перехода между континуальной и дискретной структурой растительного покрова. Обособленность, яркая индивидуальность дискретных сообществ базируется на доминировании одного, ценозообразующего вида.

Сообщества с доминированием дрейссены могут занимать весь спектр биоценотического градиента (Протасов, Афанасьев, 1984; Протасов, 1994). Сообщества М-типа имеют ярко выраженный островершинный характер распределения относительно обилия, как на уровне видов, так и на уровне групп (рис. 1).

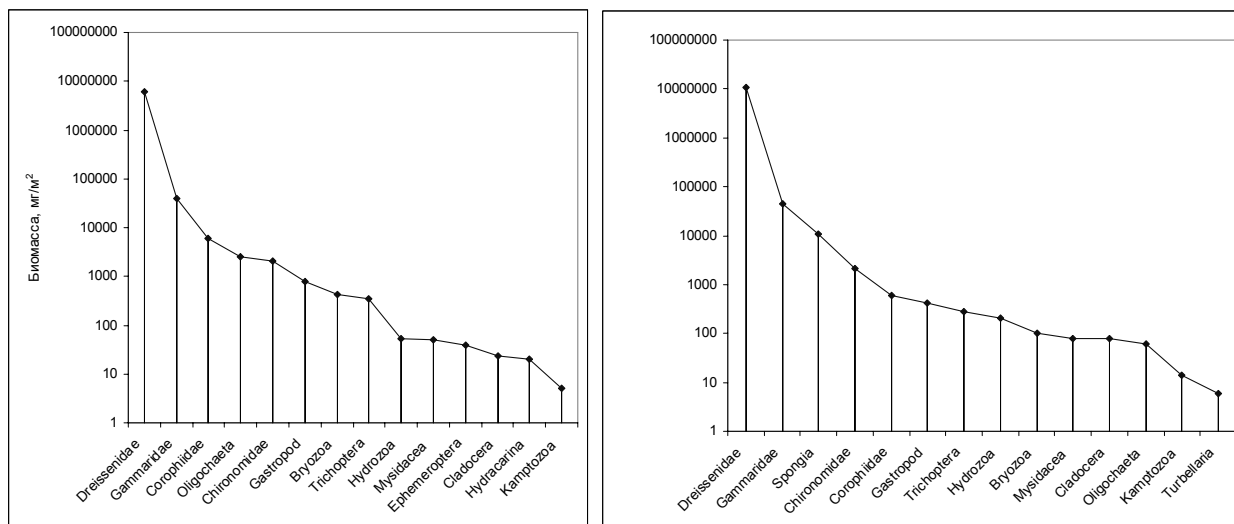


Рис. 1. Ранжированное распределение показателей биомассы групп гидробионтов в двух сообществах с доминированием дрейссенид (доминировала *D. bugensis*) в водоеме ЧАЭС (по: Протасов, Силаева, 2012).

Показатели биомассы и характер пространственной структуры определенным образом взаимосвязаны. Переход от одного типа пространственной структуры поселений дрейссены к другому обычно происходит при возрастании биомассы на порядок. Для поселений типа щетки характерна биомасса порядка сотен г/м², для друз – сотни г/м² – кг/м², для агрегатов друз – десятки кг. Таким образом, смена характера сложной ценоэкоморфы эдификатора определяет биомассу сообщества в целом. Существуют определенные условия, при которых процесс формирования все более сложных пространственно поселений проходит все стадии, например в облицованных каналах, на гидросооружениях. В других условиях процесс ценогенеза останавливается на первых стадиях. Наши исследования перифитона р. Южный Буг показали, что на перекатах, порожистых участках встречались поселения дрейссены только в виде единичных особей, что связано с высокой скоростью течения, механическим воздействием влекомых наносов в период паводков. Продолжительное время сообщества дрейссены с единичными её особями существовало в водоеме-охладителе ЧАЭС в зоне относительно высоких температур (28–29°C), что связано, вероятно, с высокой индивидуальной толерантностью отдельных особей к высоким температурам. Сообщества дрейссены с ценоэкоморфой типа щетки наблюдалось во многих водоемах-охладителях на камнях на небольшой глубине. Их стабильное состояние определялось, вероятно, постоянным волновым воздействием. Сообщества, в которых дрейссена была представлена в виде агрегатов друз, было характерно для водотоков с относительно стабильным течением.

Сообщества М-типа, с сильно выраженным доминантом-эдификатором, которые оказывают наибольший негативный эффект в системах водоснабжения, но которые могут быть использованы как наиболее мощный биофильтр, формируются чаще всего в антропогенных условиях.

Концепция видов-экосистемных инженеров. Эта концепция (Jones et al., 1994; Gutierrez et al. 2003) рассматривает как экосистемных инженеров такие организмы, которые прямо или опосредованно модифицируют доступность к жизненным ресурсам других видов. Как отмечает А.Ю. Каратаев с соавторами (Karatajev et al., 2002), у дрейссены есть все свойства морских моллюсков – экосистемных инженеров. На одно из первых мест влияния дрейссены на абиотическую среду в водных экосистемах они ставят ее фильтрационную активность. Важнейшим фактором для всей экосистемы является осветление воды. Это приводит к увеличению мощности фотического слоя в водоемах. Следствием снижения мутности является интенсивное накопление органических частиц в донных осадках. Друзы дрейссены образуют «рифообразные структуры» биотопов. Изменения среды приводит к изменениям состава сообществ, обилия, характера и степени доминирования.

Следует подчеркнуть, что при оценке роли тех или иных видов, экоморф, ценоэкоморф, в экосистеме следует учитывать их потенциальную и реальную способность формировать сообщества определенного типа. Поэтому, ставшая весьма популярной концепция видов-экосистемных инженеров страдает определенной односторонностью. Рассматривая дрейссену как экосистемного инженера (Karatajev et al., 2002), авторы не учитывают, что свою «экосистемно-инженерную функцию» она выполняет только при формировании ею сообществ консортивного типа. Следует говорить скорее не о «видах-экосистемных инженерах» а жизненных формах и/или ценоэкоморфах – возможных экосистемных инженерах.

Концепция контуризации («бентификации»). Одна из концепций, которая может рассматриваться, как общегидробиологическая была выдвинута на базе изучения экосистем, в которых ярко проявилась эдифицирующая роль дрейссены. Речь идет о концепции «бентификации».

Изменения, которые происходят в водоемах, связывают, как правило, с трансформациями продукционно-деструкционных явлений, которые проявляются в изменениях трофности (Динамика ..., 2012). Явление эвтрофирования связывают с возрастанием внешней биогенной нагрузки на водные экосистемы, во многом зависящей от антропогенных факторов (Алимов, 2000). Традиционная модель эвтрофирования в общих чертах выглядит следующим образом: возрастание внешней нагрузки биогенных веществ (в основном фосфорных и азотистых соединений) приводит к увеличению первичной продукции, что, в свою очередь является основой для возрастания вторичной продукции, в том числе и популяций, непосредственно используемых человеком. Регулируемое эвтрофирование реализуется методом удобрения рыбоводных прудов с целью повышения их продуктивности (Винберг, Ляхнович, 1965). При эвтрофировании, как правило, значительного развития достигают водоросли планктона, что становится причиной «цветения» воды, уменьшение обилия донных водорослей, снижение прозрачности воды. Снижение мутности, возрастание прозрачности связывают обычно с деэвтрофированием.

Однако существует и принципиально иные явления в гидроэкосистемах, внешне проявления которых сходны с явлениями деэвтрофирования. После вселения дрейссены (сначала *D. polymorpha*, затем *D. bugensis*) в водоемы Северной Америки, наблюдалось значительное снижение мутности, а вслед за этим бурное развитие бентических водорослей и высших растений (Leach, 1993). На это явление было обращено внимание, когда после вселения дрейссены в оз. Онейда (штат Нью-Йорк, США) прозрачность воды возросла с 2.5 до 4.5 м, глубина, на которую проникает не менее 1% поверхностной освещенности возросла с 6.5 до 8.0 м, а площадь, занятая водными макрофитами в озере увеличилась с 40% площади озера до 60%, с 90 до 125 км² (Zhu et al., 2006).

Это явление получило название «бентификация» (benthification) и рассматривается как «существенное изменение всех экосистемных функций за счет увеличения прозрачности воды» (Zhu et al., 2006). В русскоязычной литературе этот термин («бентификация») впервые употребил А.П. Остапеня (Остапеня, 2007, Остапеня и др., 2011).

Важно отметить, что именно с фильтрационной активностью дрейссены связывают процессы «бентификации», т.е. значительного возрастания обилия зообентоса, в первую очередь самой дрейссены, а также микрофитобентоса, макроводорослей и высших гидрофитов. Концепция «бентификации» начала формироваться в начале XXI века (Mayer et al., 2002). Однако, еще в конце 1970-х гг. явления, связанные с вселением дрейссены в оз. Лукомское было подробно исследовано учеными Беларуси (Ляхнович и др., 1983; Каратаев, Бурлакова, 1993; Экосистема ..., 2008).

После вселения дрейссены (*D. polymorpha*) в оз. Лукомское, которое стало также в этот период использоваться как охладитель тепловой электростанции, в его экосистеме произошли существенные изменения. Биомасса зоопланктона сократилась на порядок, фильтрационная активность донного населения, в первую очередь дрейссены возросла в 320 раз. Биомасса фитопланктона минимальной была в период наибольшего развития популяции дрейссены (2–5 г/м³). Однако при этом возросла рыбопродуктивность,

соотношение ее и первичной продукции была на уровне, характерном для рыбоводных прудов. Достаточно подробно изучив явления, связанные с последствиями вселения дрейссены, В.П. Ляхнович с коллегами не дали им особого названия, тем не менее, приоритет открытия явления «бентификации» принадлежит, безусловно, им.

Разностороннее исследовано это явление было на примере Нарочанских озер (Беларусь). Было установлено, что дрейссена может профильтровать объем воды, равный объему оз. Нарочь ($710 \times 10^6 \text{ м}^3$) за 7–18 суток, при этом осадить в среднем $0.31 \text{ г взвеси/м}^2 \times \text{сут.}$ За счет экскреции соединений фосфора и азота в оз. Нарочь в сутки поступает в воду 0.17 мгР/м^3 , 1.79 мг N/м^3 . Суммарный поток экскретируемого моллюсками азота и фосфора вполне сопоставим с внешней биогенной нагрузкой (Жукова, Остапеня, 2003).

Важно отметить, что дополнительное поступление биогенов за счет метаболической активности дрейссены происходит именно в придонной области. Таким образом, явление «бентификации», вызванное дрейссеной, базируется на двух основных факторах – фильтрационной активностью моллюсков, что увеличивает прозрачность воды и площади дна для поселения донных фотоавтотрофов и перераспределения потока биогенов, концентрация его в придонной области. При этом, как указывал А.П. Остапеня (2007) общий уровень трофности озер практически мало изменяется, т.е. «бентификация» не может рассматриваться как один из вариантов деэвтрофирования.

Наши многолетние исследования техно-экосистемы Хмельницкой АЭС, которая включает несколько техногенных водных объектов – водоем-охладитель, подводящий и отводящий каналы, показали, что после вселения дрейссены в экосистеме произошли существенные изменения (Техно-экосистема ..., 2011; Протасов, Силаева, 2012). Прозрачность воды увеличилась более чем в два раза, в отдельных участках, например в подводящем канале, где были отмечены наибольшие скопления моллюсков – до 4.0 м по диску Секки. После вселения *D. polymorpha* второй вид *D. bugensis* был обнаружен только почти через десять лет после первого.

По данным 1998 г., до вселения дрейссены в водоем в фитопланктоне было отмечено 72 вида водорослей, средняя его численность в водоеме составляла $9.3 \times 10^7 \text{ кл./дм}^3$ при абсолютном доминировании синезеленых, биомасса – 15.59 г/м^3 (Техно-экосистема ..., 2011).

Увеличение мощности станции при введении в строй 2 энергоблока вызвало изменение условий обитания гидробионтов. В 1998–2001 гг. единственный энергоблок летом на протяжении одного – двух месяцев не работал, находясь на плановом ремонте. Во второй период усилилась и стала постоянной в течение всего года циркуляция воды в водоем-охладителе, это способствовало более быстрому расселению личинок дрейссены по водоему, в каналах происходил постоянный, в течение всего года, водообмен. В связи с повышением температуры воды вегетационный период увеличился почти до 5 месяцев (с апреля по октябрь).

После вселения дрейссены обилие фитопланктона снизилось. В июне 2005 г. численность его на отдельных станциях в водоеме колебалась от 4.0×10^6 до $1.1 \times 10^7 \text{ кл./дм}^3$, биомасса – от 0.3 до 1.2 г/м^3 . В июле 2006 г. относительно высокой была средняя численность – $2.43 \times 10^7 \text{ кл./дм}^3$, но средняя по водоему биомасса снизилась относительно первого периода и была 1.56 г/м^3 . По численности доминировали синезеленые, по биомассе – диатомовые водоросли. К 2008 г. разнообразие и обилие фитопланктона снизилось катастрофически (Техно-экосистема ..., 2011).

Изменения произошли и в зоопланктоне. Состав его пополнился велигерами дрейссены. В июне 2005 г. их численность составляла 40 тыс. экз./м³ (или 1/3 от общей численности всего зоопланктона), в августе этот показатель снизился на порядок (Техно-экосистема ..., 2011). В целом, в охладителе ХАЭС не было отмечено существенного снижения показателей обилия зоопланктона после вселения дрейссены, в отличие, например, от оз. Лиман, которое используется как водоем-охладитель Змиевской ТЭС (Васенко, 2000). В других водоемах-охладителях, также происходило снижение обилия зоопланктона после вселения дрейссены (Каратаев, Бурлакова, 1993).

Необходимо отметить различия биотопического характера экосистем естественных озер, в которых было изучено явление «бентификации» и техно-экосистем, с которыми имели дело мы в наших исследованиях. В связи с этим, целесообразно остановится еще на одном важном гидробиологическом обобщении – **концепции контурных биотопов и экосистем**.

В своей работе «Биосфера», опубликованной в 1926 г. В.И. Вернадский предложил следующую глобальную модель гидросферы и жизни в ней: сгущения жизни связаны с граничными областями, такими как «вода – атмосфера», «вода – донные отложения», «море – суша» (Вернадский, 1926). Внутренняя область, собственно водная масса, рассматривалась им как биогеохимически малоактивная. На границах фаз всегда концентрируется большая свободная энергия (Айзатуалин и др., 1979). Концепция контурных биотопов и сообществ для морских экосистем была предложена и разработана Ю.П. Зайцевым (Зайцев, 1985, 2006; Zaitsev, 2012). В частности, им выделяются пограничные, контурные биотопические системы – литоконтур (каменистая литораль – море), псаммоконтур (песчаная литораль – море) и т.д. Существенное значение в современных водных экосистемах имеет техноконтур – пограничный биотоп технических объектов, например, облицовок берегов, каналы, системы водоснабжения и водной среды. Как контурные биотопы в гидросфере рассматриваются нами бенталь, перифиталь и нейсталь (Протасов, 2011). Исходя из этого, явление «бентификации» следует рассматривать как частный случай более общего явления – контуризации. Это процесс перестройки водной экосистемы, вызванный различными причинами, в том числе жизнедеятельностью моллюсков-фильтраторов, таких как дрейссена, который выражается в значительном возрастании роли контурных группировок в продукционно-деструкционных процессах, накоплении и трансформации органического вещества, перераспределении потоков биогенных веществ.

Вселение дрейссены в охладитель Хмельницкой АЭС также как в свое время вселение ее в оз. Лукомское совпало с возрастанием техногенной нагрузки – введением в строй второго энергоблока АЭС. Вероятно, такое совпадение техногенных и биологических процессов повлекло за собой интенсификацию процессов контуризации. Это связано с общим повышением температуры воды, более продолжительным периодом размножения моллюсков, высокой техногенной циркуляцией вод, обеспечивающей быстрое распространение личинок по водоему. Кроме того, следует особо отметить, что в техно-экосистеме Хмельницкой АЭС, также как, например, в техно-экосистеме Чернобыльской АЭС кроме лентического элемента (водоем-охладитель с замедленным внутренним водообменом) присутствует и лотический – подводящий и отводящий каналы (Гидробиология ..., 1991).

В период работы одного энергоблока ХАЭС сообщества перифитона включали нитчатые водоросли на малой глубине (несколько более 1 м), заросли которых представляли собой пространственно сложный биотоп для многочисленных мелких организмов, биомасса их составляла порядка граммов – десятков граммов на м². Локально были отмечены массивные колонии мшанки и губки. До вселения дрейссены сообщества животных перифитона и бентоса имели невысокую биомассу, продукцию (табл. 2).

Таблица 2. Структурно-функциональные показатели одного из сообществ зооперифитона в водоеме-охладителе, летний период 1998 г., до вселения дрейссены (по: Протасов, Силаева, 2012)

Сообщества	Локализация	Численность, тыс. экз./м ²	Биомасса, г/м ²	Деструкция, кДж/м ² ×ч	Продукция, кДж/м ² сут
<i>Cricotopus silvestris</i> + <i>Limnochironomus tritonus</i> + <i>Glyptotendipes gripecoveni</i>	Пл, ПК	5.7 ± 3.9	5.43 ± 3.96	0.04 ± 0.03	0.34±0.20

Примечание. Пл – плотина, ПК – подводящий канал

Ввод в эксплуатацию 2 энергоблока в 2004 г. и связанное с этим повышение температуры воды, постоянный подогрев в летний период, а также вселение *Dreissena polymorpha* в водоем, существенно изменили не только состав перифитона, показатели обилия, но и габитуальные характеристики сообществ. Хотя в отдельных биотопах состав и показатели обилия перифитона несколько различались, в водоеме сформировалось довольно однородное сообщество с доминированием дрейссены (табл. 3).

Таблица 3. Характеристики сообщества *D. polymorpha* зооперифитона в техно-экосистеме ХАЭС в июле 2006 г.

Сообщество	Локализация	Численность, экз./м ²	Биомасса, г/м ²	Деструкция, кДж/м ² ×ч	Продукция, кДж/м ² сут
<i>D. polymorpha</i>	Пл	49360 ± 9509	10063.1 ± 1747.3	12.4 ± 3.8	103.8 ± 28.0
<i>D. polymorpha</i>	ПК	136900 ± 45711	12178.7 ± 1867.3	13.9 ± 1.0	117.1 ± 47.0
<i>D. polymorpha</i>	Весь водоем	74040 ± 20457	10064.0 ± 1245.8	10.5 ± 1.8	88.6 ± 22.2

Некоторые локальные различия в тех или иных местообитаниях определялись некоторыми различиями условий.

Достаточно подробные исследования распределения и обилия дрейссены в техногенных биотопах позволило определить интегральные показатели обилия перифитона (Техно-экосистема ..., 2011). Общий запас дрейссены в подводящем канале на 1 км его протяженности по одному откосу составил 197.3 т, общий запас для всего канала составил около 630 т, на 1 км плотины запас дрейссены составил 177.7 т а на всей плотине – около 1530 т. Вся дрейссена на трансекте от уреза воды до дна водоема шириной 1 м профильтровывала в канале 12.3 м³/ч, на плотине – 10.9 м³. В подводящем канале на 1 км его протяженности по одному откосу фильтрация дрейссеной составила 246000 м³/сутки, а на плотине – 218000 м³/сутки. Общая фильтрация дрейссены на плотине составила 1.8 млн. м³/сут., а в канале – около 0.8 млн. м³/сут. Для сравнения, объем прилегающего к плотине 3-метрового слоя воды составляет около 0.7 млн. м³, а расход воды в подводящем

канале в течение года может варьировать от 4 до 9 млн. м³/сут. Таким образом, дрейссена профильтровывала объем воды, сопоставимый с объемами, связанными с элементами техно-экосистемы. Очевидно, что такая мощная фильтрационная деятельность не могла не сказаться как на функционировании всей техно-экосистемы, включая технические элементы. Имеющиеся данные показывают, что после вселения дрейссены в водоеме ХАЭС существенно изменился такой важный показатель экосистемы как оптическая глубина водоема (Динамика ..., 2012), который представляет собой отношение прозрачности, определенной по диску Секки к средней глубине водоема (рис. 3). Очевидно, как полагал А.П. Остапеня (2007), появление популяции дрейссены запускает сложный механизм контуризации, который приводит к перестройке всей экосистемы. Видимо, в механизмах контуризации именно осветление воды и перераспределение биогенных элементов является наиболее важным. Следует, однако, отметить, что явления контуризации в водоемах разного типа могут обуславливать и другие факторы.

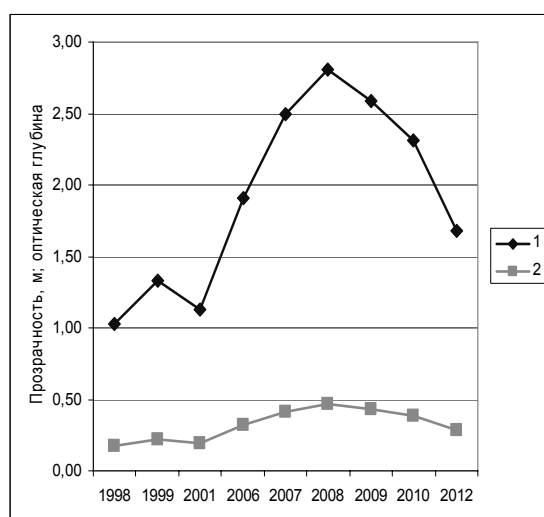


Рис. 3. Изменения показателей прозрачности воды (1) и оптической глубины (2) в период до и после вселения дрейссены в водоем

Заключение

Рассмотрение роли дрейссенид в экосистемах в рамках нескольких общегидробиологических концепций показало, что эти моллюски действительно играют исключительную роль в формировании структуры сообществ и функционировании экосистем. Необходимо, в частности, подчеркнуть гибкость и разнообразие жизненных стратегий. Дрейссена во многих сообществах играет роль эдификатора. Значительного развития сообщества с доминированием дрейссены достигают в техно-экосистемах. Однако следует обратить внимание и на те условия ее обитания, в которых она не формирует сообществ консортивного типа. Представляется, что исследование явления контуризации («бентификации»), которое связывают зачастую только с вселением дрейссены, заслуживает большого внимания гидробиологов, поскольку выходит далеко за рамки исследований последствий инвазионных процессов. Механизмы контуризации сложны и многообразны, исследованию роли дрейссены, как одного из ярко выраженных факторов в этих процессах необходимо уделить пристальное внимание. Много внимания было уделено исследователями отдельным вопросам взаимодействия между дрейссеной и другими организмами, в частности изучению взаимосвязей между дрейссеной и унионидами. Тем не менее, исследования консортивных связей в сообществах дрейссены еще далеки от необходимой полноты. Особого внимания заслуживают вопросы о роли дрейссен в техно-экосистемах, поскольку их жизнедеятельность оказывает воздействие не только на естественные экологические процессы, но также и на технические объекты.

Список литературы

- Айзатуллин Т.А., Лебедев В.Л., Хайлов К.М. Океан. Активные поверхности и жизнь. Ленинград : Гидрометеиздат, 1979. 192 с.
- Алеев Ю.Г. Экоморфология. Киев: Наук. думка, 1986. 423 с.
- Алимов А.Ф. Продукционные характеристики озерных экосистем // Гидробиол. журн. 2000. Т. 36, № 1. С. 3–14.
- Афанасьев С.А., Протасов А.А., Слепнев А.Е. Малощетинковые черви в перифитоне водоемов-охладителей // Малощетинковые черви: VI Всесоюз. симпозиум. Рига, 1987. С. 65–69.
- Беклемишев В.Н. О классификации биоценологических (симфизиологических) связей // Бюлл. МОИП. Отд. Биол. 1951. Т. 56. Вып. 5. С. 3–30.
- Брайко В.Д. Обрастание в Черном море. Киев: Наук. думка, 1985. 123 с.
- Вальтер Г. Растительность земного шара. Эколого-физиологическая характеристика. Тропические и субтропические зоны. М.: Прогресс, 1968. 568 с.
- Васенко А.Г. Екологічні основи водоохоронної діяльності в теплоенергетиці. Харків: УкрНДІЕП, 2000. 243 с.
- Вернадский В.И. Биосфера. Л.: Научн. Хим.-тех. изд-во, 1926. 146 с.
- Винберг Г.Г., Ляхнович В.П. Удобрение прудов. М.: Пищ. пром-сть, 1965. 271 с.
- Гидробиология водоемов-охладителей тепловых и атомных электростанций Украины / Ред. М.Ф. Поливанная. Киев: Наук. думка, 1991. 192 с.
- Динамика биологического разнообразия и биоресурсов котинентальных водоемов / Ред. Алимов А.Ф., Голубков С.М. СПб.: Наука, 2012. 369 с.
- Дрейссена *Dreissena polymorpha* (Pallas) (Bivalvia, Dreissenidae). Систематика, экология, практическое значение / Под ред. Я.И. Старобогатова. М.: Наука, 1994. 240 с.
- Жукова И.В., Остапеня А.П. Влияние на экосистему Нарочанских озер вселенца моллюска-фильтратора *Dreissena polymorpha* Pallas // Озерные экосистемы: Мат. II Науч. конф. 20–26 сентября 2003 г., Минск – Нарочь. Минск : Изд. Центр БГУ, 2003. С. 438–440.
- Зайцев Ю. П. Контуробионты в мониторинге океана // Комплексный глобальный мониторинг Мирового океана. Тр. Междунар. симп. Л. : Гидрометеиздат, 1985. Т. 2. С. 76–83.
- Зайцев Ю.П. Введение в экологию Черного моря. Одесса: Эвен, 2006. 224 с.
- Каратаев А.Ю., Тищиков Г.М., Каратаева И.В. Население друз *Dreissena polymorpha* Pallas как специфическое сообщество донных животных // Биология внутр. вод. Информ. Бюлл. 1983. № 61. С. 18–21.

- Каратаев А.Ю., Бурлакова Л.Е. Роль дрейссены в озерных экосистемах // Экология, 1993. № 3. С. 232–236.
- Кафтанникова О.Г. Беспозвоночные каналов СССР. Киев: Наук. думка, 1975. 164 с.
- Кашикарров Д.Н. Среда и сообщество (основы синэкологии). М.: Госмедиздат, 1933. 244 с.
- Лазарева В.И., Жданова С.М. Велигеры дрейссены в планктоне Рыбинского водохранилища: распределение и значение в сообществе // Мат. I-й Международной школы-конференции «Дрейссениды: эволюция, систематика, экология», Борок, 28 окт. – 1 нояб. 2008 г. Ярославль, 2008. С. 86–90.
- Ляхнович В.П., Каратаев А.Ю., Митрахович П.А. Влияние *Dreissena polymorpha* Pallas на экосистему эвтрофного озера // Биол. внутр. вод. Информ. Бюлл. 1983. № 60. С. 25–28.
- Милейковский С.А. Пелагический ларватон и его биологическая роль в жизни моря // Океанология. 1973. Т. 13(20). С. 246–247.
- Миркин Б.М., Наумова Л.Г., Соломещ А.И. Современная наука о растительности. Учебник. М.: Логос, 2001. 264 с.
- Одум Ю. Основы экологии. М.: Мир, 1975. 740 с.
- Остапеня А.П. Деэвтрофикация или бентификация? // Озерные экосистемы. Мат. III Науч. конф., Минск – Нарочь, 17–22 сент. 2007 г. – Минск: Изд. Центр БГУ, 2007. С. 31–32.
- Остапеня А.П., Жукова Т.В., Михеева Т.М. Бентификация как этап эволюции Нарочанских озер // Вестн. Белорус. гос. ун-та, 2011. Сер. 2, № 3. С. 62–66.
- Протасов А.А. Пресноводный перифитон. Киев.: Наук. думка, 1994. 307 с.
- Протасов А.А. О топических отношениях и консортивных связях в сообществах // Сиб. экол. журн. 2006. Т. 13. № 1. С. 97–103.
- Протасов А.А. Жизнь в гидросфере. Очерки по общей гидробиологии. Киев: Академперіодика, 2011. 704 с.
- Протасов А.А., Афанасьев С.А. О пространственных типах поселений дрейссены в водоеме-охладителе Чернобыльской АЭС // Журн. общ. биол. 1984. № 2. С. 282–287.
- Протасов А.А., Афанасьев С.А. Основные типы сообществ дрейссены в перифитоне // Гидробиол. ж. Т. 26, N 4. 1990. С. 15–22.
- Протасов А.А., Силаева А.А. Контурные группировки гидробионтов в техно-экосистемах ТЭС и АЭС. Киев, 2012. 274 с.
- Протасов А.А., Юришинец В.И., Морозовская И.А. Консорция и консортивные отношения в гидробиоценозах // Гидробиол. журн. 2010. Т. 46, № 3. С. 3–18.
- Раилкин А.И. Процессы колонизации и защита от биообрастания. СПб.: Изд-во СПб. гос. ун-та, 1998. 272 с.
- Раменский Л.Г. О принципиальных установках, основных понятиях и терминах производственной типологии земель, геоботаники и экологии // Советская ботаника. 1934. Т. 4. С. 25–42.
- Раменский Л. Г. О некоторых принципиальных положениях современной геоботаники // Ботанический журн. 1952. Т. 37. № 2. С. 181–201.
- Силаева А.А., Протасов А.А., Морозовская И.А. Эпибионтные группировки *Dreissena polymorpha* на раковинах Unionidae // Гидробиол. журн. 2010. Т. 46, № 4. С. 16–29.
- Техно-экосистема АЭС. Гидробиология, абиотические факторы, экологические оценки / Ред. А.А. Протасов. Киев, 2011. 234 с.
- Харченко Т.А., Протасов А.А. О консорциях в водных экосистемах // Гидробиол. журн. 1981. Т. 17, N 4. С. 15–19.
- Харченко Т.А., Зорина-Сахарова Е.Е. Консорция двустворчатых моллюсков литорали равнинного водохранилища как структурно-функциональная совокупность гидробионтов // Гидробиол. журн. 2000. 36, N 5. С. 9–17.
- Шевцова Л.В. Донные животные каналов различных природных зон. Киев: Наук. думка, 1991. 220 с.
- Щербина Г.Х. Структура биоценоза *Dreissena polymorpha* (Pallas) и роль моллюска в питании плотвы *Rutilus rutilus* (Linnaeus) озера Плещеево // Биология внутр. вод. 2008. № 4. С. 72–80.
- Экосистема водоема-охладителя Лукомльской ГРЭС. Минск: Право и экономика, 2008. 45 с.
- Юришинец В.И. Симбионты моллюсков рода *Dreissena* // Мат. I-й Международной школы-конференции «Дрейссениды: эволюция, систематика, экология», Борок, 28 окт. – 1 нояб. 2008 г. Ярославль, 2008. С. 43–51.

- Grime J.P. Evidence for the existence of three primary strategies in plant and its relevance to ecological and evolutionary theory // *Am. Nat.* 1974. Vol. 111. P. 1169–1194.
- Gutierrez J., Jones C., Strayer D., Iribarne O. Mollusks as ecosystems engineers: the role of shell production in aquatic habitats // *Oikos*. 2003. Vol. 101. P. 79–90.
- Jones C. G., Lawton J. H., Shachak M. Organisms as ecosystem engineers // *Oikos* 1994. V. 69. P. 373–386.
- Karatayev A., Burlakova L., Padilla D. The effects of *Dreissena polymorpha* (Pallas) invasion on aquatic communities in Eastern Europe // *J. Shellfish Res.* 1997. Vol. 16, N 1. P. 187–203.
- Karatayev A., Burlakova L., Padilla D. Impacts of Zebra mussels on aquatic communities and their role as ecosystem engineers // *Invasive aquatic species of Europe. Distribution, impacts and management*. Dordrecht, Boston, London: Kluwer Academ. Publ. 2002. P. 433–446.
- Leach J. Impacts of Zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) on water quality and fish spawning reefs in western Lake Erie // *Zebra mussels: biology, impacts, and control*. Boca Raton: Lewis Publ., 1993. P. 381–497.
- Makarevich T.A., Mastitsky S.E., Savich I.V. Phytoperiphyton on the shells of *Dreissena polymorpha* (Pallas) in Lake Narocho // *Aquatic Invasions*. 2008. Vol. 3. P. 283–295.
- Mayer C.M., Keats R.A., Rubstam L.G., Mills E.L. Scale dependent effects of Zebra mussel on benthic invertebrates in a large eutrophic lake // *J. North Amer. Benthol. Soc.* 2002. V. 21. P. 616–633.
- Strayer D.L. Effects of alien species on freshwater mollusks in North America // *J. N. Am. Benthol. Soc.* 1999. Vol. 18 (1). P. 74–98.
- Sylayeva A.A., Protasov A.A., Morozovskaya I.A. Interrelation between Unionids and its epibionts in cooling pond of nuclear power plant // *Вестн. зоологии*. 2012. Т. 46, № 6. С. 533–538.
- Thorson G. Reproductive and larval ecology of marine bottom invertebrates // *Biol. Rev.* 1950. Vol. 25. P. 1–45.
- Zaitsev Yu. Major Accumulations of Life and Main «Pain Points» in the Seas and Oceans // *J. Environ. Scie. and Eng.* 2012. A 1. P. 886–897.
- Zebra mussels. Biology, impacts, and control / Ed. Nalepa T.F., Schloesser D.W. Boca Raton: CRC Press. 1993. 810 p.
- Zhu B., Fitzgerald D.G., Mayer C.M. et al. Alteration of Ecosystem Function by Zebra Mussels in Oneida Lake: Impacts on Submerged Macrophytes // *Ecosystems*. 2006. Vol. 9. P. 1017–1028.
- Zhulidov A.V., Kozhara A.V., Scherbina G.H., Nalepa T.F., Protasov A., Afanasiev S.A., Pryanichnikova E.G., Zhulidov D.A., Gurtovaya T.Yu., Pavlov D.F. Invasion history, distribution, and relative abundances of *Dreissena bugensis* in the old world: a synthesis of data // *Biological Invasions*. 2010. Vol. 12, N 7. P. 1923–1940.

ON THE ROLE OF DREISSENIDAE IN CONTINENTAL HYDROECOSYSTEMS

A.A. Protasov

*Institute of Hydrobiology of NAS of Ukraine, Geroyev Stalingrada av. 12, Kiev, 24210, Ukraine
protasov@bigmir.net*

The wide dreissenid spread, their considerable role in continental hydroecosystems determined the features of their physiological, ecomorphological, cenoecomorphological, behavior adaptations. The questions of biocenotic relations of dreissenids are considered in the light of modern hydrobiological conceptions. In particular, considered in this aspect of conception of life-forms, ecomorphs and cenoecomorphs, life strategy, consortia. The role of dreissenids comes into question in associations in the light of conceptions biocenotic gradient, “benthification” and counturization, techno-ecosystem.

НЕКОТОРЫЕ АСПЕКТЫ ВОССТАНОВЛЕНИЯ (РЕКОНСТРУКЦИИ) МАССЫ *DREISSENA POLYMORPHA* ВОДОХРАНИЛИЩ БАСЕЙНА КАМЫ

В. В. Безматерных

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН,
152742, Ярославская область, Некоузский р-н, Борок, Россия
valebezma@live.com

В данной работе были выяснены параметры уравнения зависимости сырой массы моллюсков от размера внутреннего примакушечного уголка раковины (места прикрепления аддуктора) *Dreissena polymorpha* Камского, Воткинского и Кармановского водохранилищ.

Материал и методика. Сбор проб на Кармановском водохранилище осуществлялся в октябре 2012 г. с помощью дночерпателя ДАК-100 в соответствии с общими требованиями к сбору проб (Методика изучения ..., 1975). Промерено 197 экземпляров *Dreissena polymorpha*. Пробы на Камском водохранилище взяты в сентябре 2012 г. с помощью дночерпателя Петерсена (1/40). Промерено и взвешено 54 экз. *D. polymorpha*. В июне 2013 г. были отобраны пробы на Воткинском водохранилище с использованием дночерпателя Петерсена (1/40). Промерено и взвешено 105 экземпляров *D. polymorpha*.

Преданалитическая обработка первичных данных (аккумуляция данных, формирование выборок, арифметические вычисления) произведена с помощью авторского приложения. Для построения кривых и графиков, а также выяснения коэффициентов моделей зависимости использовался табличный процессор Microsoft Office Excel 2010.

Результаты. В результате проведенных измерений выяснены параметры уравнения зависимости сырой массы моллюска от длины раковины и размера примакушечного уголка раковины. Выяснено, что модели зависимости сырой массы от длины моллюска различаются незначительно для дрейссены из разных водоемов (табл. 1). Общей чертой таких моделей является высокая степень детерминации (0.96–0.99).

Таблица 1. Уравнения связи «Длина раковины (L) – Сырая масса (W)» *Dreissena polymorpha* исследованных водоемов

Водоем	Уравнение	R ²
водохр. Кармановское	$W = 0.1083 \times L^{3.0306}$	0.993
водохр. Камское*	$W = 0.1177 \times L^{3.0247}$	0.962
водохр. Воткинское	$W = 0.1474 \times L^{2.9411}$	0.972

Примечание. Здесь и далее для Камского водохранилища приведенная модель может быть уточнена с накоплением материала, поскольку в проанализированной выборке отсутствуют особи короче 15 мм.

Между тем, модели зависимости сырой массы от размера примакушечного уголка раковины (табл. 2) значительно разнятся. При одном и том же размере уголка, масса дрейссены из среднекамских водохранилищ будет существенно больше, чем кармановской.

Таблица 2. Уравнения связи «Примакушечный уголок раковины (A) – Сырая масса (W)» *Dreissena polymorpha* исследованных водоемов

Водоем	Уравнение	R ²
водохр. Кармановское	$W = 46.56 \times A^{2.8756}$	0.9762
водохр. Камское	$W = 190.16 \times A^{2.3324}$	0.7744
водохр. Воткинское	$W = 213.73 \times A^{2.1761}$	0.7907

Выявленные особенности позволяют сказать, что для использования размера примакушечного уголка раковины в качестве реперного размера при реконструкции

исходной сырой массы моллюска необходимо предварительно оценить параметры этой модели в условиях конкретного водоема. Обнаруженные особенности также легко подтверждаются построением модели зависимости размера примакушечного уголка раковины от длины раковины моллюска (табл. 3). Подобные модели позволят при необходимости восстановить исходный размер раковины моллюска.

Таблица 3. Уравнения связи «Примакушечный уголок раковины (А) – Длина раковины (L)» *Dreissena polymorpha* исследованных водоемов

Водоем	Уравнение	R ²
водохр. Кармановское	$L = 0.1236 \times A^{1.0453}$	0.9805
водохр. Камское	$L = 0.0946 \times A^{1.0525}$	0.8184
водохр. Воткинское	$L = 0.0682 \times A^{1.1273}$	0.8551

Список литературы

Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М.: Наука, 1975. 240 с.

НЕКОТОРЫЕ АДАПТАЦИОННЫЕ ВОЗМОЖНОСТИ ДРЕЙССЕНИД В СОСТАВЕ ФИТОФИЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ В ЛИТОРАЛИ РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА, СПОСОБСТВУЮЩИХ СОХРАНЕНИЮ ВИДОВ

Н. Н. Жгарева

*Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН,
152742, Ярославская область, Некоузский р-н, Борок, Россия
zgareva@ibiw.yaroslavl.ru*

За время многолетней истории изучения дрейссенид накоплен очень богатый материал. Исследованы ареалы распространения и пути расселения; структура популяций и средообразующая роль в водоемах; место моллюсков в бентофауне и велигеров в планктоне; всякие динамики количественных характеристик и размерно-весовой структуры; биологические особенности; их взаимоотношения с другими видами организмов в консорциях и между собой (вплоть до гибридизации); биоресурсный потенциал и многое другое. Мы теперь знаем пределы абиотических факторов (температура, содержание и насыщение воды кислородом, соленость, минерализация, токсические вещества), которые оптимальны для существования дрейссенид, пороговые, при которых фиксируется пессимум и критические, когда происходит быстрое отмирание моллюсков. Мы знаем дрейссену и с точки зрения ее «вредности» (поселения на гидротехнических сооружениях, водозаборах, является промежуточными хозяевами или разносчиками патогенных для рыб паразитов, накапливает тяжелые металлы) и ее «полезности» (ценный корм для моллюскоядных рыб, как активный фильтратор, способствует улучшению качества воды).

Кажется, что мы про них уже все знаем, и трудно сказать что-то новое. Кажется, что других проблем нет. Остается только проводить мониторинговые исследования и высказывать прогнозы, что будет, если ... Вот тут и возникают некоторые проблемы. Одна, из них немаловажная. Это сбор первичных материалов при мониторинговых исследованиях.

Дрейссена в этом смысле удивительный объект. То ее нет и в помине, и вдруг вспышка. Так, например, нас пригласили в 1979 г. работать на оз. Плещеево после тревожного сигнала, что на озере наблюдается необычное для него явление цветения воды и гибель рыбы. Есть угроза для «Царской селедочки» – ряпушки. Фауна озера была хорошо исследована и ранее. Дрейссены в ней не было. Мы обнаружили ее присутствие в 1984 г. в пробах в прибрежной зоне уже в возрасте 2-х леток (17–18 мм). Личинка моллюска была отмечена позднее – в 1987 г. (Столбунова, 2006). Если у нас были предположения, каким образом она в озере появилась, то «когда?» осталось под вопросом. То есть у нее был латентный период, когда

она наращивала численность и стала попадать в пробы. Через 2–3 года на песчаных отмелях она уже сидела в другах от уреза воды до свала глубин в весьма больших количествах, хотя казалось, для нее там не было подходящих субстратов. В настоящее время из устного сообщения исследователей никакой вспышки численности не замечается, но что творится на водозаборе на фильтрующих кассетах, можно посмотреть в настоящем сборнике в статье Г.М. Кафиевой и Е.Г. Пряничниковой «Инвазия *Dreissena polymorpha* (Pallas) в озеро Плещеево» на рис. 1 и рис. 2.

При мониторинге принято собирать пробы на стандартных станциях стандартными методами, чтобы получать сравнительный материал. При этом мы наивно полагаем, что если ошибаемся, то хотя бы в одну сторону. Кроме того, для некоторых групп животных наши приборы недостаточно уловисты. То есть дночерпателем пробы отбираются как бы «вслепую», и можно попасть на скопления дрейссены, а можно и не попасть. Как справедливо отмечает М.О. Сон (2007) «При сборе бентосных проб существует много случаев, когда организм может быть отловлен исключительно путем применения специфических методик» или там же «Не менее важной причиной потери информации при стандартизации методик сбора является игнорирование специфических местообитаний. Некоторые виды будут присутствовать лишь в специфических для них местообитаниях». А как же нам получить наиболее полную и истинную информацию о дрейссенах? В процессе онтогенеза у них несколько специфических местообитаний – и в планктоне, и в бентосе, и в перифитоне.

На основе богатого опыта исследований популяций и сообществ дрейссены перифитона и бентоса в водоемах разного типа А.А. Протасов (2008) приводит методики наблюдений и отбора проб, которые включают наряду с традиционными методами и весьма специфические. Применение их в исследовании дрейссены, несомненно, полезно было бы использовать. Правда, при экологическом мониторинге, к сожалению, по понятным причинам не всегда это возможно и не всем доступно (водолазная техника в частности).

Если такие трудности при сборе бентосных проб, то, как адекватно оценить положение дел с дрейссеной в таком крупном водоеме, как Рыбинское водохранилище. Если наши ихтиологи раньше при тралении рыбы вытаскивали коряги, полностью облепленные дрейссеной, то в последние годы эти субстраты почти совсем опустели. Чем будут питаться моллюскоядные плотва, лещ, густера, язь и другие карповые? Если численность моллюсков так заметно падает, что, кстати, подтверждается и бентосными съемками последних лет, то это явление настораживает. Данные Г.Х. Щербины (2008), приводимые за 1980–1990 гг. еще таких опасений не вызывали.

Планктонную личинку ловить, конечно, легче, но чем ее учет может помочь для оценки состояния «маточных популяций»? Хотя плодовитость дрейссены очень большая, велигеры в планктоне и живут всего 10 дней, и встречаются только летом, и не видно их невооруженным глазом и некоторые планктонисты их и не считают, принимая за бентосный вид. Но, оказывается, что может. Многолетние наблюдения на стандартных станциях Рыбинского водохранилища и съемкам по другим водохранилищам, при анализе всплесков (пиков) численности, можно пополнить информацию для прогноза, что можно ожидать в аномально теплые годы, при загрязнении токсическими сбросами промышленных предприятий, или при эвтрофировании водоемов (Лазарева, Жданова, 2008; Лазарева и др., 2012; Соколова, 2008, 2012).

За время комплексного изучения (2007–2013) устьевой области притока Рыбинского водохранилища нами собран материал (1–2 раза в месяц с мая по октябрь) в биоценозах зарастающей литорали. Подробное описание выделенных гидроэкологических зон и станций в устьевой области притока содержится в работах (Болотов и др., 2012; Перова, наст. сб.).

Общепризнано, что литораль – зона зкотона, которая характеризуется чрезвычайно динамическими условиями среды, и часто указывается, что они выполняют функцию мест натурализации видов-вселенцев (Жгарева, 2012). Кроме того, что и гидроэкологические зоны отличаются своеобразием, которое создает много различных условий обитания и

экологических ниш для животного населения (Болотов и др., 2012). Это дополнительно способствует усилению экотонных эффектов. Как компонент сообществ зарослей макрофитов встречались сеголетки дрейссены. Следует сказать, что в наших исследованиях не было основной задачи специально изучить распределение этих моллюсков и оценить их роль в сообществах. Но, вероятно, следует это сделать более подробно в будущем и с применением специальных методик для получения более корректных результатов. Отмечались они на тех же станциях и в тех же зонах, где и у С.Н. Перовой (см. наст. сб.) – во фронтальной, переходной зоне приемника и в заливе. Во фронтальной присутствовала только полиморфная дрейссена с встречаемостью 100% за все время наблюдений, но в меньшем количестве, чем в двух других. Максимумы численности отмечались в июле и августе. Субстратами для оседания поствелигеров служили в основном крупные моллюски вивипарусы и лимнеи, численность которых очень велика в этой зоне. Причем, они как-будто «выбирали» моллюсков старых, обросших водорослевым налетом (шершавых?). В меньшем количестве заселялись рдесты, граничащие с открытой водой. В более плотных ассоциациях ближе к берегу не отмечались.

В переходной зоне приемника и в заливе в пробах, собранных в зарослях макрофитов, плотности поселения дрейссены были гораздо больше. Разнообразие субстратов также увеличилось – те же рдесты, моллюски, молодые унии, тростники, плавающие среди растений ветки ивы, даже плавающие пластиковые бутылки. В этих зонах в тростниках, ближе ко дну, где волны вымывают наилот и подмывают корни, встречаются и крупные дрейссены. Но сидят они над дном в междоузлиях на «воздушных» корнях. Здесь вместе с полиморфной дрейссеной встречается и бугская. Сеголетки появляются с начала – середины июня (в зависимости от майских температур). За лето наращивается численность сеголеток, чаще встречаются рдесты, которые на 10–20 см от поверхности покрыты щетками дрейссены. По хронологической структуре А.А. Протасова (2008) в это время все особи находятся в равных условиях относительно доступа к пище и кислороду. В июле–августе они могут быть уже 2-х и 3-х ярусными, что похоже уже на маленькие дружки, подвешенные в верхнем слое воды. Они настолько утяжеляют субстрат, что макушки рдестов вместе с плодоносящими побегами опускаются под воду. Осенью при отмирании растительности эти уже готовые дружки опускаются на дно и могут плотностными течениями сноситься на большую глубину, избежав тем самым при осушке и промерзании мелководных участков гибели молоди.

В открытом мелководье в разреженных зарослях тростников и подтопленной ивы велигеры оседают в больших количествах на «бороды» листостебельных мхов, которые в массе нарастают на иве. Здесь же наблюдаются и скопления бокоплава гмелиноидеса.

В аномально теплые годы (2010, 2011) размеры сеголетков в устьевой области доходили к осени (октябрь) до 14 и даже отмечались особи 15 мм. Вероятно, это связано с более ранним началом икрометания дрейссены. Сдвиг фенологических фаз весной составлял 2–3 недели. При таких размерах сеголетки уже становятся половозрелые и могут приступить к размножению. Гибели моллюсков мы не наблюдали. По данным Н.Г. Отюковой (не опубликовано) критических температур и содержания кислорода для дрейссены не регистрировались. Таким образом, можно признать, что в устьевых областях условия для выживания молоди дрейссены вполне приемлемы.

Еще есть проблема сработки уровня водохранилища зимой и промерзания мелководий, что ведет к гибели всей молоди моллюсков. Это настолько укоренилось в сознании наших исследователей, что другого они не принимают. Да, такие данные есть. Но в устьевой области даже малых притоков погибает не вся молодь.

Из устного сообщения рыбаков известно, что бывают случаи, когда весной можно подцепить браконьерскую сетку, прозимовавшую в малых притоках, на ней можно обнаружить даже дружки дрейссены.

В этом смысле интересно привести некоторые данные, полученные при исследовании питания плотвы, анализируя содержимое ее кишечника. У разновозрастных рыб,

отловленных в Волжском плесе в конце апреля 2007 г. была обнаружена дрейссена у 35% особей выборки (из 20 экз.). Во всех случаях это была *Dreissena polymorpha*. Более взрослая плотва питалась крупной дрейссеной (размерных групп 13, 16, 19, 20, 23 мм), с примесью мелкой (от 1.5 до 11 мм). Количество дрейссены было до 43–44 экз. В сопутствующие элементы входили камни с биссусом (размером от 4 до 11 мм), другие моллюски (*Viviparus*, *Valvata*, *Bithynia*, *Sphaerium*, *Pisidium*), *Gmelinoides fasciatus* (от единичных до 23 экз.), виды хирономид, которые обычно встречаются в сообществах дрейссены. Это позволяет предположить, что эти рыбы питались на участках расположения дрейссены в друзах. Некоторые более молодые рыбы, потребляющие мелкую дрейссену, вероятно, также питались в конгрегациях крупной дрейссены, так как в их кишечниках присутствовали бентосные хирономиды – *Dicrotendipes nervosus*, *Cryptochironomus* gr. *defectus*, *Procladius* sp., бокоплав *Gmelinoides fasciatus*, диатомовый оливковый ил с нитчатками, мелкие камушки и песок. Как известно, дрейссена питается диатомовыми водорослями и в ее агрегациях при накоплении фекалий и псевдофекалий наблюдается присутствие наилка оливкового цвета. Другие рыбы питались явно на мелководье, так как в их кишечниках помимо мелкой дрейссены, в качестве сопутствующих элементов, обнаруживались макрофитный детрит, обрывки мха, зеленых элодеи, рдеста и фитофильные хирономиды *Endochironomus impar* (минирует макрофиты), *E. albipennis*, *Gyptotendipes gripecoveni*, *Cricotopus sylvestris*. У одной рыбы был довольно крупный паук *Argyroneta aquatica*.

Из выборки нерестующей на залитой пойме плотвы, выловленной в середине мая, дрейссена в кишечниках была обнаружена только у 10% рыб. У одной из них присутствовала молодь – 48 экз. с размерами от 1–2 до 15 мм. У большинства желудки были пустые (80%). Остальные на залитой пойме могли найти только макрофитный детрит и наземных жуков – стафилинид, навозничков, долгоносиков, усачей несколько видов жужелиц, из водяных – *Acilius canaliculatus*, *Ilybius fuliginosus*, мелких (6 мм) пестрых плавунцов – *Hygrotus* sp., которыми рыба питалась весьма интенсивно. Конечно, никакой дрейссены здесь быть не может.

Несомненно, дрейссена мелких размеров, обнаруженная в кишечниках плотвы весной является молодью прошлого года, пережившей зиму.

Из летних проб сеголетки, вероятно, уже этого года обнаружены у 35% выборки плотвы. При этом даже у более крупных рыб, которые питались в конгрегациях крупной дрейссены, наряду с переваренной массой, содержащей много биссуса, фракция мелких моллюсков (1–3мм) была преобладающей – от 68 до 225 экз. Большинство рыб питалось планктоном (*Bosmina coregoni*, *B. longirostris*, *Daphnia*, *Chydorus sphaericus*, *Bythotrephes*, *Macrocyclus*, *Eucyclops*, *Acanthocyclops*). Конечно, в такой массе перемолотых организмов велигеров рассмотреть невозможно, но в некоторых кишечниках встречались очень мелкие сеголетки.

Таким образом, из этого примера можно предположить, что на мелководьях при сработке уровня водохранилища зимой вымирает не вся молодь, вопреки укоренившимся представлениям. Рыба ее все-таки в апреле где-то находит.

Список литературы

- Болотов С.Э., Цветков А.И., Крылов А.В. Гидроэкологическое районирование и гидробиологический режим устьевой области малого притока Рыбинского водохранилища // Бассейн Волги в XXI-м веке: структура и функционирование экосистем водохранилищ. Сборник материалов докл. Всеросс. конф. Ин-т биологии внутр. вод им. И.Д. Папанина РАН, Борок, 2012. Ижевск: Издатель Пермиков С.А., 2012. С. 22–26.
- Жгарева Н.Н. Видовое богатство значимых таксономических групп макробеспозвоночных в зарослях макрофитов водоемов и водотоков // Экология и морфология беспозвоночных континентальных вод. Махачкала: Изд-во «Наука ДНЦ», 2010. С. 142–149.
- Жгарева Н.Н. Макробеспозвоночные зарослей макрофитов в устьевой области малого

- притока равнинного водохранилища // Бассейн Волги в XXI-м веке: структура и функционирование экосистем водохранилищ. Сборник материалов докладов участников Всероссийской конф. Ин-т биологии внутр. вод им. И.Д. Папанина РАН, Борок, 22-26 октября 2012 г. Ижевск: Издатель Пермьяков С.А., 2012. С. 81–83.
- Лазарева В.И., Жданова С.М.* Велигеры дрейссены в планктоне Рыбинского водохранилища: распределение и значение в сообществе // Дрейссениды: эволюция, систематика, экология. Лекции и материалы докл. I-й Межд. школы-конф. ИБВВ РАН им. И.Д. Папанина. ООО «Ярославский печатный двор», 2008. С. 86–90.
- Лазарева В.И., Минеева Н.М., Жданова С.М.* Пространственное распределение планктона в водохранилищах Верхней и Средней Волги в годы с различными термическими условиями // Поволжский экологический журнал. 2012. № 4. С. 394–407.
- Перова С.Н.* Дрейссениды в составе макрозообентоса устьевой области притоков Рыбинского водохранилища (наст. сб.).
- Протасов А.А.* Из опыта исследований популяций и сообществ дрейссены // Дрейссениды: эволюция, систематика, экология. Лекции и материалы докл. I-й Межд. школы-конф. ИБВВ РАН им. И.Д. Папанина. ООО «Ярославский печатный двор», 2008. С. 9–23.
- Соколова Е.А.* Сезонная и многолетняя динамика численности велигеров дрейссены в Рыбинском водохранилище // Дрейссениды: эволюция, систематика, экология. Лекции и материалы докл. I-й Межд. школы-конф. ИБВВ РАН им. И.Д. Папанина. ООО «Ярославский печатный двор», 2008. С. 136–139.
- Соколова Е.А.* Влияние аномально высокой температуры на зоопланктон Рыбинского водохранилища // Бассейн Волги в XXI-м веке: структура и функционирование экосистем водохранилищ. Сборник материалов докл. Всеросс. конф. Ин-т биологии внутр. вод им. И.Д. Папанина РАН, Борок, 2012. Ижевск: Издатель Пермьяков С.А., 2012. С. 274–276.
- Сон М.О.* Проблема потери информации при исследовании биоразнообразия водных экосистем // Биоразнообразие и роль животных в экосистемах: Мат. IV Международной научной конф. Днепрпетровск: Изд-во ДНУ, 2007. С. 111–113.
- Столбунова В.Н.* Личинки дрейссены как компонент зоопланктона водоемов бассейна Верхней Волги // Дрейссениды: эволюция, систематика, экология. Лекции и материалы докл. I-й Межд. школы-конф. ИБВВ РАН им. И.Д. Папанина. ООО «Ярославский печатный двор», 2008. С. 142–146.
- Щербина Г.Х.* Современное распространение, структура и средообразующая роль дрейссенид в водоемах северо-запада России и значение моллюсков в питании рыб-бентофагов // Дрейссениды: эволюция, систематика, экология. Лекции и материалы докл. I-й Межд. школы-конф. ИБВВ РАН им. И.Д. Папанина. ООО «Ярославский печатный двор», 2008. С. 23–43.

РОЛЬ ДРЕЙССЕНЫ (*DREISSENA POLYMORPHA* Pallas) В ФУНКЦИОНИРОВАНИИ НАРОЧАНСКИХ ОЗЕР (обзор)

Т. В. Жукова

Учебно-научный центр «Нарочанская биологическая станция им. Г.Г. Винберга», БГУ 222395, п. Нарочь, Мядельского района Минской области, ул. Набережная, 8, Беларусь
tvzhukova@tut.by

Вселение дрейссены вызывает сложные и разнообразные перестройки в структуре и функционировании озерных экосистем. Влияние дрейссены, прежде всего, связано с ее способностью к формированию чрезвычайно плотных популяций, мощным потенциалом размножения и фильтрационным типом питания. Дрейссена оказывает заметное влияние на режим биогенных элементов за счет аккумуляции части запаса азота и фосфора в биомассе и тем самым выведении его из круговорота на значительное время (жизненный цикл плюс разложение мягких тканей и раковин отмерших моллюсков). Не менее важными для круговорота веществ в озерной экосистеме является фильтрационная активность моллюсков, их вклад в деструкцию органического вещества, экскреция биодоступных форм биогенных элементов в процессе метаболизма, а также субстратообразующая роль для развития перифитона и влияние дрейссены на ранний седиментогенез.

В Нарочанские озера вселение двустворчатого моллюска *Dreissena polymorpha* Pallas произошло в середине 80-х гг. прошлого столетия. Первые оценки плотности популяции дрейссены проведены А.Ю. Каратаевым и Л.Е. Бурлаковой. В оз. Нарочь в 1990 г. средние по водоему плотность и биомасса дрейссены составляли лишь 7.4 ± 3.0 экз./м² и 1.5 ± 0.6 г/м². Однако в дальнейшем произошел «взрывообразный» рост популяции, и уже к 1993 г. плотность моллюска возросла в 103 раза, а биомасса в 68 раз, составив соответственно 763 ± 149 экз./м² и 99 ± 30 г/м² (Burlakova et al., 2006). В последующем биомасса дрейссены была относительно стабильной вплоть до 2002 г. (оценки 2002 г. касались лишь литорального пояса до глубины 2 м и сравнивались с аналогичными данными за 1990–1997 гг.). В 2005 г., по данным съемки в мае и октябре, средневзвешенные плотность и биомасса дрейссены в озере оказались равны 1508 ± 221 экз./м² и 158.4 ± 17.9 г/м² ($n = 177$) соответственно, т.е. примерно в два раза превышали таковые в 1993 году (Мастичкий и др., 2006), но по плотности были близки к данным 1995 г. (Burlakova et al., (рис. 1)).

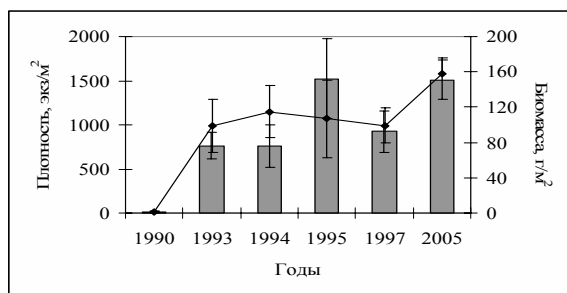


Рис. 1. Динамика плотности и биомассы *Dreissena polymorpha* в оз. Нарочь (по: Burlakova et al., 2006; Мастичкий и др., 2006).

В оз. Мясро в 1993 году плотность дрейссены в среднем по озеру составляла 747 ± 300 экз./м², а биомасса — 402 ± 187 г/м², в 1995 г. соответственно 645 ± 147 экз./м² и 288 ± 118 г/м². В оз. Баторино эти показатели были равны 227 ± 54 экз./м² и 79 ± 13 г/м² в 1993 г. и 262 ± 88 экз./м² и 100 ± 36 г/м² в 1995 г. (Burlakova et al., 2006). Вклад дрейссены в структуру малакологического комплекса очень высок и по данным съемки 2005 г. в оз. Нарочь составлял $64.6 \pm 3.3\%$ общей плотности и $74.8 \pm 3.8\%$ общей биомассы в мае и, соответственно, $52.6 \pm 4.0\%$ и $6.6 \pm 4.5\%$ в октябре (Мастичкий и др., 2006).

Для оценки влияния дрейссены на круговорот взвешенных, органических и биогенных веществ были получены эмпирические зависимости скоростей фильтрации взвеси, потребления кислорода и экскреции биогенных элементов в зависимости от линейных размеров и массы животных (Жукова, 1999). При температуре 20°C зависимость скорости фильтрации (Y , мл/ч) от массы моллюсков (x , г сырого вещества) описывается уравнением:

$$Y = 79.25 x^{0.66} (n = 18, R^2 = 0.87).$$

Аналогичное уравнение связи между скоростью потребления кислорода (Y , мг O_2 /ч) и массой животных имеет вид:

$$Y = 0.056 \times 0.66 (n = 33, R^2 = 0.95),$$

а скорости экскреции фосфатов и аммонийного азота (Y , мкг P/ч и мкг N/ч) соответственно:

$$Y = 0.182 \times 0.545 (n = 15, R^2 = 0.87)$$

$$Y = 1.925 \times 0.557 (n = 17, R^2 = 0.79).$$

Доля сухой массы моллюсков составляет $45.8 \pm 2.7\%$ от сырой, а содержание в сухом веществе общего фосфора и общего азота равно соответственно $0.073 \pm 0.025\%$ и $0.48 \pm 12\%$.

Оценка возможного влияния дрейссены на круговорот азота и фосфора сделана на основе вышеизложенных закономерностей и следующих предпосылок. В период стабилизации популяции (середина 90-х годов) средневзвешенная для водоема плотность моллюсков в озерах Нарочь, Мястро и Баторино составляла соответственно 1521 ± 451 , 645 ± 147 и 262 ± 88 экз./м², а биомасса – 107.3 ± 43.9 , 288.0 ± 117.5 и 100.1 ± 36.6 г/м² (Бурлакова, 1998). Скорость седиментации взвеси в разные сезоны оценена для пелагической зоны озер с помощью седиментационных ловушек (Остапеня, 1988). В расчетах использованы также материалы многолетних наблюдений за уровнем аэробной деструкции планктона и концентрацией общего азота и фосфора в воде озер. Материалы по оценке скоростей круговорота биогенных, органических и взвешенных веществ за счет популяции дрейссены приведены в таблице 1.

Таблица 1. Вклад дрейссены в режим биогенных, органических и взвешенных веществ

Параметр	Нарочь	Мястро	Баторино
Запас азота в воде, т*	591.8	79.1	29.6
Азот в биомассе, т	18.78	8.29	1.39
доля от запаса, процент	3.2	10.5	4.7
Запас фосфора в воде, т*	18.47	3.43	1.48
Фосфор в биомассе, т	2.86	1.26	0.21
доля от запаса, процент	15.5	36.8	14.3
Экскреция аммония, г N/м ² ·сезон	2.94	3.46	1.29
Нагрузка с водосбора, г N/м ² ·год	9.5	11.2	12.3
Экскреция фосфатов, г P/м ² ·сезон	0.285	0.330	0.123
Нагрузка с водосбора, г P/м ² ·год	0.03–0.08	0.10–0.30	0.22–0.76
Аэробная деструкция планктона, г O_2 /м ² ·сут	1.69	1.73	1.68
Потребление кислорода дрейссеной, г O_2 /м ² ·сут	0.36	0.51	0.19
доля от аэробной деструкции планктона, процент	21.0	29.5	11.1
Скорость седиментации взвеси, г/м ² ·сут	0.22–0.33	1.02–1.62	4.40–5.08
Скорость осаждения взвеси дрейссеной, г/м ² ·сут	0.79	3.11	2.87
Оборачиваемость взвеси, сезон ⁻¹	10	24	16

Примечание. * – в период, предшествовавший заселению дрейссеной (1978–1990 гг.).

Как показали расчеты, вселение дрейссены должно было оказать существенное влияние на круговорот взвешенных, органических и биогенных веществ в озерах. При этом процессы бентификации должны быть наиболее выражены в оз. Мястро. Здесь в биомассе дрейссены аккумулировалось 10.5% азота и 37% фосфора от его запаса в воде в 1978–1990 гг. против соответственно 3–5% и 14–16% в озерах Баторино и Нарочь. Экскреция аммонийного азота и фосфатов, т.е. биологически доступных биогенных элементов, способных включаться в биотический круговорот, по нашим оценкам во всех озерах довольно высока и сопоставима с годовой внешней биогенной нагрузкой. Потребление кислорода дрейссеной эквивалентно 10–30% аэробной деструкции планктона, т.е. также довольно значимо. Для всех озер оказались сопоставимы и скорости осаждения взвеси популяцией дрейссены и

гравиметрической седиментации сестона. Однако скорость осаждения взвеси дрейссеной наиболее интенсивна в оз. Мястро, обеспечивая здесь оборачиваемость запаса взвешенных веществ 24 сезон⁻¹, против 10 и 16 сезон⁻¹ в озерах Нарочь и Баторино. Следует отметить, что все приведенные расчеты проведены для каждого из трех озер в целом.

Для озера Нарочь существуют оценка скорости седиментации взвеси в пелагической зоне и осаждения взвеси дрейссеной в литоральном поясе (Деренговская и др., 2002). Как следует из расчетов, приведенных в таблице 2, интенсивность круговорота взвешенных веществ в литоральной зоне за счет фильтрационной активности дрейссены существенно выше, чем седиментация сестона в пелагиале (оборачиваемость взвеси соответственно 73 и 10 сезон⁻¹).

Таблица 2. Вклад дрейссены в режим взвешенных веществ в оз. Нарочь

Параметр	Литораль	Пелагиаль
Зона глубин, м	0–8	9–24
Средняя глубина, м	4.0	16.5
Площадь, 10 ⁶ , м ²	36.20	44.72
Концентрация взвеси, г/м ³	0.61±0.33	0.87±0.29
Концентрация взвеси, г/м ²	2.44	14.36
Скорость седиментации, г/м ² .сут		0.75±0.42
Скорость осаждения дрейссеной, г/м ² .сут	0.98±0.26	
Потери за сутки, %	40.2	5.2
Оборачиваемость взвеси, сезон ⁻¹	73	10

Кроме рассмотренных выше аспектов, обусловленных фильтрационным типом питания дрейссены, следует указать на тот факт, что за счет раковин моллюска создаются значительные дополнительные твердые поверхности, пригодные для развития перифитона. С использованием данных о плотности популяции дрейссены и ее размерно-возрастном составе, а также эмпирической зависимости между длиной раковины моллюска и площадью ее поверхности ($S = 0.017 \cdot L^{1.942}$, $n = 87$, $R^2 = 0.978$), установлено, что при средневзвешенной плотности около 1510 экз./м² в оз. Нарочь за счет раковин дрейссены формируется 8.36 км² дополнительной твердой поверхности (около 11% от площади зеркала водоема). В августе 2006 г. запас перифитона на этой дополнительной поверхности составил 104 т сухого органического вещества, что соответствует 14% от запаса обрастаний, сформированного в августе 1981 г. (до вселения дрейссены) на *Chara* spp. – основном твердом субстрате в озере (Mastitsky, Makarevich, 2007; Макаревич и др., 2007; Макаревич, Мاستицкий, 2008). Величина валовой первичной продукции перифитона на раковинах дрейссены составляет около 2.5 т органического вещества за сутки, что равно примерно 2% общей валовой первичной продукции, создаваемой в озере планктоном, макрофитами, перифитоном на макрофитах и микрофитобентосом. (Макаревич и др., 2011). При этом принципиальных различий в составе и структурно-функциональной организации сообществ биообрастаний дрейссены и сообществ перифитона, развивающегося на макрофитах и других твердых субстратах не отмечено. Основная роль в определении биоразнообразия обрастаний дрейссены принадлежит водорослям (обнаружено 155 видов из 7 отделов). Основу видового богатства составляют диатомовые водоросли (42% от общего числа видов), зеленые (35%) и синезеленые (17%) (Makarevich et al., 2008).

В лабораторных опытах проведена сравнительная оценка бактериальной деструкции седиментов, образованных мелкодисперсной взвесью и осажденных дрейссеной. Для этого баллоны объемом 10 л заполнялись водой из высокоэвтрофного озера. В контроле происходило гравиметрическое осаждение взвеси, в опыте в сосуд помещали моллюсков. Через сутки надосадочную воду декантировали, животных удаляли и заполняли баллоны с осажденной взвесью фильтрованной озерной водой. Трансформацию седиментов оценивали в последующие 6 суток при регулярном перемешивании седиментов по общему количеству

взвеси, продукционно-деструкционным параметрам и удельному содержанию во взвеси органического углерода, общего фосфора и общего азота. Одновременно контролировали общее содержание бактерий в сосудах с подразделением на свободных и ассоциированных с частицами (Жукова и др., 2004).

Общее содержание взвеси в контрольном и опытном сосудах в течение экспозиции менялась незначительно (соответственно 13.65 ± 0.74 и 13.73 ± 1.64 мг/л). Близкими оказались и показатели потребления седиментами кислорода (соответственно 0.50 ± 0.04 и 0.50 ± 0.06 мг O_2 /л·сут). В то же время фотосинтетическая активность седиментов, осажженных моллюсками, была существенно ниже, чем в контроле (0.64 ± 0.09 против 0.89 ± 0.16 мг O_2 /л·сут), что обусловлено частичной инактивацией и ассимиляцией водорослей моллюсками. Осажденная моллюсками взвесь, состоящая из фекалий и псевдофекалий, заметно обеднена органическим углеродом (10.6% в расчете на сухое вещество против 24.8% в контроле), азотом (соответственно 1.15 и 2.90%) и фосфором (соответственно 0.17 и 0.25%). Однако в дальнейшем

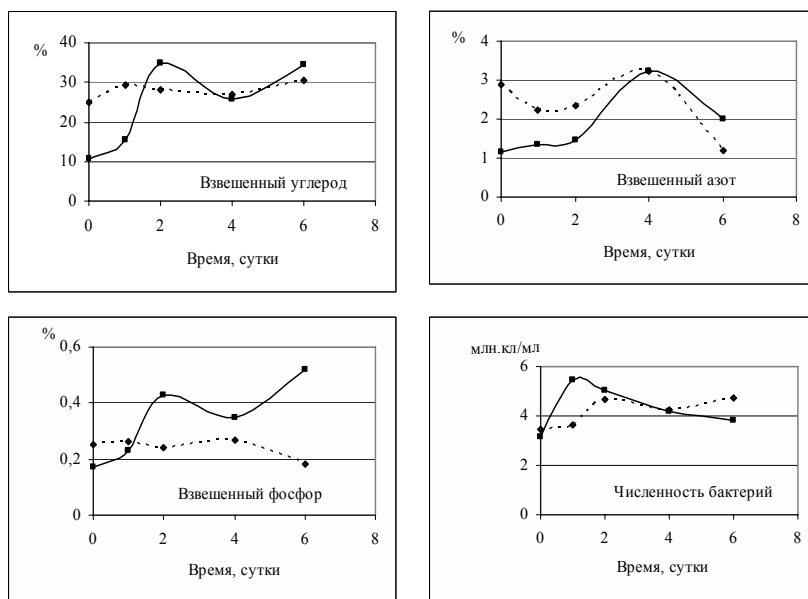


Рис. 2. Динамика взвешенного углерода, азота и фосфора, а также численности бактерий в опыте по трансформации взвеси (пунктирная линия – контрольный сосуд, сплошная – опытный) (по: Жукова и др., 2004).

осажденная моллюсками взвесь быстро обогащалась органическими и биогенными веществами (рис. 2). Весовое отношение взвешенных форм C/N и в контрольном и опытном сосудах в течение опыта изменялось от 8 до 26. В то же время весовые отношения C/P и N/P заметно различались, составляя в контроле соответственно 99–17 и 6.7–12.0, а в опыте – 62–81 и 3.4–9.3, т.е. осажженная моллюсками взвесь в процессе трансформации в большей степени обогащалась биогенными элементами по сравнению с седиментами, полученными в результате гравитационного осаждения.

Причины наблюдаемых различий в трансформации двух типов седиментов, вероятно, обусловлены различной активностью микроорганизмов, участвующих в деструкционных процессах. Можно предположить, что взвесь в виде фекалий и псевдофекалий, обогащенных слизистыми выделениями моллюсков, является хорошим субстратом для развития бактерий. Действительно, при близкой исходной численности бактерий (3.48 и 3.14 млн. кл/мл) общее их количество в опытном сосуде в первые сутки возросло до 5.46 млн. кл/мл против 3.65 млн. кл/мл в контроле (максимальный относительный прирост численности в первые двое суток составил соответственно 75 и 33%). При этом максимум неагрегированных форм (отдельных клеток) отмечен на вторые сутки, а агрегированных – на первые. Доля бактерий, ассоциированных с частицами, и в контроле и в опыте колебалась от 51 до 78% общего их количества.

Таким образом, влияние дрейссены на ранний седиментогенез заключается в следующем. Осажденная дрейссеной взвесь заметно обеднена органическим веществом и биогенными элементами, по сравнению с взвесью, поступающей на дно в результате седиментации. В то же время осажженная дрейссеной взвесь более активно заселяется

микрофлорой, что увеличивает ее трофическую ценность и интенсифицирует круговорот веществ и потоки энергии в придонном слое (Жукова и др., 2004).

Список литературы

- Бурлакова Л.Е. Экология *Dreissena polymorpha* (Pallas) и ее роль в структуре и функционировании водных экосистем: Автореф. дис ... канд. биол. наук. Минск, Институт зоологии НАН Беларуси. 1998. 18 с.
- Деренговская Р.А., Жукова Т.В., Макаревич О.А., Остапеня А.П. Седиментация взвешенных веществ в пелагической и литоральной зонах мезотрофного водоема, заселенного дрейссеной // Тез. докл. Всероссийской конф. с участием специалистов из стран ближнего и дальнего зарубежья «Актуальные проблемы водохранилищ», 29 октября – 3 ноября 2002 г., Борок. Ярославль, 2002. С. 85–86.
- Жукова Т.В. Некоторые эколого-физиологические параметры дрейссены Нарочанских озер // Итоги и перспективы гидроэкологических исследований: Материалы Междунар. конф. по водным экосистемам. Минск, 1999. С. 67–72.
- Жукова Т.В., Остапеня А.П., Никитина Л.В. Особенности трансформации взвеси, осажженной *Dreissena polymorpha* // Стратегия развития аквакультуры в условиях XXI века. Мат. Междунар. науч-практ. конф. 23–27 августа, г. Минск. Минск, 2004. С. 180–183.
- Макаревич Т.А., Маслицкий С.Э. Обилие перифитона на раковинах моллюска *Dreissena polymorpha* Pallas в оз. Нарочь // Вопросы рыбного хозяйства: Сб. науч. трудов, 2008. Вып. 24. С. 303–305.
- Макаревич Т.А., Маслицкий С.Э., Савич И.В. Перифитон на раковинах чужеродного моллюска *Dreissena polymorpha* Pallas: продукционные характеристики, вклад в бентификацию реципиентной экосистемы // Водоросли: таксономия, экология, использование в мониторинге. Екатеринбург: УрО РАН, 2011. С. 181–186.
- Макаревич Т.А., Маслицкий С.Э., Савич И.В. Перифитон на раковинах вида-вселенца *Dreissena polymorpha* Pallas // Озерные экосистемы: биологические процессы, антропогенная трансформация, качество воды: Мат. III Междунар. Науч. конф., 17–22 сент. 2007 г., Минск–Нарочь / Белорусский государственный университет. *Dreissena polymorpha* Pallas Минск: Изд. Центр. БГУ, 2007. С. 26–27.
- Маслицкий С.Э., Верес Ю.К., Наярович О.А., Кондобаров С.Ю. Роль дрейссены (*Dreissena polymorpha*) в структуре малакологического комплекса озера Нарочь // Материалы 6-ой Международ. науч. конф. «Сахаровские чтения 2006 года: экологические проблемы XXI века», 18 – 19 мая 2006 г., Минск, Республика Беларусь. Мн.: МГЭУ им. А.Д. Сахарова. Ч. 1. 2006. С. 322–324.
- Остапеня А.П. Сестон и детрит как структурные и функциональные компоненты водных экосистем: Автореф. дис... докт. биол. наук. Киев, Институт гидробиологии АН УССР, 1988. 42 с.
- Burlakova L.E., Karatayev A.Y., Padilla D.K. Changes in the distribution and abundance of *Dreissena polymorpha* within lakes through time // Hydrobiologia. 2006. 571. P. 133–146.
- Mastitsky, S.E. Makarevich T.A. The zebra mussel shells as a substrate for periphyton // Abstracts of the 15th International Conference on Aquatic Invasive Species. Nijmegen, The Netherlands, 23–27 September 2007, Thieme Print4U. Nijmegen, 2007. P. 121.
- Makarevich T.A., Mastitsky S.E., Savich I.V. Phytoperiphyton on the shells of *Dreissena polymorpha* (Pallas) in Lake Naroch // Aquatic Invasions. 2008. Vol. 3, I. 3. P. 283–295.

НЕОБХОДИМОСТЬ УЧЕТА СТЕПЕНИ КОРРОЗИИ РАКОВИНЫ ПРИ МОРФОМЕТРИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЯХ ДВУСТВОРЧАТЫХ МОЛЛЮСКОВ

А. А. Зотин

Институт биологии развития им. Н.К. Кольцова РАН,
119334 Москва, ул. Вавилова 26
aazotin@mail.ru

Морфометрические промеры раковин играют важную роль в сравнительных межпопуляционных и межвидовых исследованиях двустворчатых моллюсков (Алимов, 1981; Зюганов и др., 1993; Зотин, Озернюк, 2004, 2005; Зотин, 2009; Павлова, 2010).

В таких работах принято использовать уравнение аллометрического роста, имеющее вид:

$$H = a L^k, \quad (1)$$

где H и L – различные промеры одной и той же раковины; a и k – аллометрические коэффициенты, используемые при сравнении популяций.

В ряде случаев из-за повреждения створок получаемые значения аллометрических коэффициентов оказываются искажены, что в свою очередь приводит к неверной трактовке полученных результатов. Наиболее часто повреждение раковины связано с коррозией примакушечной зоны. Для некоторых видов, к которым, в частности, относятся пресноводные двустворчатые моллюски семейства Margaritiferidae, невозможно найти экземпляры, макушка которых не была бы корродированна. В данной работе предлагается способ оценки степени коррозии на примере пресноводного двустворчатого моллюска *Margaritifera margaritifera*.

Материалы и методы

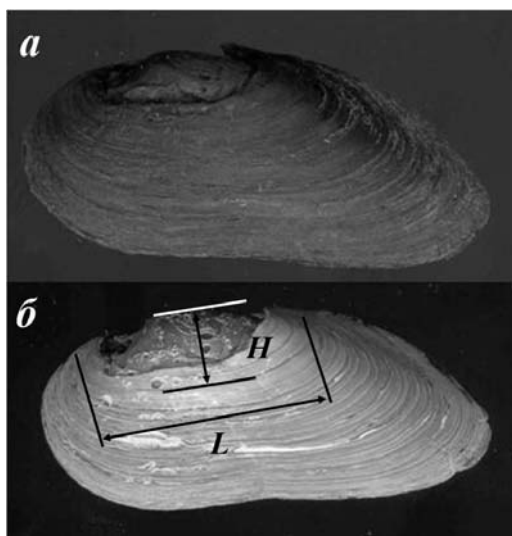


Рис. 1. *а* – интактная раковина *M. margaritifera*; *б* – та же раковина после кипячения в 1 М растворе КОН; показана схема измерения размеров колец. H – высота кольца; L – его длина.

Створки погибших и вынесенных на берег в результате весеннего половодья раковин обыкновенной жемчужницы *Margaritifera margaritifera* L. собирали в августе 2012 г. на правом берегу р. Варзуга (Терский р-н Мурманской обл.) сразу после впадения в нее р. Пана.

Верхний конхиолиновый слой удаляли путем кипячения створок в 1 М растворе КОН в течение 10 мин. В результате годовые кольца роста, образованные средним призматическим слоем, становятся отчетливо видны (рис. 1). Изображения раковин получали путем их сканирования на сканере HP ScanJet 5400c (Китай). Длину и высоту каждого неповрежденного годового кольца измеряли с использованием программы Excel с точностью 0.1 мм. Схема промеров приведена на рис. 1б.

Для анализа данных использовали уравнения, приведенные в разделе РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ. Аппроксимацию данных линейными уравнениями проводили методами регрессионного анализа (Зотин, 2000). Сглаживание рядов данных, вычисление скоростей изменения длины и высоты

раковины, аппроксимацию данных нелинейными уравнениями проводили с помощью программы Matlab (версия 7.3.0.267, разработана компанией The MathWorks, Inc, США).

Результаты и обсуждение

Примакушечные зоны всех исследованных раковин в той или иной степени корродированны. В области коррозии конхиолиновый и призматический слои растворены. Остается только перламутровый слой. Кроме того, часть перламутрового слоя в районе

макушки также исчезает, в результате чего высота раковины уменьшается. Размер этого уменьшения (H_0) мы выбрали в качестве количественного критерия индивидуальной степени коррозии раковины.

Расчеты коэффициентов аллометрической зависимости высоты годовых колец от их длины, проведенные для каждого моллюска непосредственно по формуле (1), показывают большую вариабельность степенных коэффициентов k (табл. 1).

Таблица 1. Коэффициенты уравнений (1), (2) и (3) для отдельных моллюсков *M. margaritifera*

№	L_{ss} , мм	n	По уравнению (1)		По уравнению (2)			По уравнению (3)	
			k	a , мм ^(1-k)	k	a , мм ^(1-k)	H_0 , мм	a , мм ^{-0.1}	H_0 , мм
Слабая степень коррозии									
1	98.9	36	1.11±0.02	0.27	1.12±0.437	0.324±0.673	4.7±9.5	0.281±0.004	0.2±0.5
2	75.3	20	1.12±0.03	0.28	1.05±0.173	0.435±0.348	2.9±3.3	0.299±0.007	0.4±0.6
3	43.7	9	1.18±0.03	0.27	0.96±0.24	0.685±0.725	3±4.2	0.373±0.008	0.9±0.3
4	95.7	30	1.17±0.03	0.20	1.22±0.284	0.188±0.256	1.8±5.4	0.27±0.006	1.4±0.6
5	98.9	34	1.16±0.01	0.22	1.06±0.21	0.393±0.411	4.4±5.6	0.295±0.004	1.4±0.5
6	108.4	29	1.18±0.03	0.21	1.02±0.285	0.58±0.794	9.6±7.8	0.297±0.005	1.7±0.6
Средняя степень коррозии									
7	58.1	11	1.45±0.03	0.08	1.08±0.0774	0.391±0.136	4.5±1.3	0.346±0.004	3.9±0.2
8	94.6	33	1.31±0.03	0.11	1.11±0.216	0.312±0.326	5.4±4.7	0.298±0.005	3.9±0.6
9	73.7	19	1.36±0.03	0.10	0.983±0.103	0.64±0.312	8.5±2.6	0.326±0.005	4.2±0.4
10	76.8	33	1.4±0.03	0.08	1.34±0.621	0.143±0.397	6.3±9.6	0.334±0.004	5.1±0.4
11	83.6	33	1.39±0.03	0.07	1.06±0.424	0.382±0.803	6.4±10.8	0.298±0.004	5.1±0.5
12	98.7	38	1.39±0.02	0.08	1.14±0.278	0.315±0.411	9.5±6.1	0.304±0.003	5.8±0.5
Сильная степень коррозии									
13	73.7	18	1.6±0.05	0.04	1.18±0.206	0.251±0.239	6.5±3.6	0.333±0.006	6.7±0.5
14	84.2	28	1.55±0.04	0.04	1.02±0.0829	0.551±0.221	10.2±2.2	0.338±0.004	6.9±0.4
15	98.6	44	1.54±0.02	0.03	1.13±0.248	0.263±0.312	7.9±4.7	0.288±0.002	7.4±0.3
16	97.5	38	1.53±0.03	0.04	1.17±0.307	0.266±0.386	9.1±6.3	0.319±0.003	7.9±0.4
17	90.7	8	1.57±0.06	0.04	1.09±0.512	0.366±0.939	9.3±14.4	0.342±0.012	8.8±1.2

Примечание. L_s – длина раковины; n – число измеренных годовых колец.

Мы предполагаем, что подобная вариабельность связана с варьированием степени коррозии у разных особей. Таким образом, при расчетах коэффициентов необходимо сделать поправку, увеличив измеренную высоту кольца на степень коррозии. В результате уравнение (1) модифицируется для каждой раковины:

$$H = a L^k - H_0, \quad (2)$$

где H и L – измеренные высота и длина годовых колец соответственно.

Расчет коэффициентов по уравнению (2) дает достаточно точные оценки только для k , тогда как ошибка определения коэффициентов a и H_0 очень велика и часто превышает 100% (табл. 1).

Более точные оценки H_0 можно получить, если зафиксировать значение k и считать его постоянным как в течение онтогенеза одной особи, так и для всех особей популяции.

Можно, например, считать k равным среднему значению этого коэффициента, полученному при аппроксимации уравнением (2), – 1.1±0.02. Мы также проводили оценку коэффициента k еще двумя способами, основанными на модификации уравнения (1).

Первый способ основан на том, что длина (L_i) и высота (H_i) какого-либо годового кольца считается точно определенной. Тогда оценить коэффициент k можно по уравнению:

$$H = a(L^k - L_i^k) + H_i. \quad (3)$$

Во втором способе используется дифференциальная форма уравнения (1):

$$dH/(H+H_0) = k dL/L,$$

где dH и dL – скорости изменения параметров H и L .

Скорости dH и dL были рассчитаны с помощью программы Matlab после сглаживания данных кубическими сплайнами.

Последнее из приведенных уравнений предпочтительно, так как оно преобразуется к линейному виду, поддающемуся исследованию методом регрессионного анализа:

$$H = cX - H_0, \quad (4)$$

где $c = 1/k$; $X = LdH/dL$.

Расчеты по уравнениям (3) и (4) дают приблизительно ту же величину коэффициента $k = 1.1$, которую мы будем считать постоянной для всех моллюсков. В результате уточненные значения степени коррозии раковины (H_0) можно получить, используя линейный вариант уравнения (2):

$$H = a L^{1.1} - H_0 \quad (5)$$

Результаты расчетов приведены в таблице 1.

По степени коррозии исследованные раковины можно условно разделить на 3 группы:

1. Слабая степень – H_0 не превышает 2 мм.
2. Средняя степень – со значениями H_0 от 4 до 6 мм.
3. Сильная степень – H_0 более 6.5 мм.

Причины различий степени коррозии не совсем ясны. Сопоставление H_0 с размерами раковин приводит к выводу, что в данном случае возрастной фактор не является определяющим. Скорее всего, целостность раковины зависит от химического состава воды, в которой находился моллюск на протяжении его жизни.

В районе сбора раковин сливаются две реки, одна из которых (р. Пана) имеет преимущественно озерный водосбор, тогда как р. Варзуга питается в основном за счет болот. Таким образом, весьма вероятно, что слабая или сильная степень коррозии определяется принадлежностью раковин к популяциям разных рек, а средняя степень, возможно, характерна для моллюсков, обитающих в зоне, где вода этих двух рек смешивается. Окончательное решение этого вопроса требует дальнейших исследований.

Работа осуществлена при финансовой поддержке РФФИ (грант № 12-04-00397-а) и Президиума РАН (программы "Живая природа: современное состояние и проблемы развития" и "Организация научных экспедиций и содержание научных стационаров").

Список литературы

- Алимов А.Ф. Функциональная экология пресноводных двустворчатых моллюсков. Л.: Наука, 1981. 248 с.
- Зотин А.А. Закономерности роста и энергетического обмена в онтогенезе моллюсков: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М.: ИБР РАН, 2009. 30 с.
- Зотин А.А., Озернюк Н.Д. Особенности роста мидии обыкновенной *Mytilus edulis* Белого моря // Изв. РАН. Сер. биол. 2004. № 4. С. 1–6.
- Зотин А.А., Озернюк Н.Д. Особенности роста и дыхания беломорских мидий *Mytilus edulis* L. // Проблемы изучения, рационального использования и охраны ресурсов Белого моря. Материалы IX международной конференции 11–14 октября 2004 г., г. Петрозаводск, Карелия, Россия. Петрозаводск, 2005. С. 125–127.
- Зюганов В.В., Зотин А.А., Третьяков В.А. Жемчужницы и их связь с лососевыми рыбами. М.: ЦНИИТЭИлегпром, 1993. 134 с.
- Павлова В.В. Эколого-географическая изменчивость морфологических признаков *Dreissena polymorpha* и *Dreissena bugensis* Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Борок: ИБВВ РАН, 2010. 26 с.

ВЛИЯНИЕ РАСПРОСТРАНЕНИЯ МОЛЛЮСКОВ СЕМЕЙСТВА DREISSENIDAE НА ПРОДУКТИВНОСТЬ МАКРОЗООБЕНТОСА СРЕДНЕКАМСКИХ ВОДОХРАНИЛИЩ

А. М. Истомина

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

Среднекамские водохранилища (Камское и Воткинское) являются основными рыбохозяйственными водоемами Пермского края. Заполнение Камского водохранилища – самого северного в каскаде водоемов, созданных на реке Каме, произошло в 1954–1956 гг., Воткинского – в 1962–1964 гг.

Анализ многолетней динамики структуры макрозообентоса показал, что формирование бентофауны в среднекамских водохранилищах в целом соответствовало схеме, предложенной Ф.Д. Мордухай-Болтовским для водохранилищ Волги (Мордухай-Болтовской, 1962). Однако в отличие от большинства волжских водохранилищ, мотылевая стадия в первые годы существования Камского водохранилища отмечалась только на отдельных участках, а в Воткинском не наблюдалась вовсе. В период некоторой стабилизации донных сообществ (1970-е гг.) Камское водохранилище по величине биомассы бентофауны по шкале трофности, предложенной С.П. Китаевым (Китаев, 2007), оценивалось как мезотрофное. Продуктивность зообентоса Воткинского водохранилища была значительно выше и определялась массовым развитием олигохет, преимущественно представителей сем. Tubificidae, трофический статус водоема в этот период оценивался как эвтрофный (табл. 1).

Таблица 1. Многолетняя динамика летней биомассы (г/м²) зообентоса среднекамских водохранилищ

Период исследований	1955	1958-1961	1962-1967	1969-1979	1981-1987	2000-2004	2007-2009	2010-2012
Камское водохранилище (Камский плес)								
Общая биомасса	6.9	1.6	2.67	4.3	11.48	12.63	25.87	–
в т.ч. дрейссениды	–	–	–	–	–	6.31	8.37	–
Кормовая биомасса	6.9	1.6	2.67	3.96	1.57	2.14	3.9	–
в т.ч. "мягкий" бентос	5.6	1.38	1.53	2.68	1.37	1.71	3.05	–
Воткинское водохранилище								
Общая биомасса	–	–	16.59	12.17	4.03	85.19	288.22	49.31
в т.ч. дрейссениды	–	–	–	–	–	40.96	227.28	14.15
Кормовая биомасса	–	–	–	–	–	2.29	8.09	3.96
в т.ч. "мягкий" бентос	–	–	8.25	8.3	2.8	1.83	5.03	1.72

Примечание. Данные по Воткинскому водохранилищу за 1962–1984 гг. приводятся по: Алексевниной, Гореликовой, 1988; данные по Камскому водохранилищу за 1955–1987 гг. – по: Грандиловской-Дексбах (1961), Монакову (1963), Громову и др., 1970, 1975, Алексевниной, Губановой, 1983, Алексевниной, 1988; "–" – отсутствие данных

В 80-е гг. XX века в Камском водохранилище произошло значительное увеличение общей биомассы макрозообентоса за счет развития крупных моллюсков, главным образом *Dreissena polymorpha* Pallas и *Viviparus viviparus*. Одновременно с этим, вместо прогнозируемого повышения кормности водоемов произошло значительное снижение биомассы «мягкого» бентоса, главным образом, за счет олигохет, что позволило нам в период 1980–90-х гг. считать их олиготрофными (Алексевнина, Каган, 2004, Истомина, 2007). С 2000 г. в обоих водохранилищах наблюдаются довольно высокие общие биомассы

макрозообентоса благодаря развитию *Dreissena polymorpha*, на долю которой приходится более 50% всей биомассы (табл. 1).

В Камском водохранилище в период наших исследований (2001–2012 гг.) *D. polymorpha* в Камском плесе встречается на галечно-песчаных грунтах правобережного мелководья (глубины от 3.5 до 5.0 м) и русловой зоны верхнего района, но количество моллюсков невелико. Исключение составляет зона выклинивания подпора, где на глубинах от 3.5 до 6 м дрейссена образует массовые поселения, достигая в отдельные годы 10 тыс. экз./м², при биомассе 8200 г/м². Практически на всем протяжении центрального и приплотинного районов дрейссена отмечается единично. Биомасса кормового бентоса Камского плеса в период исследований составляла от 2.0 до 4.0 г/м², трофический статус его соответствовал водоемам олиготрофного и α-мезотрофного типа (табл. 1). Доля дрейссены в кормовой биомассе во все года невелика и варьирует от 7 до 15% в разных районах.

Что касается заливов Камского водохранилища, то дрейссена зарегистрирована во всех, за исключением Косьвинского, где она до сих пор так и не была обнаружена, по-видимому, из-за сильного загрязнения его шахтными водами.

В Иньвенском заливе дрейссена отмечена только в верховье в количестве нескольких экземпляров – биомасса ее здесь не превышает 0.5 г/м². В Обвинском заливе дрейссена единично отмечается на всем протяжении, но массовое развитие получает только в верховье, где биомасса ее в годы исследований варьирует от 20 до 60 г/м².

По уровню развития кормового бентоса Косьвинский залив является олиготрофным. Иньвенский и Обвинский заливы оцениваются как мезотрофные, на долю дрейссены в них приходится не более 7% кормовой биомассы.

Единственный участок на всем Камском водохранилище, где дрейссена получила широкое распространение – это Чусовской плес (Сылвенский и Чусовской заливы). Так, в средней части Чусовского залива наибольшая встречаемость моллюска в 2012 г. зафиксирована в мелководной зоне, где плотность поселений *D. polymorpha* достигает 1000 экз./м² при биомассе 9.33 г/м². В Сылвенском заливе изначально сложились благоприятные условия обитания для дрейссены, поскольку вода залива имеет высокую природную минерализацию (225–1000 мг/л) (Китаев, 2004). В 2010–2012 гг. здесь отмечались максимальные на всем водохранилище и плотность поселений дрейссены, и ее биомасса, в мелководной зоне достигающие 4 тыс. экз./м² и 280 г/м² (табл. 2).

Таблица 2. Зональное распределение осенней биомассы (г/м²) макрозообентоса в Чусовском плесе Камского водохранилища в 2001–2012 гг.

Заливы	Года	кормовой бентос						Всего бентоса
		Олиго-хеты	Дрей-ссена	Прочие моллюски	Хиро-номиды	Прочие	Всего	
Мелководная зона (глубины до 3 м)								
Чусов-ской	2001–2004	0.33	13.34	0.22	1.31	0.15	15.35	25.43
	2010–2012	0.32	5.61	0.77	0.83	0.58	8.11	14.17
Сыл-венский	2001–2004	1.21	67.63	–	1.49	0.03	70.36	261.85
	2010–2012	0.72	13.88	2.45	2.87	1.94	21.86	287.28
Глубоководная зона (глубины более 5 м)								
Чусов-ской	2001–2004	1.47	0.08	–	2.38	–	3.93	9.62
	2010–2012	0.71	1.83	0.05	0.82	0.02	3.43	81.57
Сыл-венский	2001–2004	1.66	1.43	–	4.78	0.01	7.88	84.19
	2010–2012	0.84	145.8	1.32	0.22	0.03	148.21	10.03

Дрейссениды играют значительную роль в кормовом бентосе обоих заливов, обеспечивая своим развитием более 60 и 80% биомассы организмов, используемых в пищу рыбами, в Чусовском и Сылвенском заливах, соответственно. По шкале трофности

Чусовской залив относится к мезотрофным водоемам (биомасса кормовых организмов в период исследований не превышает 4.5 г/м²), а Сылвенский – к эвтрофным, биомасса кормовых организмов в нем составляет от 40 до 150 г/м².

Воткинское водохранилище за весь период наших исследований характеризуется высокими общими биомассами макробентоса более 60 г/м² (табл. 1), однако трофический статус водоема в 2000–2003 гг. оценивался как олиготрофный, а в 2010–2012 гг. как α -мезотрофный. Отдельного внимания заслуживает период 2007–2009 гг., когда средняя общая биомасса макрозообентоса, благодаря массовому развитию дрейссены, составила около 290 г/м² (табл. 1), а кормовая – 8.09 г/м², что позволило отнести водохранилище к водоемам β - мезотрофного типа.

В исследуемый период плотные поселения дрейссенид в Камском водохранилище отмечались в Сылвенском и Чусовском заливах на заиленных галечно-песчаных грунтах мелководной зоны (глубины от 3.0 до 5.0 м) (табл. 2). В Воткинском водохранилище массовое развитие *D. polymorpha* регистрировалось в русловой зоне верхнего и мелководной и русловой зонах центрального районов (глубины от 5 до 12.0 м) в 2007–2009 гг. (табл. 3).

Таблица 3. Зональное распределение летней биомассы (г/м²) кормовых организмов в различных районах Воткинского водохранилища в 2000–2012 гг.

Районы	Года	Олиго-хеты	Дрейссена	Прочие моллюски	Ракообразные	Хирономиды	Прочие	Всего
Литораль								
Верхний	2000–2003	0.33	0.06	0.86	0.02	0.53	0.8	2.6
	2007–2009	1.3	–	0.18	0.02	0.94	0.17	2.61
	2010–2012	0.68	–	0.55	0.25	1.33	0.02	2.83
Центральный	2000–2003	1.56	–	1.45	0.17	0.67	0.02	3.87
	2007–2009	2.05	3.87	0.91	0.63	0.82	0.03	8.31
	2010–2012	0.31	0.31	0.87	0.18	0.49	0.01	2.17
Приплотинный	2000–2003	0.1	0.41	0.06	0.06	1.05	0.01	1.69
	2007–2009	0.43	0.04	0.37	–	1.08	–	1.92
	2010–2012	0.56	0.47	0.68	0.08	0.68	–	2.47
Профундаль								
Верхний	2000–2003	0.4	–	2.22	0.44	0.18	0.02	3.26
	2007–2009	0.66	1.13	0.58	12.43	0.16	0.67	15.63
	2010–2012	0.24	0.02	2.43	1.62	0.35	0.03	4.69
Центральный	2000–2003	0.36	–	0.34	0.17	0.19	–	1.06
	2007–2009	1.66	11.61	0.17	5.26	0.22	0.2	19.12
	2010–2012	1.29	2.88	1.59	0.11	0.48	0.01	6.36
Приплотинный	2000–2003	2.02	–	0.01	–	2.04	0.01	4.08
	2007–2009	7.25	0.45	0.08	0.01	1.91	–	9.7
	2010–2012	1.17	0.19	0.06	0.09	0.76	–	2.27

В 2009 г. в Сылвенском заливе Камского водохранилища в районе пос. Троица впервые зарегистрирована *Dreissena bugensis* (Andrusov) (Истомина и др., 2007). Моллюск заселил все типы грунтов на глубинах более 5 м. Численность и биомасса бугской дрейссены в среднем были 1.7 тыс. экз./м² и 850.00 г/м², соответственно. В 2010 г. *D. bugensis* в небольшом количестве (60 экз./м² и 18 г/м²) отмечается уже выше по течению в районе пос. Жабрей на заиленных галечных грунтах на глубине 5 м. В 2012 г. моллюск распространился по всему заливу, а так же был зарегистрирован в Сылвенско-Чусовском участке и в приплотинном районе ниже впадения Чусовского залива, численность его составляла от 20 до 54 экз./м². В Воткинском водохранилище (приплотинный район, пос. Елово) бугская дрейссена так же была впервые отмечена в 2009 г. Моллюск заселил серые илы русловой зоны, плотность

поселений его в 2009–2012 гг. в среднем составляли 500 экз./м² и 617 г/м². С 2011 г. *D. bugensis* регистрируется в русловой зоне среднего района (г. Оса), численность ее не превышает 150 экз./м².

Сообщества с доминированием дрейссенид являются самыми продуктивными на обоих водоемах и характеризуются более высоким видовым разнообразием и значительным количественным развитием кормового бентоса (табл. 2, 3). Только в скоплениях дрейссены массовое развитие получают ценные в кормовом отношении каспийские ракообразные *Corophium curvispinum* Sars и *Dikerogammarus haemobaphes* (Eichw.), достигавшие на отдельных участках верхнего района Воткинского водохранилища 12 тыс. экз./м² при биомассе 35.3 г/м². В мелководных зонах Чусовского плеса в бентоценозах дрейссенид в 2012 г. впервые был зарегистрирован *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing), максимальная численность которого отмечена в средней части Сылвенского залива и оставляла 7.4 тыс. экз./м², при биомассе 36.63 г/м².

Появление бугской дрейссены значительно повысило продуктивность отдельных русловых участков Воткинского водохранилища и всей русловой зоны Сылвенского залива (табл. 2). Ранее биомассы кормового макробентоса на них не превышали 8.0 г/м², основными компонентами являлись тубифициды и виды р. *Chironomus*, ювенильные особи *Dreissena polymorpha* встречались единично. В 2009–2012 гг. биомасса животных используемых в пищу рыбами составляет 148.21 г/м² (в Сылвенском заливе) и 1204.26 г/м² (в Воткинском водохранилище на участке Елово), более 98% обеспечивают своим развитием младшевозрастные особи обоих видов дрейссен.

Массовое развитие гидробионтов в бентоценозах *Dreissena polymorpha* связано с тем, что друзы дрейссены используются многими животными как убежище, а продукты ее жизнедеятельности (агглютинаты и фекалии) могут служить кормом для ракообразных, олигохет, личинок хирономид и других донных беспозвоночных (Щербина, 2009).

На коричневых илах практически всей русловой зоны среднекамских водохранилищ формируются пелофильные донные сообщества, биомасса кормового зообентоса в которых определяется степенью развития видов из рода *Chironomus* и сем. Tubificidae и в исследованный нами период варьирует в пределах от 2.0 до 9.7 г/м² (табл. 2, 3).

В прибрежной зоне обоих водоемов (глубины до 2.0 м), где наиболее сильно сказывается сработка уровня воды, достигающая в зимний период 7.5 м на Камском и 4.0 м на Воткинском водохранилищах (Матарзин, Мацкевич, 1970), биомасса кормовых организмов в разные районы варьирует от 1.2 до 3.5 г/м², основу ее составляют олигохеты и личинки хирономид, на долю которых приходится от 40 до 99% кормовой биомассы.

В 2010–2011 гг. в Воткинском водохранилище зарегистрировано значительное снижение как общей, так и кормовой биомассы макрозообентоса (в 4.4 и 2 раза соответственно), связанное практически с повсеместным исчезновением массовых поселений *Dreissena polymorpha* с ранее занимаемых ими биотопов в верхнем и центральном районах (табл. 1, 3). Вместе с дрейссеной из состава бентоценозов русловой зоны водоема почти полностью "выпали" каспийские ракообразные, а биомасса олигохет уменьшилась в 1.3–6.6 раз. Доминирующее развитие в кормовом бентосе, вновь получили мелкие двустворчатые моллюски, представители сем. Pisidiidae и олигохеты из сем. Tubificidae, на долю которых приходится более 45% биомассы (табл. 3). По уровню развития кормового макрозообентоса водоем оценивается как α-мезотрофный (Китаев, 2007).

Практически полное исчезновение скоплений *D. polymorpha* в Воткинском водохранилище на наш взгляд, скорее всего, может быть связано с ухудшением кислородных условий в водоеме в 2010 г. Известно, что дрейссена достаточно требовательна к содержанию кислорода, критическое для нее насыщение воды кислородом в придонных слоях близко к 25% (Дрейссена ..., 1994). Мы не располагаем данными по насыщению кислородом воды в 2010 г., и об уменьшении его содержания можем судить только по косвенным признакам. В 2010 г. в течение длительного периода отмечались высокие летние температуры, что привело к массовому развитию фитопланктона, особенно синезеленых

водорослей, наблюдавшемуся практически весь летний период (по сведениям П.Г. Беляевой). В результате этого периодически возникали заморные явления, следствием которых была гибель чувствительного к уменьшению содержания кислорода ерша (по сведениям сотрудников Пермского отделения "ГосНИОРХ"), критическое для которого насыщение воды кислородом составляет 28% (Аминева, Яржомбек, 1984).

Таким образом, в условиях бедных мелководных зон обоих водоемов расселение дрейссены в Сылвенском заливе Камского и в Воткинском водохранилищах на глубинах от 5 до 7 м дало возможность появиться бентоценозам, в составе которых большое значение имеют каспийские ракообразные, наидиды, личинки хирономид и ручейников, и способствовало значительному увеличению продуктивности водоемов. Исчезновение сообществ с доминированием дрейссены привело к тому, что на всем протяжении Воткинского водохранилища сформировались мало продуктивные бентоценозы, ведущую роль в которых играют олигохеты и личинки хирономид.

Список литературы

- Алексеевнина М.С., Губанова И.Ф. Характер развития бентофауны в Камском водохранилище // Комплексные исследования рек и водохранилищ Урала. Пермь: Перм. гос. ун-т, 1983. С. 74–80.
- Алексеевнина М.С. Структура донных зооценозов Камского водохранилища // Сб. научн. тр. ГосНИОРХ. Л., 1988. Вып. 281. С. 87–91.
- 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: Перм. гос. ун-т, 2004. Вып. 2. Биология. С. 78–82.
- Аминева В.А., Яржомбек А.А. Физиология рыб. М.: Легкая и пищевая промышленность, 1984. 200 с.
- Грандильевская-Дексбах Н.М. Основные черты донной фауны и питания рыб Камского водохранилища (1955–59 гг.) // Тр. Уральск. отд. ГосНИОРХ. Свердловск, 1961. Вып. 5. С. 131–175.
- Громов В.В., Губанова И.Ф., Родионова Л.А. Формирование донной фауны Камского водохранилища (1954–65 гг.) // Мат. итог. науч. конф. зоологов Волжско-камского края. Казань, 1970. С. 292–301.
- Громов В.В., Гореликова Н.М., Демидова В.И. Донная фауна Воткинского водохранилища на реке Каме как кормовая база рыб (1964–1971 гг.) // Биологические ресурсы Камских водохранилищ. Пермь: Перм. гос. ун-т, 1975. С. 132–136.
- Дрейссена *Dreissena polymorpha* (Pall.) (*Bivalvia*, *Dreissenidae*). Систематика, экология, практическое значение. М.: Наука, 1994. 239 с.
- Истомина А.М. Структура и функционирование донных биоценозов Камского водохранилища. Автореф. дисс. канд. биол. наук. СПб, 2007. 23 с.
- Истомина А.М., Поздеев И.В., Щербина Г.Х. Первая находка *Dreissena bugensis* (Andrusov, 1897) (*Bivalvia*: *Dreissenidae*) в среднекамских водохранилищах // Биология внутр. вод. 2012. № 1. С. 107–108.
- Китаев А.Б. Химический состав вод водохранилища, его внутригодовое изменение // Актуальные вопросы гидрологии и гидрохимии Камского водохранилища. Пермь: Перм. гос. ун-т, 2004. С. 180–185.
- Китаев С.П. Основы лимнологии для гидробиологов и ихтиологов. Петрозаводск: КНЦ РАН, 2007. 395 с.
- Матарзин Ю.М., Мацкевич И.К. Вопросы морфометрии и районирования водохранилищ // Вопросы формирования водохранилищ и их влияния на природу и хозяйство. Пермь: Перм. гос. ун-т, 1970. С. 27–45.

- Монаков А.В. Планктон и бентос Камского водохранилища (1961) // Биологические аспекты изучения водохранилищ. М.;Л.: Наука, 1963. С. 108–115.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д. Схема процесса формирования бентоса в водохранилищах средней полосы СССР // Вопросы экологии М., Высш. шк., 1962. Т. 5. С. 143–144.
- Щербина Г.Х. Изменение видового состава и структурно-функциональных характеристик макрозообентоса водных экосистем Северо-Запада России под влиянием природных и антропогенных факторов. Автореф....дисс. докт. биол. наук. СПб, 2009. 49 с.

ИНВАЗИЯ *DREISSENA POLYMORPHA* (PALLAS) В ОЗЕРО ПЛЕЩЕЕВО

Г. М. Кафиева¹, Е. Г. Пряничникова²

¹ Федеральное государственное бюджетное учреждение
Национальный парк «Плещеево озеро»
152020, Ярославская область, г. Переславль-Залесский, ул. Советская, 41
otdel-nauki@pereslavl.ru

² Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН,
152742, Ярославская область, Некоузский р-н, Борок, Россия
pryanichnikova_e@mail.ru

Озеро Плещеево расположено в южной части Ярославской области между Нерльской низиной и северными склонами Клинско-Дмитровской гряды. Принято считать, что озеро Плещеево ледникового происхождения. Однако есть основания полагать, что его котловина формировалась и в результате процессов карстообразования. На это указывают близкое к поверхности земли залегание карстующихся карбонатных пород, отсутствие под ложем озера экранирующих слабопроницаемых отложений, тектонические нарушения, активный водообмен, связанный с сосредоточенной разгрузкой подземных вод в озеро. Озеро овальной формы. Его ложе характеризуется хорошо развитой литоральной зоной, переходящей в отлогое побережье (Буторин, Скляренко, 1986). Дно озера на всем прибрежном участке песчаное с примесью ракушки. В районе водозабора (юго-восточная часть озера) песчаная отмель распространяется на 500–550 м. Затем, на расстоянии 10 м происходит резкое увеличение глубины от 1.0 до 8–10 м.

Зообентос озера богат в количественном и качественном отношении. Однако в исследованиях, проводимых 1978–1980 гг., отмечается недостаточное количество моллюсков. В этот период не было обнаружено моллюска дрейссены (Стрельников, Пермитин, 1983). По данным анализов обрастания исследований Союзводоканалпроект в 1975 году установлено, что обрастания животного происхождения представлены моллюском класса брюхоногих – малый прудовик *Limnaea stagnalis* и класса двухстворчатых – перловица *Unio pictorum*. Исследования 1989–1990 гг. показали, что общий состав зообентоса не претерпел особых изменений с 20–30-х гг., однако некоторые виды стали очень многочисленны. Отмечено появление нового компонента зообентоса-моллюска дрейссены *Dreissena polymorpha*. Вероятно, он попал в озеро 1984–1985 гг. и получил массовое развитие (Плещеево озеро ..., 2001). Исследования ИБВВ РАН в 1991 г. показали, что эвтрофирование и загрязнение водоема не оказало значительного влияния на зоопланктон и расселение личинки дрейссены. Количественные данные в 1991 г. составили около 36 тыс. экз./м³ против 5 тыс. экз./м³ в 1990 г. (Отчет о НИР ..., 1991). При этом по данным института Водоканалпроект, в районе оголовка водозабора границы распространения моллюска-ложе озера с глубинами от 2.0 до 5.5 м. Глубже дрейссена встречалась единично.

Дрейссена активный фильтратор. В случаях, когда их поселения оказываются достаточно большими, способны, существенно обедняя планктонные сообщества, очищать водоёмы. Неумышленное занесение моллюска в озеро и его дальнейшее расселение имеет не

только положительные, но и отрицательные последствия. Выделяемые моллюсками фекалии содержат значительное количество биогенных элементов (азота и фосфора), что, в свою очередь, приводит к увеличению роста донных водорослей. Кроме того, взрослые особи ведут практически неподвижный образ жизни, поэтому планктонным личинкам необходимо прикрепиться к какому-либо твёрдому субстрату. В условиях открытого водозабора и расположения оголовка в литоральной зоне происходит активное зарастание фильтрующих кассет. При водолазном обследовании можно наблюдать такую картину:

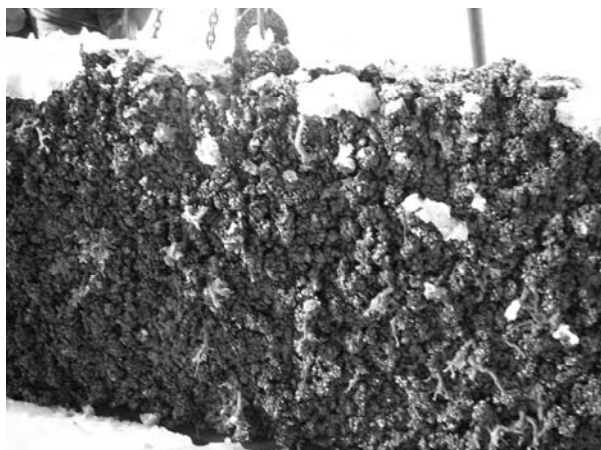


Рис. 1. Наружная сторона кассеты.

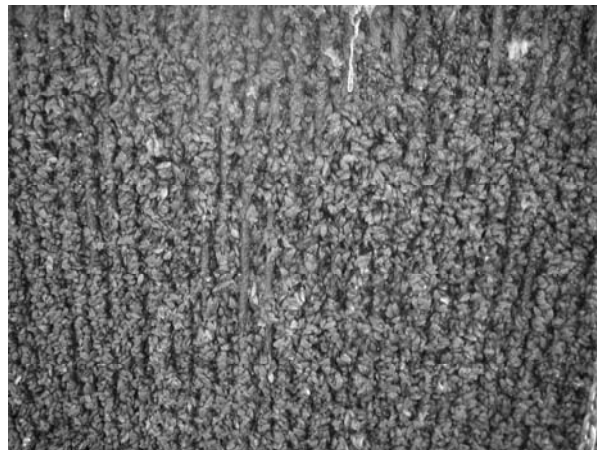


Рис. 2. Внутренняя сторона кассеты.

Кассеты имеют сплошное многослойное обрастание по рабочей поверхности как с наружной так и с внутренней сторон. Имеет место проникновение моллюска внутрь кассет. Подобное интенсивное обрастание значительно затрудняет забор воды. Это вызывает необходимость проведения водолазных обследований и проведение работ по очистке оголовка и кассет от обрастаний. Такие работы проводились в 2003 г., с заменой наполнителя кассет специальными полиэтиленовыми шарами, 2008 и 2011 гг.

Поскольку основным источником пищи для дрейссен являются планктонные микроорганизмы, значительного обилия их популяции достигают, как правило, в эвтрофированных водоемах. По сокращению сроков между обслуживанием оголовка можно судить о процессе эвтрофирования озера.

Список литературы

- Буторин Н.В., Склярёнок В.Л.* Экосистема озера Плещеево. Л.: Наука, 1989. 264 с.
- Отчет о НИР теме «экологический сезонный мониторинг и прогноз качества воды оз.Плещеево по гидробиологическим и гидрохимическим показателям» . Борок, 1991. 23 с.
- Плещеево озеро: Исторический и историко-географический очерк / Под ред. Е.В. Венецианова. М.: Российский химико-технологический университет им. Д.И. Менделеева, 2001. 72 с.
- Стрельников А.С., Пермитин И.Е.* Ихтиофауна оз. Плещеево и состояние рыболовства // Функционирование озерных экосистем. Рыбинск, 1983.

АНТИОКСИДАНТНЫЙ СТАТУС ПРЕСНОВОДНЫХ ДВУХСТВОРЧАТЫХ МОЛЛЮСКОВ *DREISSENA POLYMORPHA* И *D. BUGENSIS* ИЗ ВОЛЖСКОГО ПЛЕСА РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

Я. С. Климова, Г. М. Чуйко

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН,
152742, Ярославская область, Некоузский р-н, Борок, Россия
yua.klim@mail.ru

Среди пресноводных двухстворчатых моллюсков дрейссена является одним из наиболее распространенных видов. В Рыбинском водохранилище встречаются два вида дрейссенид: *Dreissena polymorpha* и *D. bugensis*. Данные виды обитают в похожих условиях, но при этом они отличаются по чувствительности к действию экологических факторов: кислороду, температуре, минерализации воды и др. (Жадин, 1946; Спиридонов, 1972). На верхней Волге *D. polymorpha* обитала еще до создания Рыбинского водохранилища (Овчинников, 1954), а после его образования расселилась к 1955 г. по всей акватории (Поддубная, 1958). Второй вид был впервые обнаружен в водохранилище в 1997 году (Orlova et al., 2000). Не смотря на то, что *D. bugensis* сравнительно недавно вселилась в водохранилище, она активно распространяется в нем и вытесняет *D. polymorpha*. В связи с этим большой интерес представляет собой сравнительное изучение адаптивных возможностей двух видов дрейссенид на физиолого-биохимическом уровне.

На клеточном уровне ответ организма на действие различных факторов внешней среды выражается в усиленном образовании активных форм кислорода (АФК), а также активизацией процессов их нейтрализации с помощью системы антиоксидантной защиты (АОЗ). Адаптация организма к действию того или иного стресс-фактора определяется возможностями АОЗ, которая обеспечивает защиту клеток и тканей от окислительного повреждения. В норме уровень АФК в клетке поддерживается сложной, многокомпонентной системой антиоксидантной защиты. АОЗ клетки включает в себя как специализированные ферменты, так и низкомолекулярные вещества различной природы (Костюк, Потапович, 2004).

Между интенсивностью процессов окисления и антиоксидантной активностью защитной системы устанавливается строго определенный баланс. В свою очередь, данное равновесие отражает адаптационные возможности организмов и их приспособленность к изменяющимся условиям окружающей среды (Руднева-Титова, 1997; Regoli et al., 1998). По основным показателям АОЗ можно судить об устойчивости моллюсков к воздействию факторов внешней среды и антиоксидантных механизмах, обеспечивающих, физиологические основы адаптации организма (Livingstone, 2001).

Цель исследования - изучить активность ферментов АОЗ и интенсивность образования продуктов ПОЛ и МБО у пресноводных двустворчатых моллюсков *D. polymorpha* и *D. bugensis* в зависимости от вида, пола, размера и сезона.

Материал и методы

Отбор проб производился в ноябре 2012 г. и в мае 2013 г. в Волжском плесе Рыбинского водохранилища на трех станциях расположенных на русловом участке устья р. Сутка в месте ее впадения в р. Волга на станциях (1 – N 58°4'9"; E 38°17'17"; 2 – N 58°3'12"; E 38° 18'16"; 3 – N 58°2'4"; E 38°17'43") с помощью драги. Сразу же после отлова моллюсков целиком замораживали в жидком азоте при $t = -195^{\circ}\text{C}$ для прекращения метаболизма и фиксации природного состояния антиоксидантной системы, доставляли в течение 3 ч в лабораторию и хранили в этих условиях до проведения анализа.

В лаборатории моллюсков вскрывали, разделяли по полу и размеру, отделяли мягкие ткани и готовили из них гомогенаты. Пол определяли визуально светомикроскопическим методом ($\times 400$), готовя из гонад давленные препараты (Властов, Качанова, 1959, Львова, Макарова, 1991). Выделяли две размерные группы: длина раковины 15–25 мм (группа 1) и

25.1–37 мм (группа 2), что соответствует возрасту животных 3–4 и 5–7 лет (Львова, Макарова, 1991). В ноябре были изучены *D. polymorpha* обеих групп и *D. bugensis* из группы 2, в мае – *D. polymorpha* группы 1 и *D. bugensis* группы 2.

Мягкие ткани гомогенизировались при помощи диспергатора ИКА T10 basic. Показатели АОЗ определяли спектрофотометрически на спектрометре Lambda 25: активность антиоксидантных ферментов, содержание ГЛТ, и водорастворимой фракции белка – в супернатанте, а содержание МДА, КГ – в цельном гомогенате. Супернатант получали методом центрифугирования гомогената в рефрижераторной центрифуге Mikro 22 R, при 15.000 оборотах и при $t = 0^{\circ}\text{C}$. Активность супероксиддисмутазы (СОД) измеряли по степени ингибирования восстановления нитросинего тетразолия в присутствии НАДН и феназинметасульфата (Чавари и др., 1985), каталазы (КАТ) по реакции пероксида водорода с молибдатом аммония (Коралюк и др., 1988), глутатионредуктазу (ГЛР) по ее способности восстанавливать окисленную форму глутатиона (ГЛТ) в присутствии НАДФН (Regoli et al., 1995), содержание восстановленного ГЛТ по реакции тиогруппы цистеина с реактивом Элмана (Mogon et al., 1979), содержание малонового диальдегида (МДА) – по цветной реакции с 2-тиобарбитуровой кислотой (Владимиров, Арчаков, 1972), карбонильные группы (КГ) – по реакции взаимодействия окисленных аминокислотных остатков белков с 2,4-динитрофенилгидразином (Дубинина, 1995), общий белок – по методу Брэдфорд (Bradford, 1976). Для анализа использовали 2 г мягких тканей. В зависимости от размера животных в одну пробу входило от 6 до 20 экз. Все измерения проводились в двух повторностях. Результаты представлены в виде средних и их стандартных ошибок ($\bar{x} \pm \text{SE}$). Достоверность различий оценивали по t-критерию Стьюдента и U-критерию Манна-Уитни при $P = 0.05$.

Результаты исследования

Установлено, что у *D. polymorpha* по сравнению с *D. bugensis* меньше активность ферментов АОЗ: КАТ – в 2 раза, СОД и GST – в 10 раз и ГР – в 4 раза (только у самцов), но выше содержание низкомолекулярного компонента ГЛТ (в 1.3–4 раза) (табл.).

Таблица. Видовые, половые, размерные и сезонные особенности антиоксидантной системы двухстворчатых моллюсков *D. polymorpha* и *D. bugensis* из Волжского плеса Рыбинского водохранилища

Показатели	Пол	<i>D. polymorpha</i>		<i>D. bugensis</i>		
		Размеры раковины мм				
		15–25	25.1–37	15–25	25.1–37	
		ноябрь		май	ноябрь	май
КАТ	♂	24.11 ± 3.33	28.5 ± 3.35	76.92 ± 5.59†	53.78 ± 1.29*	69.93 ± 8.75
	♀	24.45 ± 2.76	30.82 ± 4.18	91.35 ± 9.94†	52.87 ± 2.68*	115.8 ± 1.06*^†
СОД	♂	1.21 ± 0.26	1.06 ± 0.08	13.65 ± 0.70†	9.36 ± 0.63*	17.01 ± 3.67
	♀	2.61 ± 0.521	1.62 ± 0.45	17.15 ± 1.73†	13.35 ± 0.62*^	24.24 ± 2.05†
GST	♂	1.39 ± 0.25	0.86 ± 0.28	2.81 ± 0.20†	8.47 ± 1.21*	3.75 ± 0.27†
	♀	2.76 ± 0.53	1.11 ± 0.18#	3.64 ± 0.61	7.98 ± 0.60*	5.39 ± 0.83†
ГР	♂	1.53 ± 0.22	0.98 ± 0.20	2.12 ± 0.80	2.18 ± 0.26*	2.05 ± 0.32
	♀	0.95 ± 0.14^	2.28 ± 0.39^#	2.20 ± 0.32†	4.50 ± 1.15	1.61 ± 0.11†
ГЛТ	♂	1.41 ± 0.17	1.09 ± 0.20	9.98 ± 0.92†	0.82 ± 0.40*	9.90 ± 1.49†
	♀	1.31 ± 0.24	1.85 ± 0.31	14.77 ± 0.64^†	0.45 ± 0.08*	13.49 ± 1.40†
МДА	♂	1.71 ± 0.46	1.96 ± 0.49	2.43 ± 0.41	5.77 ± 0.51*	2.0 ± 0.27†
	♀	1.71 ± 0.39	2.18 ± 0.46	3.25 ± 0.39†	4.72 ± 0.25*	2.87 ± 0.21*^†
КГ	♂	5.26 ± 0.40	4.53 ± 0.94	10.64 ± 1.29	18.57 ± 3.00*	19.02 ± 3 †
	♀	5.06 ± 0.39	5.75 ± 0.90	6.91 ± 1.27†	12.07 ± 1.31*	6.66 ± 1.05†

Примечание. Различия между видами (*) полами (^) размерами (#) и сезонами (†) достоверны при $p = 0.05$ (t-критерий Стьюдента и U-критерию Манна-Уитни); активность ферментов выражена в ммоль/мкг белка/мин, содержание ГЛТ, МДА и КГ – в пкмоль/мкг белка.

Вместе с этим у полиморфной дрейссены отмечается и более низкое содержание продуктов ПОЛ (МДА) и окислительной модификации белка (КГ).

При сравнении показателей АОЗ в разные сезоны года установлено, что в мае по сравнению с ноябрем у обоих видов возрастают: активность КАТ (*D. polymorpha* – у самцов в 3 раза, у самок в 3.7 раз; у *D. bugensis* самки в 2.1 раз), СОД (*D. polymorpha* – самцов 11.2 раза; самки – в 2.5 раза; у *D. bugensis* – самки в 1.8 раза), а также содержание ГЛТ (*D. polymorpha* – у самцов в 7 раза, у самок в 11 раз; *D. bugensis* у самцов в 12 раз, у самок в 29 раз). Но при этом отмечено, что в мае только у *D. polymorpha* 15–25 мм повышается уровень МДА 1.4 раза (у самцов), 1.9 раз (у самок). У *D. bugensis* размером 25.1–37 мм максимальный уровень содержания МДА, ГК зафиксированы в ноябре (табл.).

При анализе половой и размерной структуры моллюсков нами не выявлено выраженных и закономерных различий в показателях АОЗ. У самцов и самок *D. polymorpha* показатели активности СОД, КАТ и содержания ГЛТ, МДА, ГК не различались. Активность ГР и GST изменялась разнонаправленно. В ноябре у самок полиморфной дрейссены 2 группы активность ГР по сравнению с самцами выше, а у самок 1-й группы ниже. В мае межполовых различий в активности ГР не обнаружено, но в тканях самок группы 1 отмечено более высокое содержания ГЛТ в 1.4 раза (табл.). У самцов бугской дрейссены из 2-й группы по сравнению с самками в ноябре активность СОД была ниже в 1.4 раза, а в мае активность КАТ и уровень МДА в 1.6 и 1.4 раза ниже соответственно. При анализе размерной структуры *D. polymorpha* в активности основных ферментов (КАТ и СОД и содержания ГЛТ, МДА и КГ) различий не выявлено. Только у самок 1 группы по сравнению с самками 2 группы, более высокая активность GST и низкая активность ГР (табл.).

Обсуждение результатов

Полученные результаты показали, что два исследованных вида дрейссенид существенно различаются по организации комплекса АОЗ. Это указывает на возможные различные пути их адаптации к окислительному стрессу. У *D. bugensis* более интенсивные процессы ПОЛ и ОМБ, о чем свидетельствует накопление МДА и КГ. Для многих моллюсков состояние окислительного стресса является нормой. Повышенная устойчивость двустворчатых моллюсков обусловлена наличием эффективных систем АОЗ (Руднева-Титова, 1996; Livingstone, 2001). У *D. polymorpha* сравнительно не высокий уровень содержания МДА и КГ. Возможно, этот вид более чувствителен к накоплению продуктов ПОЛ и ОПБ. Также можно предположить, что в тканях *D. polymorpha* достаточное содержание ГЛТ. Известно, что ГЛТ обезвреживает АФК, поэтому у полиморфной дрейссены менее активны специализированные ферменты АОЗ. Высокое содержание ГЛТ указывает на то, что он важный компонент АОЗ у *D. polymorpha*. У *D. bugensis* АОЗ характеризуется высокой активностью ферментов – КАТ, СОД и GST.

Исследование комплекса АОЗ моллюсков в сезонной динамике позволило выявить у *D. bugensis* и *D. polymorpha* различия в адаптивной реакции АОЗ в ноябре и мае. В мае максимальный рост всех основных показателей АОЗ зафиксирован в тканях *D. polymorpha*, у *D. bugensis* возрастала только активность основных ферментов – КАТ, СОД, и содержание ГЛТ. Активация ферментов АОЗ и увлечение уровня МДА и КГ свидетельствует об интенсивных процессах ПОЛ и перекисного окисления белков (ПОБ). Это может быть обусловлено несколькими причинами. Одна из причин – это повышение среднемесячной температуры воды, если в ноябре она составляет 2.8 (0.4–3.9)°С, то в мае ее значение возрастает до 8.2 (5.6–11.8)°С (Литвинов, Рощупко, 2001). С повышением температуры у моллюсков, как у всех пойкилотермных животных, усиливается интенсивность обмена веществ, возрастает активность ферментов, в том числе и ферментов АОЗ. Другая причина – это нерест, являющийся естественным эндогенным стресс-фактором, который стимулирует усиление процессов ПОЛ и ПОБ. Микроскопическим методом установлено, что в мае у отобранных моллюсков *D. polymorpha* преобладает II стадия зрелости гонад, у *D. bugensis* II–III стадия зрелости гонад (Львова, Макарова, 1990). На этих стадиях в гонадах происходит активный гаметогенез и рост половых клеток, организму необходимо усилить все процессы,

направленные на защиту половых продуктов от повреждающего действия АФК. Максимальное содержание МДА и КГ у *D. bugensis* в ноябре, является показателем высокой интенсивности процессов ПОЛ и ПОБ. Так как *D. bugensis* более теплолюбивый вид, можно предположить, что снижение среднемесячной температуры воды в водохранилище это стресс-фактор для данного вида, вызывающий в их тканях усиление окислительно-восстановительных реакций и повышенное образование АФК.

Изучение половой динамики показало что, в майских пробах в тканях самок по сравнению с самцами у более крупных *D. bugensis* выше активность КАТ, а у *D. polymorpha* меньшего размера -содержание ГЛТ. Рост этих показателей у самок *D. bugensis* и *D. polymorpha* может быть обусловлен действием нереста и особенностями репродуктивного цикла (Гостихина, 2008). В зависимости от видовой специфики АОЗ, срабатывают различные адаптивные механизмы. У бугской дрейссены активируется ферментативное звено (КАТ), а у полиморфной основная окислительная нагрузка приходится на низкомолекулярное звено (ГЛТ) АОЗ.

Выводы

1. У исследованных дрейссенид АОЗ характеризуется видовой специфичностью. У *D. bugensis* активнее ферменты – КАТ, СОД, GST, ГР (только у самцов) и выше содержание МДА и КГ, у *D. polymorpha* более высокий уровень содержания ГЛТ.
2. В мае по сравнению с ноябрем у обоих видов дрейссенид возрастает активность ферментов КАТ, СОД и уровень ГЛТ, содержание МДА повышается только у *D. polymorpha*. В ноябре у *D. bugensis* отмечено максимальное содержание МДА и КГ.
3. В мае самки *D. polymorpha* отличались от самцов высоким содержанием ГЛТ, а самки *D. bugensis* более активной КАТ.
4. При анализе размерной структуры *D. polymorpha* от 15 до 37 мм не выявлено различий в активности основных ферментов – КАТ и СОД и содержания ГЛТ, МДА и КГ. Активность ГР и GST изменялась разнонаправленно в 2.4 раза.

Список литературы

- Властов Б. В., Качанова А. А. Диагноз пола у живых дрейссен и некоторые данные по половому циклу у этого моллюска // Зоологический журнал 1959. Т. 38. Вып. 7. С. 991–1005.
- Гостихина О.Л. Особенности антиоксидантного статуса тканей двустворчатого моллюска *Mytilus galloprovincialis* в условиях развития окислительного стресса: Автореф. дисс. канд. биол. наук. Симферополь, 2008. 20 с.
- Жадин В.И. Моллюски пресных водоемов и солоноватых вод СССР. М.: Академия наук СССР, 1952. 376 с.
- Костюк В.А., Потапович А.И., Биорадикалы и биоантиоксиданты. Минск БГУ, 2004. 179 с.
- Королюк М.А., Иванова Л.И., Майорова И.Г., Токарев В.Е. Метод определения активности каталазы // Лабораторное дело. 1988. С. 16–18.
- Литвинов А.С., Рощупко В.Ф. Особенности термического режима // Экологические проблемы Верхней Волги. Ярославль: ЯГТУ, 2001. С. 20.
- Львова А. А., Макарова Г.Е. Исследование репродуктивного цикла // Методы изучения двухстворчатых моллюсков. Ленинград. Тр. Зоологического ин-та. 1990. Т. 219. С. 101–120.
- Львова А.А., Макарова Г.Е. Гаметогенез, репродуктивный цикл // Дрейссена: Систематика, экология, практическое значение. М.: Наука, 1991. С. 149–155.
- Овчинников И.Ф. Дрейссена Рыбинского водохранилища // Тез. докл. На III экол. конф., Киевск. Гос. ун-та, ч. II. Киев, 1954. С. 107–109.
- Руднева-Титова И.И. Формирование антиоксидантной системы в раннем онтогенезе морских животных // Успехи современной биологии. 1997. Т. 117. Вып. 3. С. 390–396.
- Чевари С., Чабан И., Секей Й. Роль супероксиддисмутазы в окислительных процессах клетки и метод определения ее в биологических материалах // Лабораторное дело. 1985. № 11. С. 678–681.

- Orlova M.I. Starobogov Y.A.J., Biochino G.I. *Dreissena Bugensis* Andr. range expansion in Volga River and in Northern Caspian Sea: further invasion perspectives for the Baltic Sea region // ASLO' 2000 Meeting Book of Abstracts, 2000. P. 21–29.
- Livingstone D.R. Contaminant-stimulated reactive oxygen species production and oxidative damage in aquatic organisms // Marine Pollution. 2001. Vol. 42. № 8. P. 656–666.
- Regoli F., Winston G.W., Mastrangelo V. et al. Total oxyradical scavenging capacity in mussel *Mytilus* sp. as a new index of biological resistance to oxidative stress. Chemosphere, 1998. V. 37. P. 2773–2783.

МЕЖГОДОВЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ РАЗМЕРНОГО СОСТАВА ДРЕЙССЕНИД СТРОГИНСКОЙ ПОЙМЫ РЕКИ МОСКВЫ

А. А. Львова

Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, Биологический факультет,
119992 г. Москва, Ленинские горы, д. 1, корп. 12
lvovaa@mail.ru

Строгинская пойма – самый широкий участок р. Москвы (до 1.5 км) в черте города Москвы. Она образовалась благодаря подъему уровня воды при постройке Карамышевской плотины, когда оказались залитыми песчаные карьеры и старицы близ Строгино. С р. Москвой водоем соединен неглубокой протокой шириной около 30 м.

Dreissena polymorpha (Pall) была обнаружена в Строгинской пойме в 1987 г. Дрейссена заселили все плотные субстраты этого водоема на глубинах до 6 м. Основным фактором, ограничившим ее распространение на большие глубины, было заиливание дна. На песчаном мелководье на различных субстратах, дрейссены образовывали щетки и многоярусные друзы. В зоне литорали, на глубине до 2.5 м сеголетки преобладали по численности, а глубже, в профундали моллюски разных возрастов, прикрепившиеся к живым дрейссенам и ракушке, образовывали на дне почти сплошные поселения. Максимальная численность была 36 тыс. экз./м² при биомассе 20 кг/м² (Львова и др., 1994).

Ежегодно, в конце октября аквалангисты – сотрудники кафедры зоологии беспозвоночных заготавливали на песчаной литорали Строгинской поймы, для практических занятий студентов, беззубок, на которых обычно был эпибионты – дрейссены. В 2003 г. в обрастаниях моллюсков впервые обнаружена *D. bugensis* (Andr.). Бугская дрейссена встречалась на всех унионидях, однако составляла только 19%. Преобладали сеголетки, их средняя длина 6–7 мм, максимальная – 13 мм. Среди зимовавших особей наибольшая длина раковины 24 мм, возраст 2+. Измеряли моллюсков штангенциркулем. Гистограммы строили по результатам измерения 400 особей с помощью программы Excel. При температуре ниже +10°C рост и развитие дрейссены приостанавливается (Алимов, 1974), поэтому по длине раковины в конце октября при температуре ниже биологического нуля можно говорить о годовом приросте особи. Анализ размерно-возрастного состава *D. bugensis* позволил предположить, что её планктонные личинки осели в Строгинской пойме в 2001 г. (Львова, 2004). Гистологическое исследование моллюсков длиной 20–24 мм показало, что ацинусы гонад самок заполнены зрелыми ооцитами, а самцов – текучей спермой. Присутствие зрелых половых продуктов в гонадах бугской дрейссены подтверждает ее участие в размножении в 2003 г.

В октябре 2004 г. на тех же глубинах, на том же участке литорали были собраны униониды и прикрепившиеся к ним эпибионты. Через три года после вселения в водоем *D. bugensis* значительно преобладала (78%) во всех друзах дрейссены; ее сеголетки и годовики длиной до 14 мм составляли 38%, из которых 17% – особи 11–13 мм, а среди старших возрастов наиболее многочисленны особи 20–22 мм – 14%. Максимальная длина 32 мм, возраст – 3+. Через год, в октябре 2005 г. на том же участке Строгинской поймы аквалангисты взяли количественные пробы. На песчаной литорали, на глубине 2 м унионид

собрали с 3-х площадок по 0.25 м², а на большей глубине, на заиленном дне в сплошных поселениях дрейссены взяли 3 пробы по 0.04 м². Средняя численность моллюсков, прикрепившихся к унионидам, была 6700 экз./м², биомасса 1172 г/м². Во всех друзах была бугская дрейссена (46%), ее молодь составляла 23% и преобладала в первых размерных группах. На глубине 5 м она составляла 97%, особи длиной 21–25 – 43%. Максимальная длина 33мм. Средняя численность 9875 экз./м², биомасса 14632.5 г/м² (рис. 1).

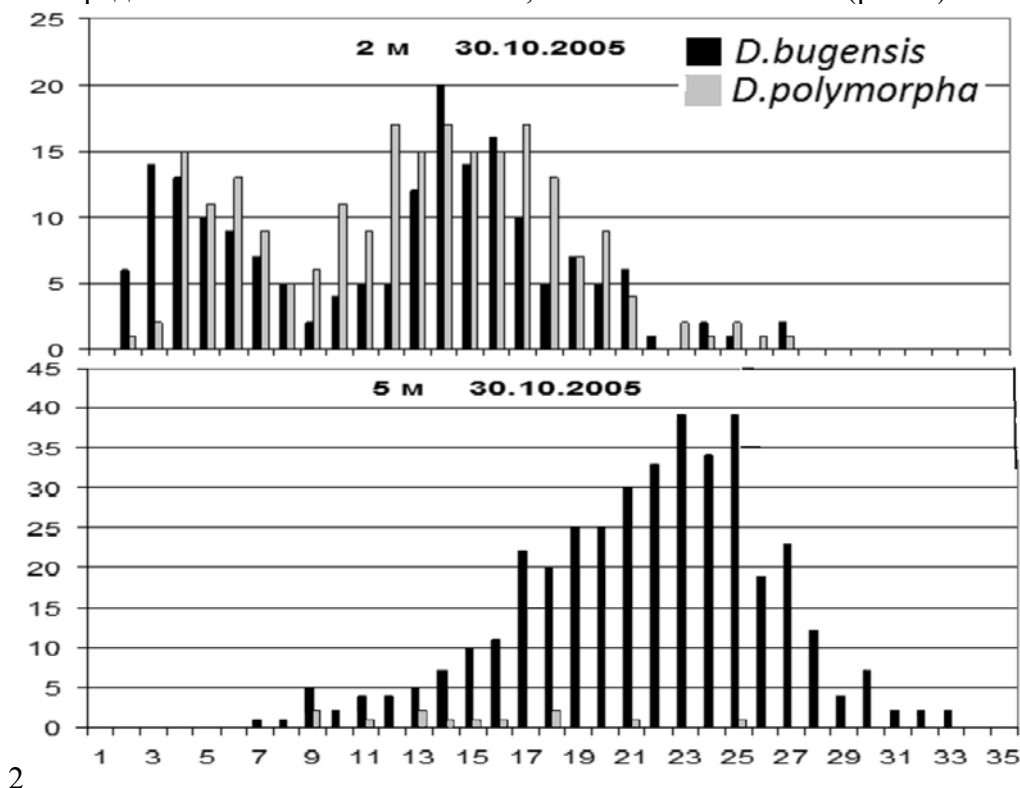


Рис. 1. Размерный состав дрейссены Строгинской поймы реки Москвы. По осям абсцисс – длина раковины (мм), по осям ординат – численность (экз.) размерной группы. N = 400.

В поселениях дрейссены с высокой плотностью, в профундали, где в придонных слоях воды над заиленным грунтом содержание кислорода меньше чем в литорали, недавний вселенец – *D. bugensis* практически вытеснила *D. polymorpha*, численность которой составляла всего 3%. Это объясняется эколого-физиологическими особенностями близких видов и в первую очередь особенностями потребления кислорода и изменениями интенсивности обмена в условиях его дефицита над заиленным дном. Бугская дрейссена менее оксифильна, очень медленно расходует кислород и уровень интенсивности её обмена почти не зависит от продолжительности анаэробных условий, а у *D. polymorpha* в тех же условиях увеличивается интенсивность обмена, что и приводит её к гибели (Мороз, 1980; Шкорбатов и др., 1994).

В 2006 г. моллюсков заготавливали позже, в ноябре. На всех унионидах были дрейссены, молодь составляла 68%. Особи минимальной длины – 1 мм отмечены впервые. Среди сеголеток длиной 1–3 мм значительно преобладала *D. bugensis* (22%), что свидетельствовало об осеннем нересте этого вида. Среди сеголеток 4–9 мм, осевших летом, преобладала *D. polymorpha* (25%), ежегодный нерест которой заканчивается в августе, а оседание в сентябре, так как её развитие и рост не происходят при температуре ниже 10°C (Львова, 1980; Львова, Макарова, 1994) (рис. 2) В бентосной пробе преобладала бугская дрейссена – 74%, из которых 36% – сеголетки, наиболее многочисленны особи 5–6 мм. *D. polymorpha* составляла 36%, а ее молодь – 19%. Вероятно, эта проба была взята на меньшей чем 5 м глубине, где заиление меньше и дефицита кислорода не было.

В ноябре 2007 года на том же участке литорали Строгинской поймы среди дрейссенид 88% составляли сеголетки и годовики осеннего оседания. Среди недавно осевших

преобладала *D. bugensis*, а среди осевших летом – *D. polymorpha* (52%), численность которой в некоторых размерных группах была почти в два раза больше чем у бугской (рис. 2). В донных поселениях на заиленном грунте, на глубине 5 м, дружки состояли из *D. bugensis* длиной более 14 мм (92%), а *D. polymorpha* практически отсутствовала – 2%. Сеголеток двух видов было 6%. Ежегодное пополнение популяции недавнего вселенца – *D. bugensis* сеголетками свидетельствует о натурализации вида.

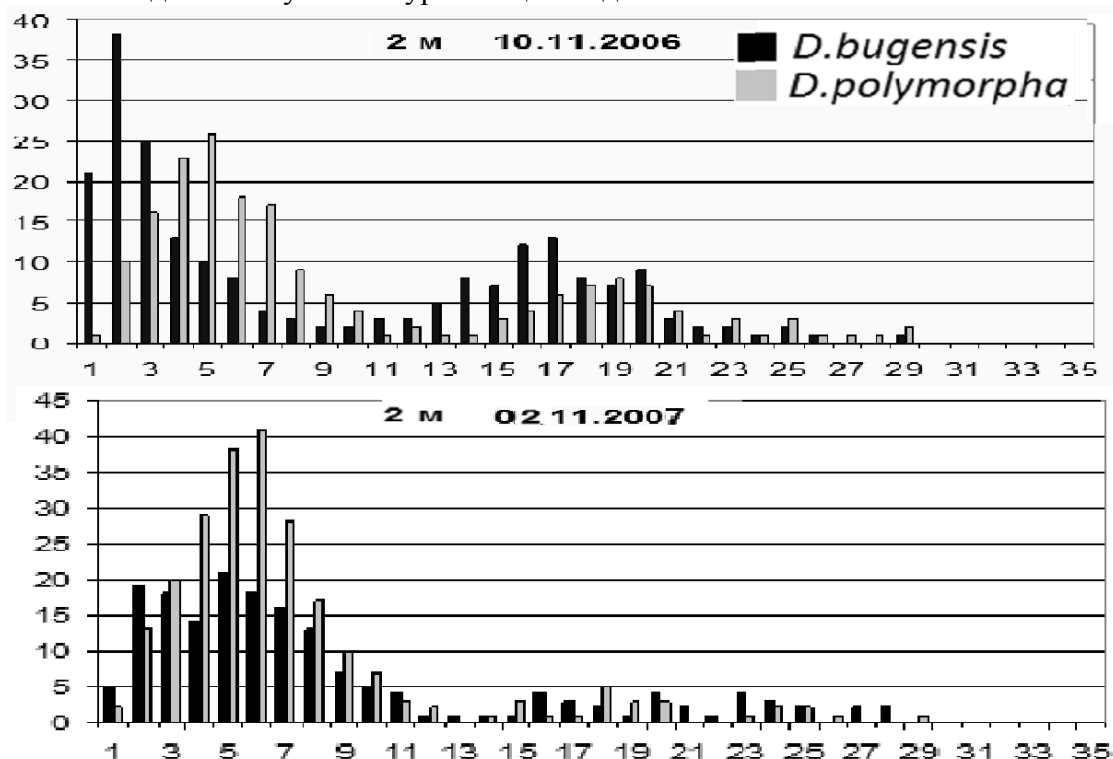


Рис. 2. Размерный состав дрейссены Строгинской поймы реки Москвы. По осям абсцисс – длина раковины (мм), по осям ординат – численность (экз.) размерной группы. N = 400.

За 2008 и 2009 гг. нет данных, т.к. запасы унионид на этом участке р. Москвы иссякли и беззубок для практикума студентов стали заготавливать на оз. Сенеж. В октябре 2010 г., после очень жаркого лета, на том же участке литорали Строгинской поймы аквалангисты собрали беззубок. В обрастаниях преобладали сеголетки – 76%, из которых 44% – *D. polymorpha*, наиболее многочисленны 3–7 мм.

У сеголеток *D. bugensis* выражены два максимума численности: первый – особи 2-х мм, второй – 9–12 мм. На заиленном дне на глубине около 3-х м аквалангисты взяли пробы бентоса – это был типичный танатоценоз: ракуша бугской дрейссены составляла почти половину пробы. Как и среди эпибионтов беззубок здесь преобладала молодь дрейссены длиной до 14 мм – 68%. Среди моллюсков старших возрастов *D. polymorpha* было только 2%, наибольшая ее длина 24 мм, *D. bugensis* – 30%, многочисленны особи 25–29 мм, максимальная длина 37.7 мм.

В 2011 г. в октябре, для сравнения с 2010 г., были взяты пробы на тех же глубинах. В литорали среди моллюсков длиной до 14 мм (68%) преобладала *D. polymorpha* – 48%, наибольшее число особей 4–8 мм. Сеголеток *D. bugensis* было значительно меньше – 20%, наиболее многочисленны 6–7 мм. В бентосной пробе на глубине около 3-х м более половины пробы составляла молодь, но преобладала *D. bugensis* длиной 6–8 мм. Важно отметить, что *D. bugensis* длиной 12–16 мм не встречались ни в бентосной пробе, ни на литорали. В 2012 г. на том же участке аквалангисты не нашли унионид и взяли пробы на глубине 5 м. В сплошных поселениях дрейссены дружки состояли практически из бугской дрейссены, а *D. polymorpha* было 7%.

Особь длиной до 14 мм составляли 45%. Многочисленны были *D. bugensis* 12–15 мм (35%) – это моллюски тех размерных групп, которые не встречались в пробах 2011 г.

Максимальная длина 35 мм.

Анализ размерного состава дрейссены, собранной в конце сезона роста моллюсков в октябре 2003–2007, 2010 и 2011 гг., на глубине 2–2.5 м на литорали Строгинской поймы р. Москвы показал, что *D. bugensis* как и *D. polymorpha* размножается ежегодно (сеголетки *D. bugensis* составляют до 38% выборки). Однако в те же годы в сборах дрейссены на заиленных участках дна, на глубине около 5 м, молоди было очень мало – 2–6%, или она отсутствовала. Данные бентосных проб с участков дна, на которых по тем или иным причинам не осели личинки и нет сеголеток, могут приводить к ложным выводам о нерегулярном размножении популяции *D. bugensis*.

Список литературы

- Алимов А.Ф. Закономерности роста пресноводных двустворчатых моллюсков // Журн. общ. биологии. 1974. Т. 35, № 4. С. 576–589.
- Львова А.А. Экология дрейссены (*Dreissena polymorpha* (Pall.)) // Тр. Всесоюз. гидробиол. общества. 1980. Т. 23. С. 101–119.
- Львова А.А. О проникновении *Dreissena bugensis* (Bivalvia, Dreissenida) в Учинское водохранилище (Московская обл.) и реку Москву // Зоол. журн. 2004. № 6. С. 766–768.
- Львова А.А., Макарова Г.Е. Размножение. Гаметогенез, репродуктивный цикл // Дрейссена *Dreissena polymorpha* (Pall.) (Bivalvia, Dreissenida): Систематика, экология и практическое значение. Сер. «Виды фауны России и сопредельных стран». М.: Наука, 1994. С. 138–148.
- Львова А.А., Палий А.В., Соколова Н.Ю. Понто-Каспийские вселенцы в реке Москве в черте г. Москвы // Зоол. журн. 1996. Т. 75, вып. 8. С. 1273–1274.
- Мороз Т.Г. Потребление кислорода моллюсками при разных температурах в лабораторных условиях // Экология. 1980. № 10. С. 100–102.
- Шкорбатов Г.Л., Карпевич А.Ф., Антонов П.И. Экологическая физиология // Дрейссена *Dreissena polymorpha* (Pall.) (Bivalvia, Dreissenida): Систематика, экология и практическое значение. Сер. «Виды фауны России и сопредельных стран». М.: Наука, 1994. С. 67–108.

ИЗМЕНЕНИЕ ТРОФИЧЕСКИХ СВЯЗЕЙ В ПЛАНКТОНЕ ПРОТОЧНЫХ МЕЗОКОСМОВ ПОД ВЛИЯНИЕМ МОЛЛЮСКА *DREISSENA POLYMORPHA* (PALL.)

А. С. Маврин, С. А. Курбатова, Н. А. Лаптева

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН,
152742, Ярославская область, Некоузский р-н, Борок, Россия
mavr_as@mail.ru

Инвазии чужеродных видов, могут приводить к реорганизации взаимодействия различных трофических уровней в водных экосистемах. В присутствии моллюска-фильтратора дрейссены изменяются структурно-функциональные связи в планктонных (Курбатова, 1998; Лаптева, Солнцева, 2000; Лаптева и др., 2004) и бентосных (Щербина, 2001) сообществах. Нарушение устойчивых динамических связей между различными трофическими уровнями водных экосистем, может приводить к краткосрочному (Маврин, Стрельникова, 2011) или длительному ухудшению кормовых условий для рыб и в целом к снижению рыбопродуктивности водоемов. В связи с этим, особую озабоченность в США и европейских странах вызвало прогнозирование влияния вселенца дрейссены *Dreissena polymorpha* (Pall.) на некоторые виды хищных рыб, являющихся объектами спортивного рыболовства. Быстрое распространение и резкое увеличение его численности до 700 тыс. экз./м² в оз. Эри (Примак, 2002) стимулировало в начале 1990-х гг. в США и европейских странах интенсивные исследования потенциальных воздействий *D. polymorpha* на

резидентные компоненты водных биосистем (Дгебуадзе, 2001). Изучение механизмов влияния видов вселенцев на экосистемы имеет теоретическое и практическое значение. Однако до настоящего времени механизмы влияния моллюска-фильтратора дрейссены на природные водные экосистемы изучены недостаточно.

Цель работы – экспериментальное изучение количественных и качественных показателей в системе трофических связей планктонных организмов – бактериопланктон, фитопланктон, зоопланктон, ихтиопланктон – под влиянием дрейссены.

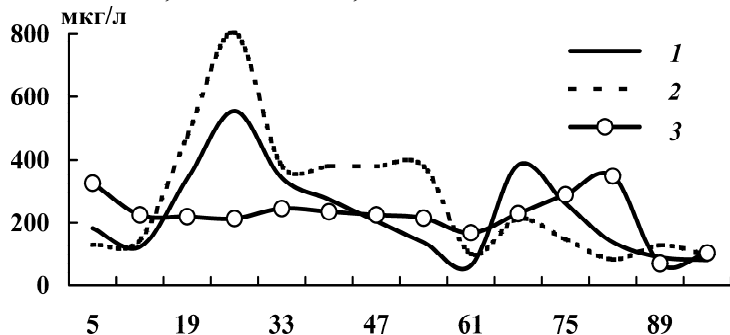


Рис.1. Динамика бактериальной массы в воде: 1 – К, 2 – Р, 3 – Р+Др; по оси абсцисс – время от начала эксперимента.

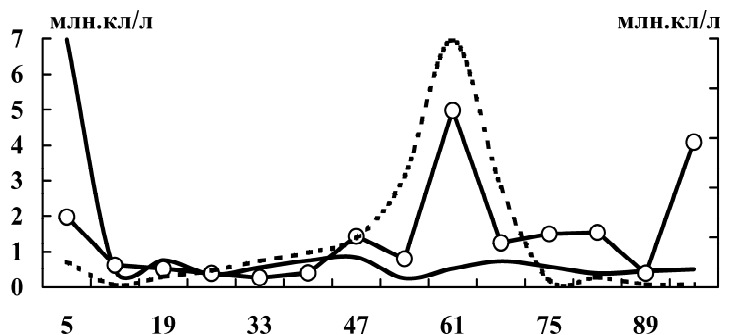


Рис.2. Динамика численности одноклеточных водорослей: По основной оси ординат К и опыт Р+Др, по вспомогательной – опыт Р. Остальные обозначения, как на рис. 1.

2001; Лаптева и др., 2004; Маврин, Стрельникова, 2011).

Показано, что при плотности посадки личинок окуня *Perca fluviatilis* L. 68.8 экз./м² (280 мг/м²) в мезокосмах без дрейссены бактериальная масса возрастает в 1.5 раза (рис. 1), а численность одноклеточных водорослей в 100 раз (рис. 2). Дрейссена, при плотности посадки 0.75 кг/м² (800 экз./м²), питаясь бактерио- и фитопланктоном, снижает

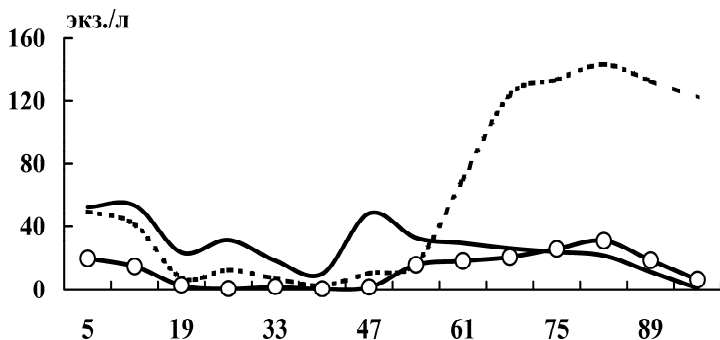


Рис.3. Динамика численности *Bosmina longirostris*. Обозначения, как на рис. 1

бактериальную массу почти в 4 раза, а численность одноклеточных водорослей в 10 раз, уменьшая кормовую базу зоопланктона и ускоряя сукцессионные процессы. Рачков активно поедают личинки рыб. Это приводит к снижению численности ветвистоусых ракообразных до 3 экз./л, а численность доминирующего вида (*Bosmina longirostris*) уменьшается до 1 экз./л (рис. 3).

В то же время дрейссена обогащает грунт псевдофекалиями и агглютинатами, тем самым создает благоприятные условия для увеличения численности организмов макробентоценоза. Полагают, что дрейссена играет средообразующую роль, и в процессе своей жизнедеятельности стимулирует развитие бентосных беспозвоночных (Хорган, Миллс, 1999; Щербина, 2001, 2008). В мезокосмах с дрейссеной численность хирономид в 2.5 раза превышает таковую без дрейссены, при этом численность хирономид достигает 200 экз./м² (Березина, Стрельникова, 2001). Все эти изменения способствуют раннему переходу личинок рыб (этап развития D_I) на питание хирономидами (Маврин, Стрельникова, 2011) (рис. 4). Личинки рыб, перешедшие на преимущественное питание хирономидами первого и второго возраста, обогащают легкоусвояемыми биогенами пелагиаль, создают благоприятные условия для питания фито-, бактериопланктона, при этом численность *B. longirostris* увеличивается, достигая 31 экз./л в присутствии дрейссены и 143 экз./л без нее (рис. 3).

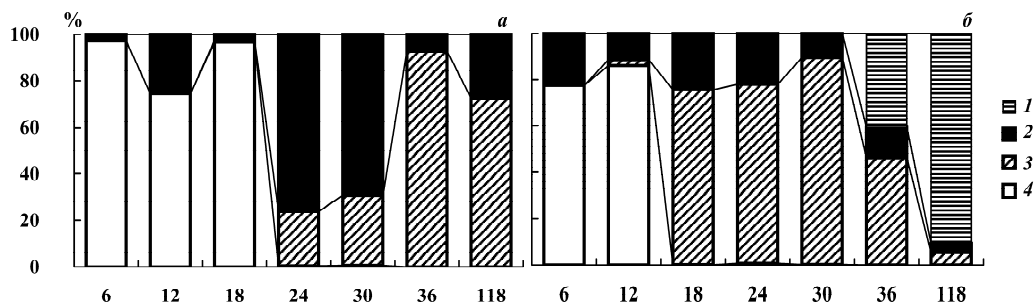


Рис. 4. Динамика соотношения (%) кормовых организмов в пищевом комке рыб (по массе): *а* – опыт Р, *б* – опыт Р+Др; 1 – личинки окуня, 2 – прочие организмы, 3 – личинки и куколки хирономид, 4 – *Bosmina longirostris*; по оси абсцисс – время от начала эксперимента.

Питающиеся хирономидами крупные личинки окуня быстро растут, а скорость роста мелких личинок, питающихся зоопланктоном, остается низкой, в результате усиливается размерная дифференцировка рыб (Маврин, Стрельникова, 2011). Крупные особи окуня, достигнув 2.5 кратного превышения в размерах над своими собратьями, в опыте с дрейссеной, начинают питаться личинками рыб, отставшими в росте. Появление рыб-хищников (каннибалов) является качественным изменением трофических взаимоотношений в мезокосмах с дрейссеной.

Авторы выражают благодарность Н.П. Клайн за предоставленные исходные данные по фитопланктону.

Список литературы

- Березина Н.А., Стрельникова А.П. Взаимосвязь между пищевым спектром молоди окуня *Perca fluviatilis* L. и структурой макрозообентоса в экспериментальных мезокосмах // Изв. РАН. Сер. Биол. 2001. № 3. С. 372–379.
- Дгебуадзе Ю.Ю. Национальная стратегия, состояние, тенденции, исследования, управление и приоритеты в отношении инвазий чужеродных видов на территории России // Америк.-рос. симп. по инвазионным видам. Тез. докл. Борок, 2001. С. 38–40.
- Курбатова С.А. Роль моллюска *Dreissena polymorpha* (Pall.) в водоеме и его влияние на зоопланктонное сообщество // Биология внутр. вод. 1998. № 1. С. 39–46.
- 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 внутренних вод. М., 2004. №. 1. С. 52–62.
- Лантева Н.А., Солнцева И.О. Влияние дрейссены и молоди рыб на структурно-функциональные характеристики микроорганизмов в экспериментальных экосистемах // Экология. 2000. №. 4. С. 295–300.
- Маврин А.С., Стрельникова А.П. Питание, развитие и рост молоди окуня *Perca fluviatilis* L. в мезокосмах в присутствии моллюска фильтратора *Dreissena polymorpha* Pallas // Биология внутр. вод. 2011. № 2. С. 80–89.

- Щербина Г.Х. Влияние моллюска *Dreissena polymorpha* (Pall.) на структуру макрозообентоса экспериментальных мезокосмов // Биология внутр. вод. 2001. № 1. С. 63–70.
- Щербина Г.Х. Современное распространение, структура и средообразующая роль дрейссенид в водоемах Северо–Запада России и значение моллюсков в питании рыб–бентофагов // Дрейссениды: эволюция, систематика, экология: Матер. 1-ой Междунар. школы-конф. Борок, 2008. С. 23–43.
- Примак Р. Основы сохранения биоразнообразия М.: Изд-во Науч. и уч.-метод. центра, 2002. 140 с.
- Horgan M.J., Mills E.L. Zebra mussel filter feeding and food-limited production of *Daphnia*: recent changes in lower trophic level dynamics of Oneiga Lake // Hydrobiologia. 1999. V. 411. P. 78–88.
- Vinogradov G.A., Stay F., Umorin P.P. et al. The effect of heavy metals and Chlorpyrifos, separately and in Combination, on a continuous flow mesocosm aquatic system // Problems of aquatic toxicology, biotesting and water quality management: Proc. Int. Symp. Borok, 1996. P. 148–161.

ПОРОГОВЫЕ КОНЦЕНТРАЦИИ КАТИОНОВ ВО ВНЕШНЕЙ СРЕДЕ ОПРЕДЕЛЯЮЩИЕ ГРАНИЦЫ РАСПРОСТРАНЕНИЯ *DREISSENA POLYMORPHA* И *DREISSENA BUGENSIS* В ПРЕСНЫХ ВОДОЕМАХ.

В. И. Мартемьянов

*Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН,
152742, Ярославская область, Некоузский р-н, Борок, Россия
martem@ibiw.yaroslavl.ru*

Среди пресноводных двустворчатых моллюсков *D. polymorpha* и *D. bugensis* интенсивно заселяют новые водоемы. Обнаружено, что многие водоемы вначале были заселены *D. polymorpha*. Затем в них стала вселяться *D. bugensis*, образуя общие друзы с *D. polymorpha*. Встает вопрос о способностях обоих видов к освоению новых водоемов и о взаимном влиянии друг на друга. Исследования показали, что вселенцы, вступая в контакты с аборигенными видами, могут существенно преобразовывать структуру биоценозов, вызывая экологические и экономические последствия (Дгебуадзе, 2003; Алимов и др., 2004; Щербина, 2008). Вселение дрейссены *Dreissena polymorpha* в Великие североамериканские озера привела к вытеснению многих местных видов двустворчатых моллюсков (Schloesser, Nalepa, 1994; Nalepa et al., 1996). Дрейссениды в новых местообитаниях могут наносить определенный ущерб местным видам. Чтобы осуществить прогноз о дальнейшем расселении этих видов и влиянии их, как друг на друга, так и аборигенную фауну, необходимы сведения о предельных возможностях моллюсков адаптироваться к основным факторам среды.

Минеральный состав воды является важнейшим экологическим фактором, который существенно влияет на ареал, устойчивость, развитие, рост и физиологические процессы гидробионтов. Ионы натрия, калия, кальция, магния наряду с другими неорганическими элементами необходимы для осуществления жизнедеятельности организма животных и растений.

Обмен многих веществ между двустворчатыми моллюсками и средой осуществляется через жабры. Они имеют обширную поверхность, пронизанную многочисленными капиллярами, отделенными от внешней среды одним слоем высокопроницаемых эпителиальных клеток. Такая структура жабр позволяет растворенному в воде кислороду легко проникать в гемолимфу. С другой стороны, протекающая через капиллярную систему жабр гемолимфа, имеющая более высокие уровни солей по сравнению с пресной водой, за счет диффузии постоянно теряет во внешнюю среду различные ионы.

В жабрах моллюсков имеются специализированные структуры (ионные насосы), которые осуществляют активный транспорт ионов из внешней среды в гемолимфу, полностью компенсируя их потери. В результате содержание ионов во внутренней среде организма поддерживается на устойчивых уровнях. Минимальные концентрации тех или иных ионов в среде, при которых достигаются предельные возможности ионных насосов компенсировать потери электролитов из организма, являются пороговыми. При концентрации ионов в воде ниже пороговых значений, транспортные структуры не способны полностью возмещать потери ионов из гемолимфы. В этом случае отходящая от жабр гемолимфа имеет пониженную концентрацию солей. В результате создается осмотический перепад между гемолимфой и внутриклеточной жидкостью, который способствует перемещению воды в ткани, вызывая их разбухание. Эти нарушения в конечном итоге приведут к гибели организма. Вследствие этого границы ареала вида в низко минерализованных водоемах определяются минимальным содержанием различных ионов в воде, при котором возможно поддержание ионного баланса между организмом и средой.

В настоящей работе определяли пороговые концентрации натрия, калия, кальция, магния в пресной воде, определяющие границы распространения *D. polymorpha* и *D. bugensis*.

Совместные друзы дрейссен собрали в октябре 2011 г. в месте слияния р. Сутка с р. Волга. Данный участок находится в зоне постоянного подпора со стороны Волжского плеса Рыбинского водохранилища. После поднятия друз на поверхность, сразу, непосредственно в лодке, были взяты индивидуальные пробы гемолимфы от 10 особей каждого вида. Способ взятия проб, их обработка были аналогичны тем, которые описаны нами ранее (Мартемьянов, 1996). Остальных животных доставили в лабораторию и поместили в пластиковые ванны, размером 2×2 м, наполненные пресной водой. Спустя 3 недели, 07.11.2011 г. у друз бритвой срезали биссус, индивидуальных моллюсков промыли в дистиллированной воде и поместили по 1 особи в 20 стеклянных банок (10 *D. polymorpha* + 10 *D. bugensis*), наполненных по 0.5 л дистиллированной водой. До начала эксперимента дистиллированная вода аэрировалась в течение 2-х суток воздухом для нейтрализации кислой реакции среды. Подача воздуха в экспериментальную среду осуществлялась в дальнейшем до окончания экспериментов. Температура воды в ходе экспериментов изменялась в пределах 14–15°C. Масса используемых моллюсков составила 0.6–1.8 г *D. polymorpha*, 0.7–1.9 г *D. bugensis*. Натрий и калий измеряли, используя пропан, на спектрофотометре Flapho-4, кальций и магний (абсорбционный режим) в воздушно-ацетиленовом пламени на атомно-абсорбционном фотометре AAS-1 фирмы CarlZeiss, Iena, Германия. Результаты представлены средними и их ошибками. Концентрация ионов в гемолимфе и воде выражена в ммоль/л.

После помещения моллюсков в дистиллированную воду, в течение определенных периодов наблюдалось постепенное повышение с определенными скоростями концентрации ионов в воде, свидетельствующее об их утечке из организма (табл. 1, 2). В начальный период скорость потерь различных ионов из организма двух видов дрейссен достоверно не различалась между собой.

В последующем, содержание катионов в дистиллированной воде устанавливалось на определенных уровнях, которые удерживались в ходе эксперимента в определенной зоне концентраций. Стабильное состояние содержания катионов в воде во времени указывает на ионный баланс (равенство между потерями и активным транспортом) между организмом моллюсков и средой.

Диапазоны пороговых концентраций натрия, калия, магния, полученные для двух видов, хотя и перекрывались между собой, но были больше по амплитуде у *D. bugensis*. Кроме того, у *D. bugensis* был выше диапазон пороговых концентраций для кальция. Этому виду требуется более высокое содержание кальция в воде, необходимое для поддержания баланса между организмом и средой. В природных условиях Рыбинского водохранилища у *D. bugensis* образуется более тонкая раковина, которая у многих особей старших возрастов

разрушается при сдавливании их с боков пальцами рук. В опыте с применением 0.5 л дистиллированной воды на 1 особь *D. bugensis* средней массой 1 г, в пределах 14 суток погибло 6 моллюсков, а остальные 4 находились в состоянии перед гибелью.

Таблица 1. Динамика содержания катионов в среде после посадки *D. polymorpha* в дистиллированную воду

Время отбора проб	Концентрация ионов в экспериментальной среде, ммоль/л			
	Натрий	Калий	Кальций	Магний
После посадки	0.0010±0.0006	0.00015	0	0.00016±0.00009
1 сут	0.006±0.0006	0.0004±0.00006	0.01±0.0005	0.0018±0.0002
2 —"	0.008±0.001	0.001±0.0001	0.016±0.0007	0.0018±0.0003
3 —"	0.013±0.001	0.001±0.0002	0.051±0.005	0.0026±0.0003
4 —"	0.013±0.001	0.0013±0.0002	0.074±0.004	0.0021±0.0003
5 —"	0.014±0.001	0.0016±0.0002	0.097±0.005	0.0023±0.0003
6 —"	0.015±0.001	0.0018±0.0001	0.108±0.006	0.0025±0.0003
7 —"	0.015±0.001	0.0021±0.0002	0.12±0.01	0.0027±0.0004
8 —"	0.015±0.001	0.0021±0.0002	0.15±0.01	0.0026±0.0003
9 —"	0.016±0.001	0.0021±0.0003	0.19±0.01	0.0032±0.0004
10 —"	0.019±0.002	0.0024±0.0003	0.21±0.02	0.0031±0.0004
11 —"	0.019±0.002	0.0024±0.0003	0.25±0.02	0.0029±0.0003
12 —"	0.020±0.002	0.0025±0.0002	0.34±0.01	0.0036±0.0006
13 —"	0.020±0.002	0.0021±0.0001	0.36±0.02	0.0039±0.0002
14 —"	0.021±0.002	0.0023±0.0001	0.37±0.01	0.0032±0.0003

Таблица 2. Динамика содержания катионов в среде после посадки *D. bugensis* в дистиллированную воду

Время отбора проб	Концентрация ионов в экспериментальной среде, ммоль/л			
	Натрий	Калий	Кальций	Магний
После посадки	0.0004±0.0001	0.00005±0.00003	0	0.0002±0.00009
1 сут	0.010±0.001	0.0007±0.0001	0.011±0.0008	0.0025±0.0006
2 —"	0.011±0.001	0.0010±0.0002	0.027±0.0008	0.0035±0.0007
3 —"	0.016±0.002	0.0017±0.0003	0.082±0.007	0.0035±0.0007
4 —"	0.016±0.002	0.0018±0.0002	0.115±0.015	0.0038±0.0007
5 —"	0.017±0.002	0.0020±0.0003	0.148±0.012	0.0040±0.0007
6 —"	0.017±0.001	0.0019±0.0002	0.164±0.008	0.0036±0.0004
7 —"	0.018±0.002	0.0019±0.0003	0.177±0.012	0.0033±0.0004
8 —"	0.016±0.002	0.0019±0.0003	0.203±0.020	0.0037±0.0008
9 —"	0.017±0.002	0.0020±0.0003	0.239±0.026	0.0039±0.0010
10 —"	0.021±0.003	0.0023±0.0006	0.310±0.028	0.0042±0.0010
11 —"	0.019±0.005	0.0020±0.0005	0.370±0.011	0.0031±0.0006
12 —"	0.021±0.004	0.0024±0.0002	0.570±0.025	0.0030±0.0008
13 —"	0.023±0.003	0.0022±0.0001	0.558±0.025	0.0028±0.0003
14 —"	0.022±0.005	0.0022±0.0001	0.577±0.028	0.0028±0.0001

Таким образом, по сравнению с *D. polymorpha*, *D. bugensis* является менее устойчивой к понижению минерализации, особенно уменьшению уровня кальция в воде. Во время сильных паводков при снижении концентрации ионов ниже пороговых значений следует ожидать возможную массовую гибель дрейссен, главным образом *D. bugensis*. В 2012 г массовая гибель дрейссен наблюдалась в Волжском плесе Рыбинского водохранилища. Причина гибели моллюсков остается непонятной. К сожалению, в этот период не проводилось исследований по динамике содержания ионов в местах обитания дрейссен.

Заключение

Минимальные концентрации натрия, калия, кальция, магния в воде, необходимые для поддержания ионного баланса между организмом и средой составляют 0.017–0.022, 0.0017–0.0023, 0.34–0.385, 0.0026–0.0035 ммоль/л у *D. polymorpha*, 0.014–0.027, 0.0015–0.0025, 0.53–0.59, 0.0022–0.0038 ммоль/л у *D. bugensis*, соответственно. Пороговые уровни катионов в воде определяют границы ареала дрейссенид в природных условиях. Расселение дрейссен в пресные водоемы лимитируется содержанием кальция в воде. Показано, что *D. bugensis* менее устойчива к воде низкой минерализации, по сравнению с *D. polymorpha*.

Список литературы

- Алимов А.Ф., Богуцкая Н.Г., Орлова М.И. и др. Антропогенное распространение видов животных и растений за пределами их исторического ареала: процесс и результат // Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах. Ред. Алимов А.Ф., Богуцкая Н.Г. М.-Спб.: Товарищество научных изданий КМК и ЗИН РАН, 2004. С. 16–43.
- Дгебуадзе Ю.Ю. Национальная стратегия состояние, тенденции, исследования, управление и приоритеты в отношении инвазий чужеродных видов на территории России. // Материалы российско-американского симпозиума по инвазийным видам. Борок: ИБВВ, ИПЭЭ РАН, 2003. С. 26–34.
- Мартемьянов 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.
- Щербина Г.Х. Современное распространение, структура и средообразующая роль дрейссенид в водоемах северо-запада России и значение моллюсков в питании рыб-бентофагов // Дрейссениды: эволюция, систематика, экология. Ред. Протасов А.А., Щербина Г.Х., Крылов А.В., Пряничникова Е.Г. Ярославль: Принтхаус, 2008. С. 23–43.
- Nalepa T. F., Harston D. J., Gostenik 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. V. 22. P. 354–369.
- 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. V. 51. P. 2234–2242.

ХИМИЧЕСКИЙ СОСТАВ ТКАНЕЙ ДРЕЙССЕНИД ВОДОХРАНИЛИЩ ПРОЛЕТАРСКОГО КАСКАДА (РОСТОВСКАЯ ОБЛАСТЬ)

Д. Ф. Павлов¹, Н. А. Небесихина²

¹ Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН,
152742, Ярославская область, Некоузский р-н, Борок, Россия
pavlov@ibiw.yaroslavl.ru

² ФГУП Азовский Научно-Исследовательский Институт Рыбного Хозяйства (ФГУП
АзНИИРХ), 344002, г. Ростов-на-Дону, ул. Береговая, 21в.

Водохранилища Пролетарского каскада расположены на юге России в регионе с интенсивным сельскохозяйственным производством и имеют важное рыбохозяйственное значение. Оценка современного экологического состояния, включая степень антропогенного загрязнения, этих водоемов и их биологических ресурсов является важной задачей. Эта задача приобретает особую актуальность в связи с разработкой проекта строительства канала «Евразия» (составной частью которого будут нынешние Пролетарское и Веселовское водохранилища) и планами по изъятию части популяции дрейссенид для использования в качестве корма для сельскохозяйственных животных. Моллюски р. *Dreissena* могут служить удобным объектом для мониторинга химического загрязнения водных экосистем. Проведено

определение химического состава, включая потенциально токсичные тяжелые металлы и органические загрязняющие вещества (ЗВ) в мягких тканях и раковинах моллюсков рода *Dreissena* из Пролетарского и Веселовского водохранилищ. Параллельно проанализировано содержание загрязняющих веществ в других компонентах экосистемы – донных отложениях и рыбах промысловых видов. Исследование позволило сделать следующие выводы: 1). Уровни содержания потенциально-токсичных металлов (свинец, мышьяк, кадмий, ртуть) и ЗВ (хлорорганические пестициды) в тканях моллюсков и других компонентах экосистем водохранилища относительно невелики и в целом состояние среды обитания биологических ресурсов с точки зрения загрязнения приоритетными токсикантами не представляется опасным; 2). Уровни потенциально-токсичных металлов и ЗВ в тканях дрейссен не превышают установленных нормативов, и сырье из этих моллюсков может быть использовано на корм скоту; 3). Анализ химического состава моллюсков показывает, что они будут ценной минерально-белковой добавкой для с/х животных и птиц, т. к. содержат до 65% полноценного белка, до 10% жира, до 13% углеводов, витамины А, В₁, В₂, Е, каротиноиды, а также макро- и микроэлементы (Ca, Mg, P, Si, Sn, Fe, Mn, Ba, Al, K, V, Zn, Cr, Ni).

ГЛУБОКОВОДНЫЙ ЭКОТИП *DREISSENA BUGENSIS*: ОБЛАСТЬ РАСПРОСТРАНЕНИЯ, МОРФОЛОГИЯ, ЭКОЛОГИЯ

В. В. Павлова

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН,
152742, Ярославская область, Некоузский р-н, Борок, Россия
vera@ibiw.yaroslavl.ru

Двустворчатый моллюск *Dreissena bugensis* является одним из наиболее активных видов-вселенцев. До начала 1940-х гг. область распространения этого вида ограничивалась нижним течением рек Ингульца и Южного Буга и Днепро-Бугским лиманом, но затем *D. bugensis* начала подниматься вверх по течению Днепра, заселяя сооружаемые водохранилища (Андрусов, 1897; Журавель, 1967). К началу 1990-х гг. она проникла в бассейны Днепра, Днестра, Дона, Волги (Антонов, 1993; Харченко, 1995; Zhulidov et al., 2004), а также в Североамериканские Великие озёра (May, Marsden, 1992). Почти сразу после обнаружения этого вида в Великих озёрах, в оз. Эри был найден его глубоководный экотип, получивший название *profunda* (Dermott, Munawar, 1993).

Область распространения. В Североамериканских Великих озёрах форма *profunda* была обнаружена, кроме оз. Эри, в озерах Онтарио (Claxton et al., 1998), Мичиган (Nalepa et al., 2009), Гурон (Nalepa et al., 2013). В европейской части ареала представители *profunda* были найдены впервые в 2009 г. в Чебоксарском вдхр. (Pavlova, 2012); эта находка показала, что возможность формирования глубоководного экотипа – свойство не только американских *D. bugensis*, но вида в целом.

Морфология. Морфологические различия двух экотипов *D. bugensis* касаются формы и окраски раковины и длины вводного сифона. Стандартные промеры моллюсков (измерение длины, высоты и выпуклости раковины) свидетельствуют, что для формы *profunda* характерны меньшие индексы высоты (H/L) и выпуклости (W/L) (Dermott, Munawar, 1993; Pavlova, 2012) (табл.). Исследования глубоководного экотипа в Чебоксарском вдхр. показали, что его отличия по индексам H/L и W/L проявляются уже при длине раковины 6–8 мм, что свидетельствует о раннем формировании в онтогенезе глубоководного облика (Pavlova, 2012).

Анализ очертаний створок моллюсков с помощью методов геометрической морфометрии показал, что ключевые различия двух экотипов выявляются по отношению высоты к длине раковины, величине апикального угла и форме брюшного края. Представители формы *profunda* имеют овально-каплевидные очертания раковины, низкое

отношение высоты к длине, апикальный угол значительной величины и выпуклый брюшной край. Для типичных *D. bugensis* характерны очертания, близкие к треугольным, значительное отношение высоты к длине, меньший апикальный угол, брюшной край – чаще прямой или s-образный, редко – выпуклый.

Таблица. Морфологические характеристики *D. bugensis* с двух станций из приплотинной части Чебоксарского водохранилища (ср. \pm ош. ср.)

Глубина	Экотип	N, экз.	L, мм	H/L	W/L
5 м	типичный	163	16.93 \pm 0.49	0.611 \pm 0.002	0.430 \pm 0.004
26.5 м	глубоководный	152	16.26 \pm 0.48	0.552 \pm 0.002	0.369 \pm 0.003

Диапазон внутривидовой морфологической изменчивости, оцененной по стандартным промерам и с помощью методов геометрической морфометрии, у представителей глубоководного экотипа меньше, чем у типичных *D. bugensis*. Подобный вывод был сделан и для *D. bugensis* из озера Эри с применением других методик (Claxton et al., 1998). Вероятно, снижение вариабельности является следствием специализации моллюсков к глубоководному образу жизни.

Для формы *profunda* характерна меньшая пигментированность раковин, чем для типичных представителей вида. Обычно у глубоководных моллюсков брюшной край не окрашен, а некоторые особи депигментированы полностью (Dermott, Munawar, 1993; Pavlova, 2013).

Исследователи, впервые описавшие форму *profunda*, отмечали, что этим моллюскам свойственен удлинённый вводной сифон, достигающий 40% длины тела (Dermott, Munawar, 1993). Визуальные наблюдения за *D. bugensis* из Чебоксарского водхр. показали, что у глубоководных особей вводной сифон примерно в два раза длиннее, чем у мелководных (Pavlova, 2012).

Экология. Впервые глубоководная морфа *D. bugensis* была обнаружена на глубинах более 40 м в оз. Эри (Dermott, Munawar, 1993). Отмечалось, что моллюски в пробах находились по отдельности, редко соединялись друг с другом биссусом. Отложения оксидов железа и марганца на носиках крупных особей свидетельствовали о том, что раковины расположены вертикально, сифонами вверх, и погружены на 3–6 мм в субстрат (Dermott, Munawar, 1993).

Авторы предполагали, что эти моллюски могут представлять фенотип, адаптированный к мягким грунтам. Подтверждением этой точки зрения можно считать обнаружение морфы *profunda* на мягких субстратах на небольших глубинах – 13 м и меньше (Claxton et al., 1998; Nalepa et al., 2009). Однако в Чебоксарском водохранилище глубоководный экотип обнаружен на песчано-галечном грунте в зоне влияния Новочебоксарской ГЭС, где скорость придонного течения составляла более 0.5 м/с, что препятствует заилению.

Нам представляется более вероятным, что ключевым фактором, влияющим на формирование глубоководного экотипа, является глубина (и величина гидростатического давления), а точнее – глубина местообитания, где оседает личинка моллюска после завершения планктонной стадии жизненного цикла. При оседании на мелководье формируется типичный экотип, при заселении глубоких участков – морфа *profunda*. Вследствие многолетних исследований дрейссен верхневолжских водохранилищ (Рыбинского и Горьковского) автор предполагает, что пороговое значение глубины составляет не менее 21 м. Это максимальные глубины в указанных водоёмах, при этом в них обитают лишь типичные представители *D. bugensis* (Pavlova, 2013, in press). В Чебоксарском водохранилище глубоководный экотип обитает на глубине 26.5 м. Поэтому пороговое значение глубины, при достижении которого формируется глубоководный экотип, лежит в пределах 21–26.5 м. Нам представляется вероятным, что морфа *profunda* может быть обнаружена в других водоёмах Европы с глубинами более 21 м – прежде всего, в водохранилищах Волги и Днепра.

Таким образом, глубоководный экотип обладает широкой экологической валентностью. Он обитает на глубинах от 6 и глубже 90 м (Nalepa et al., 2009), при различных скоростях течения (от 0 и не менее чем до 0.5 м/с), может занимать как илистые, так и песчано-галечные грунты.

Список литературы

- Андрусов Н. И. Ископаемые и ныне живущие Dreissensidae Евразии. С-Пб, 1897. 685 с.
- Антонов П. И. О вселении двустворчатого моллюска *D. bugensis* (Andr.) в волжские водохранилища // Экологические проблемы бассейнов крупных рек. Тезисы докладов. Тольятти: ИЭВБ РАН, 1993. С. 52–53.
- Журавель П. А. Образование новых очагов фауны лиманно-каспийского комплекса в водоёмах различных климатических зон СССР // Зоологический журнал. 1967. Т. 46. № 8. С. 1152–1162.
- Харченко Т. А. Дрейссена: ареал, экология, биопомехи // Гидробиол. журн. 1995. Т. 31. № 3. С. 3–10.
- Claxton T.W., Wilson A.B., Mackie G.L., Boulding E.G. A genetic and morphological comparison of shallow- and deep-water populations of the introduced dreissenid bivalve *Dreissena bugensis*. // Canadian Journal of Zoology. 1998. V. 76. P. 1269–1276.
- Dermott R., Munawar M. Invasion of Lake Erie offshore sediments by *Dreissena*, and its ecological implications // Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. 1993. V. 50. P. 2298–2304.
- May B., Marsden J.E. Genetic identification and implications of another invasive species of dreissenid mussel in the Great Lakes // Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. 1992. V. 49. P. 1501–1506.
- Nalepa T. F., Fanslow D. L., Lang G. A. Transformation of the offshore benthic community in Lake Michigan: recent shift from the native amphipod *Diporeia* spp. to the invasive mussel *Dreissena rostriformis bugensis* // Freshwater Biology. 2009. V. 54. P. 466–479.
- Nalepa T. F., Pavlova V. V., Wong W. H., Jansen J., Houghton C. S. Variation in morphological traits of quagga mussels (*Dreissena rostriformis bugensis*) in Lake Michigan, with limited comparisons to quagga mussels in Lake Mead, southwestern U. S. and Cherboksary Reservoir, Russia // Quagga and Zebra Mussels: Biology, Impacts, and Control. Second Edition. Boca Raton, USA, 2013. In press.
- Pavlova V. First finding of deepwater *profunda* morph of quagga mussel *Dreissena bugensis* in the European part of its range. // Biological Invasions. 2012. V. 14. P. 509–514.
- Pavlova V.V. Morphological variability of *Dreissena polymorpha* and *Dreissena rostriformis bugensis* (Mollusca, Bivalvia) // Quagga and Zebra Mussels: Biology, Impacts, and Control. Second Edition. Boca Raton, USA, 2013. In press.
- Zhulidov A.V., Pavlov D.F., Nalepa T.F., Scherbina G.H. Relative distributions of *Dreissena bugensis* and *Dreissena polymorpha* in the Lower Don River system, Russia // International Review of Hydrobiology. 2004. V. 89. P. 326–333.

ДРЕЙССЕНИДЫ В СОСТАВЕ МАКРОЗООБЕНТОСА УСТЬЕВОЙ ОБЛАСТИ ПРИТОКОВ РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

С. Н. Перова

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

Моллюски-дрейссениды *Dreissena polymorpha* (Pallas) и *D. bugensis* Andrusov – постоянный компонент сообществ макрозообентоса Рыбинского водохранилища, роль этих видов в экосистеме чрезвычайно велика. Скопления дрейссены являются мощным фактором, формирующим сообщество макробеспозвоночных (Дрейссена ..., 1994). Дрейссена, благодаря своей фильтрационной деятельности играет огромную роль в самоочищении водоемов, как мощный биофильтр (Львова и др., 1980). Заселение дрейссеной Рыбинского и Горьковского водохранилищ способствовало их самоочищению и значительному улучшению кормовой базы бентосоядных рыб (Перова, Щербина, 2001, Щербина, 2002). Целью настоящей работы было изучение распространения дрейссенид в устьевой области малых рек – притоков Рыбинского водохранилища. Известно, что при взаимодействии речных вод с водами водохранилища в устьевой области формируется градиентная (фронтальная) зона с резким изменением гидрофизических характеристик, ее динамика определяется в основном сезонными изменениями уровня воды в водохранилище и величиной расхода реки (Законнов и др., 2010). В зоне смешения речных и водохранилищных вод происходит изменение содержания и состава растворенных веществ и формирование вод с новыми гидрохимическими показателями (Отюкова, 2012). В результате изменения условий среды, в устьевых областях притоков происходит смена речной фауны, в которой преобладают личинки амфибиотических насекомых, на типичную фауну водохранилищ, в которой доминируют личинки мотыля, олигохеты и моллюски. При этом значительно уменьшается видовое богатство и разнообразие макрозообентоса, а его количественное обилие увеличивается за счет массового развития доминирующих видов хирономид и олигохет (Перова, 2012 б).

Исследовалась структура макрозообентоса малых рек – притоков Рыбинского водохранилища на участках нижнего течения и в зоне выклинивания подпора: в р. Ильдь – в различные сезоны 2007, 2008, 2010 и 2011 гг., в реках Себла, Ламь и Юхоть – в 2010–2011 гг. Границы пространственного размещения зоны смешения вод притока и приемника были определены путем выделения речных (более минерализованных) и водохранилищных (более опресненных) вод на основе их электропроводности (Болотов и др., 2011). Материал собирали весной, летом и осенью в устьевой области рек, станции были расположены следующим образом: 1 – зона свободного течения притока (ЗСТп); 2 – фронтальная зона (ФЗ) – участок с резкими изменениями гидрофизических параметров; 3 – переходная зона приемника (ПЗП) с относительно стабильными значениями электропроводности, максимально приближенными к водам водохранилища; 4 – водохранилище (В). На р. Ильдь в ЗСТп и ФЗ было расположено по 2 станции, в зоне ПЗП – 3 станции: станция 5 – в месте слияния рек Ильдь и Сутка, 6 – в месте впадения судоходного канала и 7 – в устье р. Сутка, в водохранилище – одна. Следует отметить, что до зарегулирования Волги, р. Ильдь была притоком р. Сутка, после создания водохранилища, водная масса расположенная выше и ниже места их слияния – единая часть зоны выклинивания подпора речных вод. Подробное описание зон и станций содержится в работе: (Болотов и др., 2012). Пробы грунта отбирали с помощью дночерпателей ДАК-250 с площадью захвата 1/40 м² и ДАК-100 (1/100 м²) по 2 подъема на каждой станции. Отобранный грунт промывали через сито с размером ячеи 200–220 мкм. Сбор, разборку, камеральную и статистическую обработку собранного материала проводили по стандартной методике (Методика ..., 1975) с некоторыми уточнениями и дополнениями (Щербина, 1993).

В течение вегетационного сезона в 2007–2008 гг. дрейссениды были обнаружены в составе макрозообентоса исследованных участков р. Ильдь только в двух зонах: ФЗ и ПЗП, причем моллюски *Dreissena polymorpha* и *D. bugensis* обычно встречались в совместных поселениях, по численности и биомассе преобладал то один вид, то другой (табл. 1).

Таблица 1. Некоторые характеристики поселений дрессенид в устьевой области притоков Рыбинского водохранилища

Дата	Зона, станция	Характер грунта	Глубина, м	N, экз./м ²	B, г./м ²	% молоди от N общ.	% молоди от B общ.
р. Ильдь							
31.05.07	ПЗП, 7	СИ, ЗР	6	<u>4080</u> 820	<u>1335.0</u> 884.0	<u>76.5</u> 56.1	<u>5.9</u> 5.1
28.06.07	ПЗП, 6	СИ, ЗР	9	<u>300</u> 0	<u>260.6</u> 0.0	<u>16.7</u> 0.0	<u>0.2</u> 0.0
6.09.07	ПЗП, 6	СИ, ЗР	8.5	<u>1040</u> 40	<u>887.8</u> 71.6	<u>23.1</u> 0.0	<u>1.9</u> 0.0
18.10.07	ПЗП, 5	ЗР	4.0	<u>460</u> 20	<u>654.6</u> 52.0	-	- 0.0
28.05.08	ФЗ, 4	ЗР	3.8	<u>40</u> 0	<u>110.0</u> 0.0	<u>0.0</u> 0.0	<u>0.0</u> 0.0
28.05.08	ПЗП, 5	ЗР	5.0	<u>1800</u> 300	<u>2544.8</u> 1.4	<u>13.3</u> 100	<u>0.0</u> 100
28.05.08	ПЗП, 7	СПИ, ЗР, РО	5.4	<u>660</u> 660	<u>264.0</u> 700.0	<u>0.0</u> 18.1	<u>0.0</u> -
10.07.08	ФЗ, 4	ЗР	3.0	<u>180</u> 0	<u>270</u> 0.0	<u>0.0</u> 0.0	<u>0.0</u> 0.0
10.07.08	ПЗП, 5	ЗР	4.0	<u>120</u> 0	<u>240.0</u> 52.0	<u>0.0</u> 0.0	<u>0.0</u> 0.0
10.07.08	ПЗП, 7	ЗР	5.0	<u>3680</u> 5780	<u>1789.0</u> 4466.0	-	-
8.09.08	ПЗП, 5	ЗР	8.0	<u>180</u> 20	<u>220.6</u> 4.2	<u>0.0</u> 0.0	<u>0.0</u> 0.0
8.09.08	ПЗП, 6	ЗР	9.0	<u>20</u> 0	<u>50.6</u> 0.0	<u>0.0</u> 0.0	<u>0.0</u> 0.0
8.09.08	ПЗП, 7	ЗР	4.0	<u>1920</u> 4440	<u>891.0</u> 3672.0	<u>53.1</u> -	<u>21.5</u> -
19.05.10	ПЗП, 7	СИ, ЗР	5.0	<u>0</u> 320	<u>0.0</u> 276.0	<u>0.0</u> 0.0	<u>0.0</u> 0.0
31.05.11	В, 8	ЗР	5.0	<u>40</u> 0	<u>36.0</u> 0.0	<u>0.0</u> 0.0	<u>0.0</u> 0.0
р. Юхоть							
20.07.11	В, 4	ЗП	3.0	<u>3850</u> 2500	<u>3775.0</u> 975.0	<u>44.1</u> 2.0	- -
р. Ламь							
15.09.11	ЗСТп, 1	ЗП	2.0	<u>0</u> 200	<u>0.0</u> 1200.0	<u>0.0</u> 0.0	<u>0.0</u> 0.0
15.09.11	В, 4	СИ, РО	1.5	<u>0</u> 1550	<u>0.0</u> 1460.0	<u>0.0</u> 25.8	<u>0.0</u> -
р. Себла							
11.10.10	В, 4	СИ	6	<u>50</u> 0	<u>70.0</u> 0.0	<u>0.0</u> 0.0	<u>0.0</u> 0.0

Примечание. N – численность, B – биомасса; над чертой – *D. polymorpha*, под чертой – *D. bugensis*; прочерк – нет данных; ЗП – заиленный песок, ЗР – заиленный ракушечник, СИ – серый ил, СПИ – серый песчанистый ил, РО – растительные остатки.

Следует отметить, что донные отложения на станциях, где были обнаружены дрейссениды, представлены в основном заиленным ракушечником, состоящим из раковин отмерших моллюсков этих видов. Наиболее высокие количественные показатели дрейссенид отмечены в ПЗП на станции 7, расположенной в месте выхода р. Сутки в водохранилище (табл. 1).

На этой же станции в конце мая 2007 г. было зарегистрировано наибольшее количество молоди обоих видов дрейссенид размером 2–12 мм, которая составляла более половины от общей численности этих моллюсков (табл. 1). По материалам сборов макрозообентоса в 1990 г., р. Сутка наиболее продуктивна из всех исследованных устьевых участков Рыбинского водохранилища (Щербина, 2005).

В 2010 г. моллюск *D. polymorpha* в устьевой области р. Ильдь не встречался, *D. bugensis* была однократно отмечена на станции 7, расположенной в ПЗП. В 2011 г. моллюски дрейссениды в пробах макрозообентоса устьевой области р. Ильдь не отмечались, только в зоне водохранилища однократно (31.05.11) была обнаружена *D. polymorpha* в небольшом количестве (табл. 1).

Высокое обилие дрейссенид отмечено в июле 2011 г. в устье р. Юхоть, где общая численность двух видов составляла 6350 экз./м², а биомасса – 4750 г/м². При этом 44% от общей численности *D. polymorpha* составляла молодь размером 8–12 мм, а *D. bugensis* в основном была представлена размерной группой 18–30 мм. В р. Ламь из двух видов дрейссенид отмечена только *D. bugensis*, ее высокое обилие наблюдалось в сентябре 2011 г. в зоне, где, река становится водохранилищем, при этом особи размером 3–12 мм составляли 25.8% от общей численности (табл. 1). В р. Себла отмечена только единичная находка *D. polymorpha*.

Эти данные представляют интерес в связи с результатами мониторинга макрозообентоса, проводившегося в 2009–2013 гг. на шести стандартных станциях, пять из которых расположены в Главном и одна – в Волжском плесах Рыбинского водохранилища. В течение вегетационного сезона 2009 г. оба вида дрейссенид регулярно встречались и были доминирующими видами в составе сообществ макрозообентоса на стандартных станциях Рыбинского водохранилища (Перова, 2012 а). Начиная с июля 2010 г. и по октябрь 2011 г. (по материалам стандартных рейсов, проводившихся с мая по октябрь 2 раза в месяц), дрейссениды стали встречаться значительно реже, их обилие снизилось. В течение вегетационного сезона 2012 г. и до августа 2013 г. дрейссениды в составе проб макрозообентоса на стандартных станциях Рыбинского водохранилища не встречались. Небольшое количество (80 экз./м², 7.2 г./м²) сеголетков *D. polymorpha* размером 7–10 мм было обнаружено 5.08.2013 г. в Главном плесе на глубине 15 м, грунт – серый ил. Причины такого снижения обилия дрейссенид в Волжском и Главном плесах водохранилища еще не изучены, можно предположить, что одной из них могла стать аномально высокая температура воды, наблюдавшаяся в июле и августе 2010 г. и вызвавшая увеличения видового богатства и обилия зоопланктона, тогда как численность велигеров дрейссен уменьшилась в 8–25 раз, по сравнению с периодом наблюдений 2005–2009 гг. (Соколова, 2008, 2012). Для выяснения причин снижения обилия дрейссенид требуются дальнейшие комплексные исследования и наблюдения за экосистемой Рыбинского водохранилища.

Список литературы

- Болотов С.Э., Цветков А.И., Романенко А.В., Малин М.И., Крылов А.В. Проявление эффекта «второго дна» при вертикальном распределении планктона в области контакта вод малого притока водохранилища // Тез. докл. Всероссийской конф. Тольятти: Кассандра. 2011. С. 25.
- Болотов С.Э., Цветков А.И., Крылов А.В. Гидроэкологическое районирование и гидробиологический режим устьевой области малого притока Рыбинского водохранилища // Бассейн Волги в XXI-м веке: структура и функционирование экосистем водохранилищ. Сборник материалов докл. Всеросс. конф. Ин-т биологии

- внутр. вод им. И.Д. Папанина РАН, Борок, 2012. Ижевск: Издатель Пермьяков С.А., 2012. С. 22–26.
- Дрейссена *Dreissena polymorpha* (Pall.) (Bivalvia, Dreissenidae) Систематика, экология, практическое значение. М.: Наука, 1994. 240 с.
- Законнов В.В., Поддубный С.А., Законнова А.В., Касьянова В.В. Осадкообразование в зонах переменного подпора водохранилищ Волжского каскада // Водные ресурсы. 2010. Т. 37. № 4. С. 425–433.
- Львова А.А., Извекова Э.И., Соколова Н.Ю. Роль донных организмов в трансформации органического вещества и в процессах самоочищения водоема // Бентос Учинского водохранилища. М.: Наука, 1980. С. 171–177.
- Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М.: Наука. 1975. 254 с.
- Отюкова Н.Г. Гидрохимическая характеристика устьевой области малой реки Ильдь бассейна Рыбинского водохранилища // Бассейн Волги в XXI-м веке: структура и функционирование экосистем водохранилищ. Сборник материалов докл. Всеросс. конф. Ин-т биологии внутр. вод им. И.Д. Папанина РАН, Борок, 2012. Ижевск: Издатель Пермьяков С.А., 2012. С. 209–210.
- Перова С.Н. Таксономический состав и обилие макрозообентоса Рыбинского водохранилища в начале XXI века // Биология внутр. вод. М., № 2. 2012 а. С. 1–10.
- Перова С.Н. Структура и пространственное распределение макрозообентоса устьевых областей притоков Рыбинского водохранилища // Бассейн Волги в XXI-м веке: структура и функционирование экосистем водохранилищ. Сб. мат. докл. Всеросс. конф. Ин-т биологии внутр. вод им. И.Д. Папанина РАН, Борок, 2012. Ижевск: Издатель Пермьяков С.А., 2012 б. С. 220–223.
- Перова С.Н., Щербина Г.Х. Влияние массовых видов вселенцев на продуктивность макрозообентоса Горьковского водохранилища. Тез. докл. Междунар. симп. по вселенцам, 27–31 августа 2001. Борок. С. 162–167.
- Соколова Е.А. Сезонная и многолетняя динамика численности велигеров дрейссены в Рыбинском водохранилище // Дрейссениды: эволюция, систематика, экология. Лекции и мат. докл. I-й Межд. школы-конф. ИБВВ РАН им. И.Д. Папанина. ООО «Ярославский печатный двор», 2008. С. 136–139.
- Соколова Е.А. Влияние аномально высокой температуры на зоопланктон Рыбинского водохранилища // Бассейн Волги в XXI-м веке: структура и функционирование экосистем водохранилищ. Сборник материалов докл. Всеросс. конф. Ин-т биологии внутр. вод им. И.Д. Папанина РАН, Борок, 2012. Ижевск: Издатель Пермьяков С.А., 2012. С. 274–276.
- 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. Роль массовых видов вселенцев в повышении продуктивности верхневолжских водохранилищ // Актуальные проблемы водохранилищ. Тез. докл. Ярославль, 2002. С. 333–335.
- Щербина Г.Х. Структура макрозообентоса устьевых участков некоторых притоков Рыбинского водохранилища // Биология внутр. вод. 2005. № 4. С. 50–58.

МНОГОЛЕТНИЙ АНАЛИЗ СТРУКТУРЫ ПОСЕЛЕНИЙ ДВУХ ВИДОВ ДРЕЙССЕНИД (MOLLUSCA, DREISSENIDAE) В РЫБИНСКОМ ВОДОХРАНИЛИЩЕ

Е. Г. Пряничникова

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН,
152742, Ярославская область, Некоузский р-н, Борок, Россия
pryanichnikova_e@mail.ru

В Рыбинском водохранилище инвазия *D. polymorpha* началась с 1947 г. (Жадин и др., 1961). А взрослые особи *D. bugensis* впервые обнаружены лишь в 1997 г. в Волжском плесе Рыбинского водохранилища. К 2000 г. отмечен переход поселений дрейссенид от монотипичного (одновидового) к смешанному (двувидовому) типу в граничащих с ним Угличском и Горьковском водохранилищах (Орлова, Щербина, 2002; Orlova et al., 2000). В настоящее время Рыбинское водохранилище является северной границей ареала *D. bugensis*.

Основной целью нашей работы было исследование в период 2005–2012 гг. пространственного распределения и изменений основных структурных показателей популяций *D. polymorpha* и *D. bugensis* в Рыбинском водохранилище. Материал для исследования собирали в 2005–2012 гг. в различных плесах Рыбинского водохранилища. Так же были использованы данные стандартных рейсов ИБВВ РАН (Перова, 2009). Количественные пробы отбирали при помощи модифицированного дночерпателя ДАК-100 с площадью захвата 0.01 м² (по 2 выемки) и дночерпателя ДАК-250 с площадью захвата 0.025 м². У всех особей дрейссенид в пробе проводили видовую идентификацию, определяли сырую массу и измеряли длину раковины. В дальнейшем рассчитывали такие показатели как плотность (экз./м²) и биомасса (г/м²) моллюсков. Качественные сборы осуществляли с помощью драги, а так же исследовали твердые субстраты с обрастаниями моллюсков, попадавшие в донный трал при отловах рыбы. Всего было собрано и проанализировано более 200 количественных и 20 качественных проб.

Наиболее подробно был исследован Волжский плес, где совместно обитают два вида дрейссенид: *D. polymorpha* и *D. bugensis* (Orlova et al., 2000 и др.). За период с 2005 по 2012 гг. на этом участке водохранилища численность *D. polymorpha* сократилась более чем в пять раз, *D. bugensis* – в три раза. После 2008 г., характеризующегося максимальными показателями для обоих видов дрейссенид, последовало резкое снижение численности как *D. polymorpha*, так и *D. bugensis*. В 2010 г. из-за аномально жаркого лета (Соколова, 2012; Тимофеева, Сигарева, 2012) численность обоих видов сократилась до наименьших значений за исследуемый период. Несмотря на это, *D. bugensis* до сих пор продолжает составлять основу дрейссенид в Волжском плесе (79% от общей численности дрейссенид), на отдельных участках – до 99%, практически вытеснив *D. polymorpha*.

В 2008 г. в Главном плесе Рыбинского водохранилища впервые была обнаружена *D. bugensis*. Ее доля была относительно невелика и составляла 1.3% от общей численности дрейссенид. До этого момента *D. bugensis* была обнаружена на границе Волжского и Главного плесов в 2005 г. (Пряничникова и др., 2011). В 2009 г. в Главном плесе Рыбинского водохранилища *D. bugensis* уже присутствовала в количественных пробах и ее доля по численности составляла более 25% (Перова, 2012, неопубликованные данные). В 2011 г. произошло увеличение доли *D. bugensis* до 93%, в основном за счет сокращения численности *D. polymorpha* (Пряничникова, 2012). Численность бугской дрейссены с 2009 по 2012 гг. практически не изменилась.

В Моложском плесе несколько экземпляров *D. bugensis* были обнаружены в 2005 г. на ст. Противье (Пряничникова и др., 2011). В последующие годы в этом участке водохранилища не были обнаружены живые особи *D. bugensis*. В 2012 г. в Моложском плесе на ст. Противье был обнаружен танатоценоз, где присутствовало несколько створок бугской дрейссены.

В Шекснинском плесе за все время исследования *D. bugensis* не была обнаружена. Достоверных изменений численности *D. polymorpha* в период 2005–2012 гг. не наблюдалось.

Максимальная численность *D. polymorpha* в Рыбинском водохранилище была зафиксирована в 2008 г. в Моложском плесе и составила 4067 экз./м², минимальная – в 2010 г. в Волжском плесе – 10 экз./м² – что более чем в 100 раз меньше чем в 2005 г. (Пряничникова и др., 2011). Наибольшая численность *D. bugensis* была отмечена в Волжском плесе водохранилища в 2008 г. – 8312 экз./м², минимальная – в 2010 г. в этом же плесе и составила 50 экз./м².

В течение последнего десятилетия в водоемах наблюдается снижение численности популяции *D. polymorpha* и рост численности популяции *D. bugensis* (Shcherbina, Buckler, 2006). Полученные нами результаты для Рыбинского и Горьковского водохранилищ подтверждают тенденцию сокращения численности *D. polymorpha*, отмеченную и в других водоемах (Антонов, Козловский, 2003; Зинченко, Курина, 2012; Farr, Payne, 2010). Подобные ситуации описаны для Запорожского и Днепровского водохранилищ, в которых 80–90% численности моллюсков составляла *D. bugensis* (Журавель, 1965; Лубянов, Золотарева, 1976; Orlova et al., 2000). Основными причинами данного явления авторы называют: толерантность *D. bugensis* к илистому дну и низкому содержанию кислорода в воде (Журавель, 1965; Лубянов, Золотарева, 1976; Мороз, 1980; Шкорбатов, 1973; Шкорбатов и др., 1994; Jones, Ricciardi, 2005; Orlova et al., 2000). По сравнению с *D. polymorpha*, популяции *D. bugensis*, как в южных, так и в северных водоемах, менее чувствительны к ухудшению кислородного режима, заиливанию водоемов, более устойчивы при их эвтрофировании и крайне редко после первичной вспышки численности уступают свои позиции в смешанном поселении (Shcherbina, Buckler, 2006). Уменьшение доли бугской дрейссены относительно полиморфной было отмечено в низовьях р. Дон (Zhulidov et al., 2013). Несмотря на сохранение пропорций, в Волжском плесе было зарегистрировано уменьшение количественных показателей *D. bugensis*. В бассейне Верхней Волги, помимо предпочтения *D. bugensis* мелких фракций пищи и относительно высокой скорости фильтрации (Пряничникова, Щербина, 2005) могут возникать сложности в натурализации вида из-за следующих особенностей его экологии: требования к довольно высокому содержанию катионов кальция в воде (Karataev et al., 1998), склонности обитать в относительно глубоководных участках водоемов (Jones, Ricciardi, 2005), менее эффективного размножения при более продолжительном сезонном периоде пребывания гонад в половозрелом состоянии; слабого прикрепления к субстрату; тонкостенной и хрупкой раковины, которая упрощает выедание взрослых особей вида моллюскоядными рыбами (язем, плотвой, густерой, крупным лещом и др.) (Пряничникова и др., 2011).

В Учинском водохранилище как показано (Львова, 1978) до 80% *D. polymorpha* размером до 15 мм выедается рыбами-бентофагами, в том числе и плотвой. Снижение численности популяции полиморфной дрейссены связано помимо прочих причин с тем, что Рыбинское водохранилище является единственным водоемом Волжского каскада, где в промысловом количестве обитает крупная моллюскоядная форма плотвы (Стрельникова и др., 2001). Основным абиотическим фактором, по отношению к которому эти два вида дрейссенид наиболее различаются – это количество растворенного кислорода в воде (Мороз, 1980; Шкорбатов и др., 1973, 1994). Кислородный режим Рыбинского водохранилища ранее был благоприятен в течение всего года на большей части акватории, дефицит кислорода возникал на отдельных участках в феврале-марте в придонных слоях наиболее глубоких и малопроточных участков (Былинкина, 2001). До 2010 г. заметного дефицита растворенного кислорода не обнаруживали. Так, в августе 2007 г. в период интенсивного «цветения» воды синезелеными водорослями содержание кислорода в придонном слое воды водохранилища не опускалось ниже 4.8–4.5 мг/л (станции Молога, Первомайка). Впервые ухудшение летнего кислородного режима зарегистрировали в аномально жарком июле–августе 2010 г. Тогда *T* воды у дна достигала 25°C (Лазарева и др., 2012).

В результате наблюдений за сообществами дрейссенид было выявлено снижение количественных показателей популяции *D. polymorpha*, как в монотипичных, так и в совместных с бугской дрейссеной сообществах. Одной из вероятных причин снижения численности популяций дрейссенид является формирование придонного дефицита растворенного кислорода.

Список литературы

- 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 инвазийным видам, Борок, Ярославской области, Россия, 27–31 августа 2001 г. Борок: 2003. С. 18–20.
- Былинкина А.А. Гидрохимическая характеристика // Экологические проблемы Верхней Волги. Ярославль: ЯГТУ, 2001. С. 26–36.
- Жадин В.И., Герд С.В. Реки, озера и водохранилища СССР, их фауна и флора, М., 1961.
- Журавель П.А. О широком расселении по каналам и водохранилищам Украины дрейссены бугской и ее массовом развитии // Моллюски. Вопросы теоретической и прикладной малакологии. Тез. докл. Сб. 2. М.-Л.: Наука, 1965. С. 63–64.
- Зинченко Т.Д., Курина Е.М. Макрозообентос Саратовского и Куйбышевского водохранилищ: динамика расселения чужеродных видов // Бассейн Волги в XXI-м веке: структура и функционирование экосистем водохранилищ. 2012. С. 93–96.
- Лазарева В.И., Минеева Н.М., Жданова С.М. Пространственное распределение планктона в водохранилищах Верхней и Средней Волги в годы с различными термическими условиями // Поволжский экологический журнал. 2012. № 4. С. 399–412.
- Лубянов И.П., Золотарева В.И. Особенности биологии *Dreissena bugensis* (Andr.) – важного биофильтра Запорожского водохранилища // Гидробиологические исследования самоочищения водоемов. Л.: Наука, 1976. С. 129–133.
- Львова А.А. Продукция *Dreissena polymorpha* (Pall.) Учинского водохранилища // Комплексные исследования водохранилищ. М., 1978. Вып. 4. С. 208–215.
- Мороз Т.Г. Потребление кислорода моллюсками при разных температурах в лабораторных условиях // Экология. 1980. № 10. С. 100–102.
- Орлова М.И., Щербина Г.Х. О распространении *Dreissena bugensis* (Dreissenidae, Bivalvia) в верхневолжских водохранилищах // Зоол. журн. 2002. Т. 81. № 5. С. 515–520.
- Перова С.Н. Таксономический состав и обилие макзообентоса Рыбинского водохранилища в начале XXI века // Биология внутр. вод. М., № 2. 2012. С. 1–10.
- Пряничникова Е.Г., Тютин А.В., Щербина Г.Х. Сравнительный анализ структуры сообществ двух видов дрейссенид (Mollusca, Dreissenidae) и фауны их эндосимбионтов в условиях верхневолжских водохранилищ // Биология внутр. вод. 2011. № 2. С. 57–64.
- Пряничникова Е.Г., Щербина Г.Х. Сравнение скоростей фильтрации моллюсков *Dreissena polymorpha* (Pall.) и *D. bugensis* (Andr.) в эксперименте // Биологические ресурсы пресных вод: Беспозвоночные. Рыбинск: Изд-во ИБВВ РАН, 2005. С. 278–290.
- Соколова Е.А. Влияние аномально высокой температуры на зоопланктон Рыбинского водохранилища // Бассейн Волги в XXI-м веке: структура и функционирование экосистем водохранилищ. Мат. докл. Всерос. конф. Борок, 2012. С. 274–276.
- Стрельникова А.С., Герасимов Ю.В., Надиров С.Н. Структура и состояние популяций основных промысловых видов рыб рыбинского водохранилища // Экологические проблемы Экологические проблемы Верхней Волги. Ярославль: Издательство ЯГТУ, 2001. С. 179–186.
- Тимофеева Н.А., Сигарева Л.Е. Влияние аномальной жары на содержание растительных пигментов в донных отложениях Рыбинского водохранилища // Бассейн Волги в XXI-м веке: структура и функционирование экосистем водохранилищ. Мат. докл. Всерос. конф. Борок, 2012. С. 304–306.

- Шкорбатов Г.Л. Эколого-физиологические аспекты микроэволюции водных животных. Харьков: Изд-во Харьк. ун-та, 1973. 200 с.
- Шкорбатов Г.Л., Карпевич А.Ф., Антонов П.И. Экологическая физиология // Дрейссена: Систематика, экология, практическое значение. М.: Наука, 1994. С. 67–108.
- Farr M.D., Payne B.S. Environmental Habitat Conditions Associated with Freshwater Dreissenids // Aquatic Nuisance Species Research Program. 2010. 32 p.
- Jones L.A., Ricciardi A. Influence of physicochemical factors on the distribution and biomass of invasive mussels (*Dreissena polymorpha* and *Dreissena bugensis*) in the St. Lawrence River // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 2005. V. 62. № 9. P. 1953–1962.
- Karataev A.Y., Burlakova L.E., Padilla D.K. Physical factors that limit the distribution and abundance of *Dreissena polymorpha* (Pall.) // Journal of Shellfish Research. 1998. V. 17. № 4. P. 1219–1235.
- Orlova M.I., Starobogatov Ya.I., 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. SS21-09. P. 194.
- 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.

НОВЫЕ ДАННЫЕ О РАСПРОСТРАНЕНИИ *DREISSENA BUGENSIS* ANDRUSOV, 1897 В УКРАИНСКИХ РЕКАХ БАССЕЙНА АЗОВСКОГО МОРЯ

С. А. Сидоровский¹, А. В. Мартынов², М. О. Сон³

¹Харьковский национальный университет имени В. Н. Каразина
л. Свободы, 4, г. Харьков, 61022, Украина;
sidorovskyserge@mail.ru;

²Институт зоологии им. И.И. Шмальгаузена НАН Украины,
ул. Б. Хмельницкого, 15, Киев, 01601 Украина
martynov_av@ukr.net;

³Одесский филиал Института биологии южных морей им. А.О. Ковалевского НАН Украины
ул. Пушкинская 37, Одесса, 65125, Украина
michail.son@gmail.com

Бугская дрейссена *Dreissena bugensis* Andrusov, 1897 – один из активно расширяющих свой ареал понто-каспийских видов. Его экспансия зарегистрирована как в пределах понто-каспийского бассейна, так и за его пределами – в Северной Америке и Западной Европе (Харченко, 1995; Orlova et al., 2004, 2005; Zhulidov et al., 2005, 2010; Son, 2007; Molloy et al., 2007; Van der Velde, Platvoet, 2007; Bij de Vaate, Beisel, 2011 и др.).

В бассейне Азовского моря вид впервые обнаружен в 1980 г. в низовьях Дона; позднее его экспансия была описана для Нижнего и Среднего Дона, Маныча, ряда крупных водохранилищ (Усть-Манычское, Пролетарское, Цимлянское) и Таганрогского залива (Zhulidov et al., 2004, 2005, 2010; Набоженко, Сон, 2012). Вместе с тем, данные о современном распространении вида в украинской части бассейна Азовского моря в литературе фрагментарны.

Наши исследования показали крайне неравномерное распределение вида в бассейне Азовского моря. Большая часть местообитаний относится к основному руслу Дона и его водохранилищам (российская часть бассейна). В украинской части бассейна единичные находки были сделаны нами на протяжении основного русла р. Северский Донец в Харьковской и Донецкой областях; в малых реках и водоемах бассейна Северского Донца (реки Уды, Харьков, Лопань, оз. Лиман); бассейне р. Кальмиус. Также известно обнаружение вида в р. Молочная (Северное Приазовье) (Янович, Пампура, 2010)

Экспансия вида по притокам Дона крайне локальна (что вполне естественно, учитывая расселение вида с помощью планктонной личинки) и ограничена реками Маныч и Северский Донец. В обоих случаях экспансия вида, по-видимому, была связана не с проникновением вверх по течению из основного русла, а с переносом личинок по водоводным каналам. В случае с р. Маныч – это могли быть каналы, соединяющие водохранилища Дона и Маныча. В случае с р. Сев. Донец источником, вероятно, служил канал Днепр-Донбасс (в 1985 г.), процесс экспансии вида в котором детально изучался в 1980–90-х гг. (Харченко, 1987, 1995; Окснюк и др., 1990).

Помимо этого, источником проникновения бугской дрейссены в р. Северский Донец могло быть устье Дона или Кальмиуса (с последующей экспансией по каналу Северский Донец-Донбасс), где расположены устьевые порты (Ростов-на-Дону, Таганрог, Мариуполь) в которые вид мог быть занесен с помощью судоходства.

Вместе с тем, одновременные исследования каналов Украины в 1980-х гг. показали, что в канале Северский Донец-Донбасс (связывающем бассейны рек Северского Донца и Кальмиуса) поселения дрейссен вообще не формировались (Окснюк и др., 1990), что резко отличает его от большинства искусственных каналов межбассейновой переброски стока. При этом, то что этот канал служит коридором для распространения чужеродных видов, подтверждается его ролью в распространении ряда видов рыб и понто-каспийских беспозвоночных (Дерипаско и др., 2008; Grigorovich et al., 2002), а наши находки бугской дрейссены в верховьях бассейна Кальмиуса показывают, что это возможно и для рассматриваемого вида. По нашему мнению, отсутствие дрейссен в канале в 1980-х гг. свидетельствует об отсутствии или крайне малом количестве личинок дрейссен на участках Северского Донца в районе водозабора в канал.

В связи с этим, можно сделать вывод, что произошедшее в 1980-х гг. вселение бугской дрейссены в бассейн Дона произошло двумя независимыми путями – в бассейн Северского Донца по каналу Днепр-Донбасс и в низовья Дона, вероятно, посредством морского судоходства.

Заселение низовий Дона скатом личинок из русла Северского Донца маловероятно, поскольку «пресс пропагул», достаточный для колонизации низовий Дона (т.е. растянутый на всем протяжении русла Северского Донца) несомненно, в первую очередь бы реализовался в ненасыщенной видами и оптимальной для развития дрейссенид экосистеме канала Северский Донец-Донбасс. Вместе с тем, в настоящее время вокруг места впадения канала Днепр-Донбасс в Северский Донец образовалась зона сосредоточения поселений бугской дрейссены, охватывающая как русло реки, так и вышеупомянутые малые реки и водоемы. Эта зона, вероятно, служит источником постоянного пополнения лежащих ниже участков скатывающимися личинками – такой характер расселения характерен при экспансии дрейссенид (Son, 2007). Вполне вероятно, что такой скат личинок поддерживает локальные поселения дрейссенид на протяжении русла реки (где они явно не формируют устойчивых массовых поселений) и является источником проникновения вида в Северное Приазовье (р. Кальмиус) через канал Северский Донец-Донбасс.

Список литературы

- Дерипаско О.А., Демченко Н.А., Кулик П.В., Заброда Т.А. Расширение ареала солнечного окуня, *Lepomis gibbosus* (Centrarchidae, Perciformes), на восток Украины // Вестник зоологии. 2008. Т. 42, № 3. С. 269–273.
- Набоженко М. В., Сон М. О. Особенности распределения *Dreissena bugensis* (Andrusov, 1897) (Mollusca: Bivalvia: Dreissenidae) в низовьях Дона, Волги и Таганрогском заливе Азовского моря // Азовское море, Керченский пролив и предпроливные зоны в Чёрном море: проблемы управления прибрежными территориями для обеспечения экологической безопасности и рационального природопользования: сборник статей (по материалам российско-украинского семинара, Ростов-на-Дону, 6–8 июня 2001 г.). Ростов-на-Дону: изд-во ЮНЦ РАН. 2012. С. 191–197.

- Оксиюк О. П., Олейник Г. Н., Шевцова Л. В. и др. Гидробиология каналов Украинской ССР. Киев: Наукова Думка. 1990. 240 с.
- Янович Л.Н., Пампура М.М. Новые находки дрейссены полиморфной и бугской (Mollusca, Bivalvia) в водоемах и водотоках Украины // Vestnik zoologii. 2010. 44, № 4. С. 300.
- Bij de Vaate A., Beisel J.-N. Range expansion of the quagga mussel *Dreissena rostriformis bugensis* (Andrusov, 1897) in Western Europe: first observation from France // Aquatic Invasions, 2011. Vol. 6, Suppl. 1. P. 71–74.
- Grigorovich I.A.; MacIsaac H.J.; Shadrin N.V.; Mills E.L. Patterns and mechanisms of aquatic invertebrate introductions in the Ponto-Caspian region // Canadian Journal of Fisheries & Aquatic Sciences. 2002. Vol. 59, № 7. P. 1189–1208.
- Molloy D.P., Bij de Vaate A., Wilke T., Giamberini L. Discovery of *Dreissena rostriformis bugensis* (Andrusov 1897) in Western Europe // Biological Invasions. 2007. Vol. 9. P. 871–874.
- Orlova M.I., Therriault Th.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. P. 401–418.
- Orlova M.I., Muirhead J.R., Antonov P.I., Shcherbina G.Kh., Starobogatov Y.I., Biochino G.I., Therriault T.W., MacIsaac H.J. Range expansion of quagga mussels *Dreissena rostriformis bugensis* in the Volga River and Caspian Sea basin // Aquatic Ecology, 2004. Vol. 38. P. 561–573.
- 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. Vol. 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. Vol. 2. P. 261–264.
- Zhulidov A.V., Pavlov D.F., Nalepa T.F., Scherbina G.H., Zhulidov D.A., Gurtovaya T.Yu. Relative distributions of *Dreissena bugensis* and *Dreissena polymorpha* in the Lower Don River System, Russia // International Revue of Hydrobiology. 2004. Vol. 89, No 3. P. 326–333.
- Zhulidov A.V., Kozhara A.V., Scherbina G.H., Nalepa T.F., Protasov A., Afanasiev S.A., Pryanichnikova E.G., Zhulidov D.A., Gurtovaya T.Yu., Pavlov D.F. Invasion history, distribution, and relative abundances of *Dreissena bugensis* in the old world: a synthesis of data // Biol. Invasions, 2010. Vol. 12, No. 7. P. 1923–1940.
- Zhulidov A.V., Nalepa T.F., Kozhara A.V., Zhulidov D.A., Gurtovaya T.Yu. Recent trends in relative abundance of two dreissenid species, *Dreissena polymorpha* and *Dreissena bugensis* in the Lower Don River system, Russia // Arch. Hydrobiol. 2006. Vol. 165, No. 2. P. 209–220.
- Zhulidov A.V., Zhulidov D.A., Pavlov D.F., Nalepa T.F., Gurtovaya T.Y. Expansion of the invasive bivalve mollusk *Dreissena bugensis* (quagga mussel) in the Don and Volga River Basins: revisions based on archived specimens // Ecohydrology and Hydrobiology. 2005. Vol. 5, No. 2. P. 127–133.

О МНОГОЛЕТНЕЙ ДИНАМИКЕ СООБЩЕСТВ ДРЕЙССЕНИД В ВОДОЕМЕ-ОХЛАДИТЕЛЕ ЧЕРНОБЫЛЬСКОЙ АЭС

А. А.Силаева, А. А.Протасов, И. А.Морозовская

Институт гидробиологии НАН Украины, просп. Героев Сталинграда, 12, Киев, 04210
labtech-hb@ukr.net

Для экосистем многих как естественных, так и технических водоемов весьма значимыми являются сообщества с доминированием моллюсков рода *Dreissena*. В таких сообществах эти организмы выступают не только как доминанты, но и благодаря своим биологическим особенностям, являются детерминантом, активно воздействуют на среду.

Водоем-охладитель Чернобыльской АЭС (ВО ЧАЭС) функционирует с 1978 г., создавался в два этапа с увеличением размеров практически вдвое, в настоящее время имеет площадь 21.7 км² и объем 149 млн. м³. В средней части водоема была сооружена

направительная дамба, которая сейчас делит водоем на бывшую «холодную» (северо-восточную) и «теплую» (юго-западную) части. В соответствии с этапами строительства и эксплуатации, в водоеме условно были выделены зоны: «старая теплая» (СТ) – прилегающая к отводящему каналу, далее по ходу циркуляционного потока – «новая теплая» (НТ), «новая холодная» (НХ) и «старая холодная» (СХ). В конце отводящего канала переливная струераспределительная дамба (СРД) служила для формирования растекающегося поверхностного потока теплой воды. До аварии 1986 г. температура воды в сбросном канале колебалась в течение года от 10.2 до 32.5°C, в водозаборном канале – от 2.2 до 25.6°C. После аварии станция работала в нестабильном режиме и влияние подогрева значительно снизилось, в конце 2000 г. ЧАЭС была остановлена полностью.

В доаварийный период в перифитоне и бентосе ВО обитал только один вид дрейссенид *Dreissena polymorpha* Pall. Было отмечено, что устойчивая популяция дрейссены обитала в зоне водоема, где температура была не более 27°C, в подводящем канале в перифитоне биомасса моллюска достигала 28 кг/м². В бентосе уровень развития дрейссены был значительно ниже – в «холодной» зоне регистрировали биомассу до 2.5 кг/м², а в «теплой» – до 46 г/м² (Кафтанникова и др., 1987; Гидробиология ..., 1991).

До аварии на ЧАЭС достаточно подробно проводились исследования перифитонных сообществ дрейссены ВО, локализованных на каменной наброске укрепления берегов и дамб, на бетонной облицовке каналов (Протасов и др., 1983; Афанасьев, Протасов, 1987).

В течение ряда лет (1979–1981 гг.) в зооперифитоне ВО было выделено 20 сообществ, из которых 11 были сообществами *D. polymorpha* (Протасов, Силаева, 2012). Доминирующий по показателям обилия комплекс существенно различался в отдельных зонах водоема и каналах. На глубине 0.5–1.5 м одним из важных ценозообразующих элементов в сообществах выступали нитчатые водоросли *Lyngbya* sp. и *Cladophora* sp. Глубже были локализованы сообщества, в которых в доминирующий комплекс входили беспозвоночные.

Количество НОТ (низших определяемых таксонов) в сообществах *D. polymorpha* колебалось от 7 до 36, численность от 1.6 тыс. до 1.2 млн. экз./м², биомасса – от 4.3 г/м² до 16.7 кг/м². В сообществах, где доминировала дрейссена, деструкция была от 0.046 до 3.57 кДж/м²·ч, в среднем за 1979–1982 гг. деструкция составила 10.4 кДж/м²·ч, продукция – 87.53 кДж/м²·сут (Протасов, Силаева, 2012).

Различия в показателях обилия определялись особенностями пространственной структуры поселений – в подводящем канале большая часть дрейссены была представлена поселениями типа агрегатов друз, что и определяло более высокую биомассу, а на каменной отсыпке она формировала поселения типа щеток (Афанасьев, Протасов, 1987). Эти сообщества существовали в течение всего года, не изменяя значительно свою структуру. Значительное влияние на показатели обилия оказывала и температура – на «теплом» откосе направительной дамбы биомасса дрейссены была всего 4.0 г/м², то есть здесь были встречены только одиночные особи, доминирование дрейссены было формальным. В целом разнообразие в сообществах *D. polymorpha* было низким как по численности (0.31–2.79 бит/экз.), так и по биомассе (0–0.60 бит/г).

В 1990 г. в охладителе была отмечена *D. bugensis* Andr., а после 2000 г. на большей части водоема этот моллюск стал доминировать (Лукашев, 2001; Протасов и др., 2003). В р. Припять, откуда происходит подкачка воды в ВО, *D. bugensis* не отмечена, а ближайшее ее местообитание в период вселения было в нижней части Киевского водохранилища.

С появлением *D. bugensis* и снижением термической нагрузки биомасса бентосных поселений дрейссены возросла – в летний период 2000 г. в зоне СХ биомасса моллюсков составила 1668 г/м², в зоне СТ – 10352 г/м². Биомасса дрейссенных поселений в перифитоне (зона СХ) в это период достигала 12.1 кг/м². Анализ распределения двух видов дрейссены по зонам водоема в 1999 г. показал, что *D. bugensis* встречалась в «холодной» части, а *D. polymorpha* – как в «теплой», так и в «холодной», а доминировала – только в «теплой» (Модельні групи ..., 2002).

В летний период 2002 г. во второй вегетационный сезон после остановки станции были обследованы каменные укрепления дамбы и берегов. Во всех биотопах от подводящего до отводящего канала на твердых субстратах отмечены поселения моллюсков р. *Dreissena* нескольких пространственных типов: одиночные поселения, плотные щетки и друзы.

Дрейсеновое сообщество I, локализованное на мелководных участках (глубина 0.5 м) и сообщество II (глубина 2 м) характеризовались одинаковым количеством НОТ. Показатели обилия в сообществах определялись обилием *D. bugensis* (более 95% общей биомассы), причем в сообществе II, где моллюск доминировал и по численности (50% общей), они были практически в 2 раза выше (табл. 1).

Таблица 1. Структурно-функциональные характеристики сообществ зооперифитона и зообентоса в водоеме-охладителе ЧАЭС

Сообщества		Количество НОТ	N±m	B±m	R±m	P±m	Разнообразие	
							H _N	H _B
Зооперифитон, июль 2002 г.								
I	<i>D. bugensis</i> + <i>N. bretscheri</i> + Gammaridae juv.	63	52550± 7253	5995± 909	5549.3± 765.5	46.75± 6.45	3.397	0.307
II	<i>D. bugensis</i>	63	76162± 12455	10545± 1260	10229.7±3926.8	86.18± 33.08	2.808	0.267
Зообентос, июль 2002 г.								
III	<i>D. bugensis</i> + Corophiidae + Ostracoda	65	35703± 10282	3213.6± 718.7	2904.9± 632.4	24.46± 5.33	4.129	0.202
IV	<i>C. mancus</i> + <i>S. histrio</i> + <i>L. naticoides</i> + <i>D. bugensis</i> + Ostracoda	50	19600± 5715	2.9± 0.5	58.1± 9.4	0.49± 0.08	2.762	4.046
V	<i>D. bugensis</i> + Tubificidae + Ostracoda + Nematoda	24	4556	15.5	39.3	0.33	3.394	1.007
Зооперифитон, май 2013 г.								
VI	<i>D. bugensis</i> + <i>C. silvestris</i> + Gammaridae juv.	34	76323± 14944	10259.8± 1464.1	6031.1± 815.8	50.81± 6.87	3.184	0.384
Зообентос май 2013 г.								
VII	<i>D. bugensis</i>	53	36920± 4805	4876.6± 758.8	2956.7± 417.5	24.91± 3.52	2.882	0.574

Примечание. N – численность, экз./м²; B – биомасса, г/м²; R – деструкция, Дж/м²·ч; P – продукция, кДж/м²·сут; разнообразие: H_N – индекс Шеннона по численности, бит/экз.; H_B – по биомассе, бит/г.

Трофическая структура сообщества I определялась доминированием собирателей и фильтраторов, сообщества II – полным доминированием последних. В сообществах дрейссены разнообразие по численности (3.40 и 2.81) было значительным не только из-за достаточно большой выравненности, а и высокого видового богатства. Разнообразие же по биомассе было низким (0.31 и 0.27).

В зообентосе в летний период 2002 г. было выделено три сообщества, в которых дрейссена выступала как доминант или входила в состав доминирующего комплекса

(см. табл. 1). Локализованы сообщества были практически по всему периметру водоема, на глубине 3–5 м (сообщества III и IV) и на 0.5 и на 3 м (IV). В бывшей «теплой» зоне сообщество III было локализовано на больших глубинах, что связано, вероятнее всего, с термическим режимом в предыдущие периоды существования водоема.

Биомасса сообщества III на 3 порядка превышала таковую остальных. Высокая биомасса здесь определялась присутствием моллюсков *D. bugensis* (3141.9 г/м², 98% общей), *D. polymorpha* (39.2 г/м²). По численности сообщества имели полидоминантную структуру. Поселения дрейссены создают своеобразную консорцию, в которой формируются благоприятные условия для других организмов бентоса – видов-консортов. Так, в сообществе III биомасса консортов (без двустворчатых моллюсков) была 13.9 г/м², что на порядок выше, чем в других сообществах. Это же можно сказать и о численности, которая достигала 25540 экз./м² в сообществе III, что на порядок выше, чем в сообществе V.

Особенностью сообщества IV была низкая биомасса при достаточно высокой численности. В отличие от других сообществ, в доминирующий комплекс по биомассе входило больше таксонов, чем по численности, то есть выравнивание по биомассе было выше, чем по численности.

Наибольшими тратами на обмен характеризовалось сообщество III, в котором более 90% общего потребления кислорода приходилось на долю фильтраторов. В сообществе V общий уровень трат на обмен был на два порядка ниже и на долю фильтраторов и собирателей приходилось по 45% общего потребления кислорода. А в сообществе IV подавляющее доминирование (89%) было характерно для собирателей. Продукция в сообществе III была на 2 порядка выше, по сравнению с остальными.

Разнообразие в сообществе III было самым высоким по численности и одним из самых низких – по биомассе, при этом выравнивание по численности было на среднем уровне (0.68), а по биомассе – очень низкой (0.03).

Обследования, проведенные в 2012 и 2013 гг. показали, что общий габитус сообществ перифитона на каменном субстрате практически не изменился. В мае 2013 г. дрейссенные сообщества на каменной отсыпке дамбы на глубине от уреза до 2 м отличались высокими показателями обилия (см. табл. 1). В зообентосе по данным весеннего периода (май, 2013 г.) сообщество с доминированием *D. bugensis* как по численности, так и по биомассе, было локализовано в «теплой» зоне на глубине 1 и 3 м, в «холодной» – на глубине 3 и 5 м.

Можно отметить возрастание численности и биомассы перифитонных сообществ относительно показателей десятилетней давности, возрастание показателей обилия бентосных сообществ выражено менее. Характерной особенностью дрейссенных сообществ перифитона и бентоса на современном этапе является значительное преобладание по показателям обилия представителей сем. Gammaridae – более 35% по численности и более 70% биомассы видов-консортов.

Соотношение двух видов дрейссен в совместных поселениях было неравномерным и изменялось на протяжении существования охладителя. Так, по данным исследований 1998–1999 гг. в бентосе наблюдалось абсолютное доминирование *D. bugensis* (Лукашев, 2001). В зооперифитоне преобладание *D. polymorpha* отмечалось на подогреваемых участках, по мере удаления от сброса доля *D. bugensis* возрастала. В 2002 г. в бентосе практически 100% преобладание *D. bugensis* как по численности, так и по биомассе сохранилось, в перифитоне независимо от зоны водоема преобладание *D. bugensis* по показателям обилия было более 90%. На современном этапе такое соотношение двух видов дрейссен сохраняется.

Размерная структура является важным показателем ростовых процессов и возрастных характеристик популяции. Как показали исследования в доаварийный период, размерная структура популяции *D. polymorpha* изменялась в пространстве и времени. В популяции в целом были отмечены размерные группы от 2 мм до более 20 мм. Наиболее подвержены влиянию высоких температур были моллюски первой размерной группы. При этом отмечались периоды, когда эта группа на подогреваемых участках отсутствовала (Афанасьев, Протасов, 1987).

Размерную структуру популяции *D. bugensis* в 1998 г. составляли особи средней длиной 17.5 мм. В 1999 и 2000 гг. в поселениях преобладали моллюски длиной 21.5 мм, а в октябре 2001 г. были отмечены моллюски, длина раковины которых достигала 23.5 мм (Лукашев, 2003). Таким образом, снижение температуры воды после остановки ЧАЭС благоприятно повлияло на параметры линейного роста особей дрейссены бугской.

В летний период 2002 г. размерная структура перифитонной части популяции *D. bugensis* в «холодной» и «теплой» зонах на двух глубинах была сходной (рис. 1) – отмечено преобладание групп 6–10 и 21–25 мм. В бентосе размерная структура «холодной» и «теплой» зон отличалась – в первой преобладали особи длиной 21–25 мм, во второй – 11–15 мм, т.е. на меньшей глубине в «холодной» зоне доминировала старшая возрастная группа. Очевидно, в бентосе, в отличие от перифитона, процессы оседания и роста молоди происходили менее синхронно.

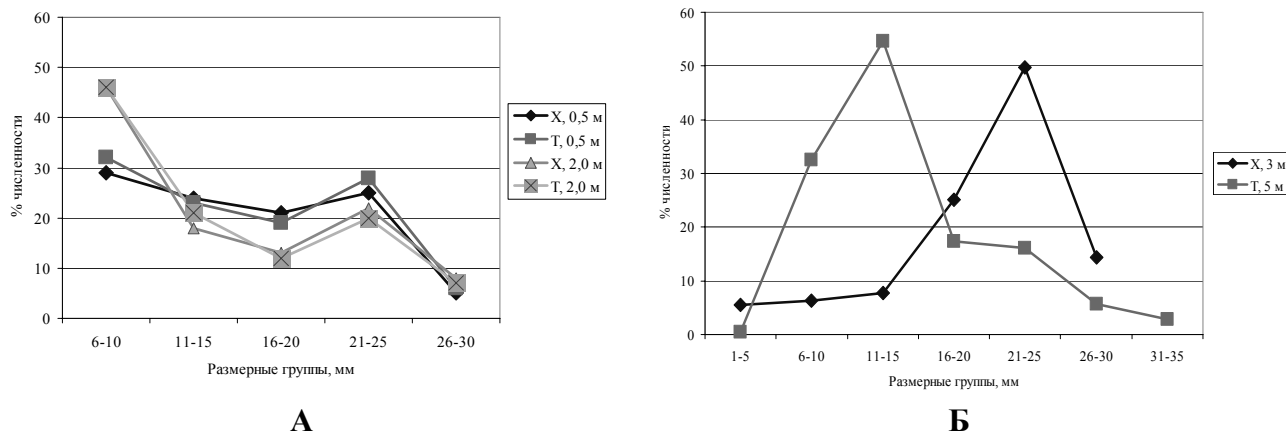


Рис. 1. Размерный состав популяции *D. bugensis* в перифитоне (А) и бентосе (Б) ВО ЧАЭС (% численности), июль 2002 г.

В мае 2013 г. в размерной структуре *D. bugensis* отмечены моллюски всех размерных групп с преобладанием размерной группы 16–20 мм – до 41.9% («теплая» часть) и 6–10 мм – до 46.5% («холодная» часть). Моллюски *D. polymorpha* преобладали в размерной группе 6–10 мм, как в «теплой» (60.4%), так и в «холодной» (53.9%) частях водоема. Кроме этого, в «теплой» части были отмечены моллюски размерной группы 1–5 мм – до 53.3%. Максимальный размер *D. bugensis* был 28.0 мм, *D. polymorpha* – 22.0 мм.

Фенотипические исследования *D. bugensis* показали, что моллюски подогреваемой зоны имели более уплощенную и вытянутую вверх форму раковины (Модельні групи ..., 2002). По рисунку раковины *D. polymorpha* также обособлены выборки из «холодной» и «теплой» зон. В дальнейших исследованиях было отмечено, что гетерогенность популяции дрейссен, связанная с прежней термической зональностью, сохраняется. Например, зона НТ выделялась наименьшими объемами раковин у крупных моллюсков, а в зоне СХ высота и толщина раковин у мелких особей была больше. Также зона НТ выделялась и по характеру скульптуры и рисунка раковины, а зоны СХ и НХ – были сходными по этим параметрам (Протасов, 2004).

Таким образом, для водоема-охладителя Чернобыльской АЭС было характерным существование популяции дрейссены полиморфной в начале становления водоема. В дальнейшем в водоеме появилась популяция второго вида дрейссены – дрейссена бугская. При достаточно сильных конкурентных отношениях между двумя видами, в частности за субстрат, полного вытеснения новым вселенцем дрейссены полиморфной не наблюдалось. В настоящее время и по численности и по биомассе из двух видов дрейссенид преобладает *D. bugensis*.

Дрейссена как вид-эдификатор формирует специфические богатые и с высокими показателями обилия сообщества. Таксономическое богатство дрейссенных сообществ бентоса и перифитона определяют олигохеты и личинки хирономид, в показателях обилия

доминирующая роль принадлежит дрейссене, а в показателях обилия видов-консортов – разноногим ракам, в меньшей степени олигохетам и личинкам хирономид. Дрейссеновые сообщества отличаются высоким разнообразием по численности (в основном за счет большого количества НОТ) и очень низким разнообразием по биомассе (за счет значительного доминирования).

Условия подогрева и циркуляции при работе АЭС создавали более разнообразные условия, что обусловило большее ценотическое разнообразие зооперифитона (11 сообществ в доаварийный период против 2 – в период после остановки работы энергоблоков). После прекращения влияния сбросных подогретых вод АЭС сообщества зооперифитона в ВО ЧАЭС стали более однородными по составу и показателям обилия – практически во всем водоеме сформировались сообщества с доминированием дрейссены бугской.

В настоящее время можно констатировать возрастание показателей численности и биомассы дрейссеновых сообществ относительно 2002 г., особенно в бентосе водоема-охладителя ЧАЭС. Продукционно-деструкционные характеристики перифитона в 2002 г. были еще вполне сопоставимы с такими доаварийного периода, в настоящее время они несколько снизились.

Относительно других охладителей энергетических станций, дрейссеновые сообщества ВО ЧАЭС, наряду со сходными показателями обилия, характеризуются определенной специфичностью таксономического состава и структуры доминирования.

Список литературы

- Афанасьев С.А., Протасов А.А. Особенности популяции дрейссены в перифитоне водоема-охладителя АЭС // Гидробиол. журн. 1987. Т. 23. № 6. С. 44–51.
- Гидробиология водоемов-охладителей тепловых и атомных электростанций Украины / Отв. ред. М.Ф. Поливанная. Киев: Наук. думка, 1991. 191 с.
- Кафтанникова О.Г., Протасов А.А., Сергеева О.А. и др. Экология водоема-охладителя атомной электростанции // Гидробиол. журн. 1987. 96 с. Деп. в ВИНТИ 03.04.87, № 4553-87.
- Лукашев Д.В. Современное состояние популяций дрейссены в водоеме-охладителе Чернобыльской АЭС // Гидробиол. журн. Т. 37. № 3. 2001. С. 40–45.
- Лукашев Д.В. Особенности распределения *Dreissena polymorpha* Pallas и *Dreissena bugensis* Andr. в перифитоне водоема-охладителя Чернобыльской АЭС // Перифитон континентальных вод: современное состояние изученности и перспективы дальнейших исследований: Материалы докл. Междунар. симп., Тюмень, 3–5 февр., 2003 г. Тюмень: Опцион ТМ-Холдинг, 2003. С. 38–39.
- Модельні групи безхребетних тварин як індикатори радіоактивного забруднення екосистем / П.Г. Балан, Р.В. Веклярський, Ю.Г. Вєрвєс та ін. К.: Фітосоціоцентр, 2002. 204 с.
- Протасов А.А. Некоторые особенности фенотипической структуры популяции *Dreissena bugensis* Andr. в водоеме-охладителе Чернобыльской АЭС // Еколого-функціональні та фауністичні аспекти дослідження молюсків, їх роль у біоіндикації стану навколишнього середовища. Житомир: Волинь, 2004. С. 158–160.
- Протасов А.А., Афанасьев С.А., Иванова О.О. Распределение и роль дрейссены полиморфной в перифитоне водоема-охладителя Чернобыльской АЭС // Моллюски: Систематика, экология, закономерности распространения. Л.: Наука, 1983. С. 120–122.
- Протасов А.А., Силаева А.А. Контурные группировки гидробионтов в техно-экосистемах ТЭС и АЭС / Институт гидробиологии НАН Украины. Киев, 2012. 274 с.
- Протасов А.А., Силаева А.А., Лукашев Д.В. Изменения в составе и структуре зообентоса пруда-охладителя Чернобыльской АЭС. Биоразнообразие и роль зооценозов в естественных и антропогенных экосистемах: Мат. II Междунар. конф., Днепропетровск, 28–31 окт. 2003 г. Днепропетровск: Изд-во Днепропетров. ун-та, 2003. С. 73–75.

ВЛИЯНИЕ АНОМАЛЬНО ВЫСОКОЙ ТЕМПЕРАТУРЫ НА ЧИСЛЕННОСТЬ ВЕЛИГЕРОВ ДРЕЙССЕН В ПЛАНКТОНЕ РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

Е. А. Соколова

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН,
152742, Ярославская область, Некоузский р-н, Борок, Россия
sokol@ibiw.yaroslavl.ru

Впервые упоминание о наличии *Dreissena polymorpha* Pallas в Рыбинском водохранилище у с. Коприно появилось в работе Н.К. Дексбаха в 1935 г. По данным И.Ф. Овчинникова (1954), в 1951 г. массовое скопление дрейссены обнаружено в Волжском отроге. К 1961 г. она расселилась по Волжскому и Главному плесам (Митропольский, 1963), а в 1968 г. заняла весь водоем (Рыбинское водохранилище, 1972). С 1997 г. в Рыбинском водохранилище зарегистрирована *D. bugensis* (Andrussov) (Orlova et al., 2000). Дрейссены играют важную средообразующую роль в водных экосистемах, как фильтраторы участвуют в самоочищении водоемов, служат пищей для многих рыб-бентофагов.

В заселении дрейссеной огромных пространств помогает планктонная личинка – 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).

В последние годы в связи с потеплением климата наблюдаются существенные изменения в экосистемах озер и водохранилищ. В условиях аномально жаркого лета 2010 г. зарегистрированы максимальные величины бактериальной продукции (Копылов и др., 2012) и концентрации хлорофилла, увеличение уровня цветения воды синезелеными водорослями (Корнева и др., 2012), повышение видового богатства и обилия зоопланктона (Соколова, 2012). Цель работы – оценить влияние аномально высокой температуры на численность велигеров в планктоне Рыбинского водохранилища.

Материалом для данной работы послужили пробы зоопланктона, собранные на 6 стандартных станциях (Коприно, Молога, Наволок, Измайлово, Средний Двор, Брейтово) 2 раза в месяц с мая по октябрь 2009–2011 гг. Пробы отбирали с помощью планктобатомера Дьяченко-Кожевникова объемом 10 л по горизонтам через каждые 2 м от поверхности до дна с последующим процеживанием через газ № 76. На одной станции пробы со всех горизонтов объединяли. Для сравнительного анализа были выбраны три года: 2009 г. – средний по температурным условиям, 2010 г. – с аномально высокими температурами, 2011 г. – с температурами выше средних. В 2009 г. температура поверхностного слоя воды в июле–августе составляла 20.5–21.9°C, в 2010 г. – 25.6–27.9°C, в 2011 г. – 21.0–24.2°C. Прозрачность уменьшалась по годам: 133.0±4.1 см, 118.7±4.7 см, 97.8±3.7 см соответственно.

Личинки дрейссены появляются в планктоне при температуре воды 12–17°C (Дрейссена ..., 1994). В Куйбышевском и Учинском водохранилищах велигеры появлялись в июне, а в сентябре при температуре воды ниже 12–15°C дрейссена заканчивала размножение. Низкая температура значительно замедляет процесс развития личинок. Сроки ежегодного появления первых велигеров в Куйбышевском водохранилище колеблются в пределах трех недель (Качанова, 1961; Кирпиченко, 1964, 1965). Благодаря свойству ранних стадий развития дрейссены прекращать рост при возникновении неблагоприятных условий и продолжать его при улучшении условий среды этот моллюск способен расширять свой ареал на север (Кирпиченко, 1961). В большинстве водоемов наблюдаются два пика численности велигеров (Качанова, 1961, 1964; Шевцова, 1968).

В Рыбинском водохранилище в 2009–2011 гг. велигеры появлялись в планктоне во второй половине июня при температуре воды от 15.8 до 19.6°C в количестве от нескольких десятков или сотен экз./м³, в среднем 0.26–0.81 тыс. экз./м³ (табл. 1–3). В дальнейшем по

мере прогревания воды численность личинок возрастала и в 2009 и 2011 гг. достигала максимума в конце июля или в начале августа: в 2009 г. – в среднем 82.3 тыс. экз./м³; в 2011 г. значительно ниже – 15.4 тыс. экз./м³.

Таблица 1. Численность велигеров дрейссен (тыс. экз./м³) в 2009 г.

Дата	Температура воды, °С	Коприно	Молога	Наволоч	Измайлово	Средний Двор	Брейтово	Среднее
1.06	14.9–16.8	0	0	0	0	0	0	0
22.06	17.6–19.6	0.64	4.13	0.02	0.03	0.02	0.01	0.81±0.67
9.07	15.5–18.2	3.34	4.25	1.13	–	0.40	0.51	1.93±0.79
22.07	20.5–21.7	3.62	34.13	220.5	117.75	29.51	88.31	82.30±32.50
4.08	21.5–21.9	3.72	61.73	8.63	26.10	14.00	6.65	20.14±8.92
19.08	18.9–19.2	0.66	6.52	4.90	4.35	3.60	4.72	4.12±0.80
2.09	17.3–17.9	0.60	3.75	2.68	5.44	2.86	5.00	3.39±0.72
28.09	12.8–13.8	0.17	2.57	1.65	4.20	6.67	2.54	2.97±0.92
19.10	6.3–8.6	0.12	0.03	0.55	0.88	0.18	0.77	0.42±0.15

Таблица 2. Численность велигеров дрейссен (тыс. экз./м³) в 2010 г.

Дата	Температура воды, °С	Коприно	Молога	Наволоч	Измайлово	Средний Двор	Брейтово	Среднее
4.05	2.7–9.0	0	0	0	0	0	0	0
15.06	15.8–17.8	1.32	0.23	0.04	0	0	0	0.26±0.21
28.06	19.2–21.2	3.32	12.38	0.42	0.68	10.50	4.00	5.21±2.06
14.07	26.7–27.9	2.40	0.75	1.95	1.78	0.53	21.56	4.83±3.36
10.08	25.6–26.4	0	3.36	0.48	0.23	0.14	0.17	0.73±0.53
24.08	18.0–19.8	0.43	1.50	0.05	0.90	0.01	0.11	0.50±0.24
7.09	12.7–15.5	0.03	0.09	1.65	0.04	0.20	0.06	0.34±0.26
5.10	9.5–10.3	0.05	0.17	0.30	0.10	0.04	0.17	0.14±0.04
19.10	4.8–6.5	0.10	0.11	0.18	0.03	0.10	–	0.10±0.02

Примечание. «–» – отсутствие данных.

Таблица 3. Численность велигеров дрейссен (тыс. экз./м³) в 2011 г.

Дата	Температура воды, °С	Коприно	Молога	Наволоч	Измайлово	Средний Двор	Брейтово	Среднее
18.05	7.1–12.4	0	0	0	0	0	0	0
7.06	15.8–15.5	0	0	0	0	0	0	0
21.06	16.8–18.5	1.16	0.76	0.12	0	0	0	0.34±0.20
5.07	21.5–24.1	33.01	6.43	7.20	1.65	4.73	1.93	9.16±4.86
19.07	23.7–24.2	3.52	0.69	4.68	25.26	44.26	0.21	13.10±7.31
4.08	21–22.1	10.07	2.07	7.92	0.79	1.63	63.02	15.14±9.67
17.08	20.3–21.8	14.36	1.37	1.75	4.95	10.93	2.80	6.03±2.20
5.09	16.6–18.5	3.19	5.25	2.70	8.33	6.00	5.92	5.23±0.84
19.09	13.8–14.6	1.30	0.30	0.98	1.30	1.20	0.75	0.97±0.16

Сезонная динамика численности в 2010 г. существенно отличалась. Максимальное количество велигеров, всего 4.8–5.2 тыс. экз./м³, было зарегистрировано в конце июня – начале июля. В дальнейшем при аномально высокой температуре воды численность личинок снижалась от 0.73 тыс. экз./м³ в августе до 0.1 тыс. экз./м³ осенью. В октябре при температуре воды 4.8–8.6°С велигеры встречались на всех станциях Рыбинского водохранилища в количестве от 0.03 до 0.88 тыс. экз./м³. По данным В.И. Лазаревой и С.М. Ждановой (2008) в 2008 г. единично велигеры были обнаружены в феврале при температуре 0.3°С. Очевидно, в Рыбинском, как и в других водохранилищах, они входят в

зиму. Весной при повышении температуры велигеры продолжают свое развитие (Кирпиченко, 1961, 1964, 1997).

В период максимального развития средняя доля велигеров в общей численности зоопланктона в 2009 и 2011 гг. равнялась 14–15%, а в 2010 г. – 6%. В среднем за вегетационный сезон доля велигеров составляла в 2009 и 2011 гг. 7.1 ± 1.1 и $5.3 \pm 1.6\%$, а в 2010 г. всего $1.9 \pm 0.7\%$. В предыдущие годы в период массового отрождения велигеры становились одним из основных компонентов планктона, составляя 30–70% от общей численности зоопланктона или превышая его количество в 2–3, а иногда в 5 раз.

По стандартным станциям велигеры распределены неравномерно (табл. 4). Но каких-то закономерностей выявить не удалось: в разные годы максимум численности регистрировали на различных станциях.

Таблица 4. Численность велигеров дрейссен (тыс. экз./м³) на разных станциях Рыбинского водохранилища

Год	Коприно	Молога	Наволоч	Измайлово	Средний Двор	Брейтово
2009	1.43 ± 0.54	13.01 ± 7.02	26.67 ± 24.25	19.84 ± 14.31	6.36 ± 3.27	12.06 ± 9.51
2010	0.85 ± 0.41	2.06 ± 1.34	0.56 ± 0.24	0.42 ± 0.20	1.28 ± 1.15	3.26 ± 2.66
2011	7.4 ± 3.59	1.87 ± 0.79	2.82 ± 1.03	5.49 ± 2.71	7.64 ± 4.74	8.29 ± 6.87

Средняя за вегетационный сезон численность велигеров в 2009 г. составляла 13.1 ± 5.0 тыс. экз./м³, в 2010 г. она уменьшилась на порядок и равнялась 1.4 ± 0.5 тыс. экз./м³, а в 2011 г. увеличилась до 5.6 ± 1.6 тыс. экз./м³. Для сравнения, в 60-е годы прошлого века численность велигеров варьировала от 4.8 ± 1.5 до 9.5 ± 3.9 тыс. экз./м³ воды, в 1990-е гг. изменялась от 5.4 ± 1.4 до 20.9 ± 9.4 тыс. экз./м³, в 2005–2008 гг. средняя численность варьировала от 10.8 ± 3.5 до 34.4 ± 13.7 тыс. экз./м³ (рис. 1). Максимальная численность велигеров, зарегистрированная в 2009 г., составляла 220.5 тыс. экз./м³. В 2010 г. она была на порядок меньше – 21.6 тыс. экз./м³, а в 2011 г. – в 3 раза меньше, чем в 2009 г., – 63 тыс. экз./м³. В предыдущие годы наибольшая численность велигеров достигала 310–400 тыс. экз./м³.

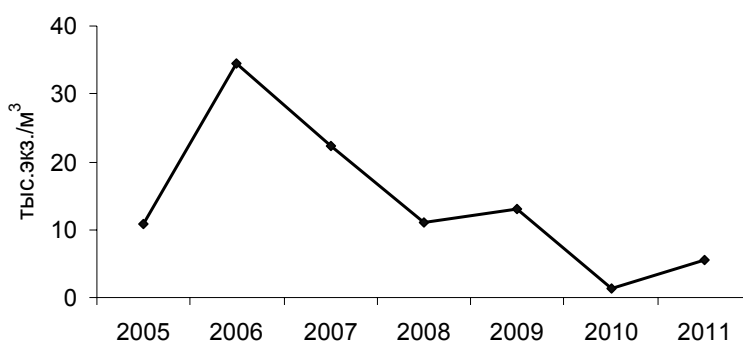


Рис. 1. Численность велигеров в 2005–2011 гг.

Таким образом, при аномально высокой температуре воды в 2010 г. и при температурах выше средних в 2011 г. на фоне увеличения видового богатства и обилия зоопланктона мы наблюдали существенное снижение численности велигеров дрейссен и их доли в общей численности зоопланктона. Причем, снижение было более значительным в 2010 г. Возможно, одной из причин этого является уменьшение содержания кислорода в гипolimнионе, а также ухудшение качества воды, вызванное «цветением» синезеленых водорослей.

Список литературы

- 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.
- Дрейссена: систематика, экология, практическое значение. М.: Наука, 1994. 240 с.
- 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 основанию рыбоох-зяйственного 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. Проблема численности в экологии гидробионтов. Тольятти: ИЭВБ РАН, 1997. 52 с.
- Копылов А.И., Масленникова Т.С., Микрякова И.С. Первичная продукция фитопланктона и продукция бактериопланктона в Рыбинском водохранилище в современный период // Матер. докладов всерос. конф. «Бассейн Волги в XXI-м веке: структура и функционирование экосистем водохранилищ». Борок, 2012. С. 129–132.
- Корнева Л.Г., Соловьева В.В., Русских Я.В., Чернова Е.Н. Состояние фитопланктона и содержание цианотоксинов в Рыбинском, Горьковском и Чебоксарском водохранилищах в период аномально жаркого лета 2010 г. // Матер. докл. всерос. конф. «Бассейн Волги в XXI-м веке: структура и функционирование экосистем водохранилищ». Борок, 2012. С. 138–141.
- Лазарева В.И., Жданова С.М. Велигеры дрейссен в планктоне Рыбинского водохранилища: распределение и значение в сообществе // Лекции и матер. докладов межд. конф. «Дрейссениды: эволюция, систематика, экология». ИБВВ РАН, 2008. С. 86–89.
- Митропольский В.И. К распределению бентоса Рыбинского водохранилища // Мат. 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.
- Рыбинское водохранилище и его жизнь / Ред. Б.С. Кузин Л.: Наука, 1972. 364 с.
- Соколова Е.А. Влияние аномально высокой температуры на зоопланктон Рыбинского водохранилища // Мат. докл. всерос. конф. «Бассейн Волги в XXI-м веке: структура и функционирование экосистем водохранилищ». Борок, 2012. С. 274–276.
- 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. Biochino G.I. *Dreissena bugensis* (Andr.) range expansion in Volga River and the northern Caspia Sea: further perspectives for the Baltic region // Reserch across boundaries. Copenhagen, 2000. P. 194.

ВЕЛИГЕРЫ РОДА *DREISSENA* В ПЛАНКТОНЕ ОЗ. ПЛЕЩЕЕВО

В. Н. Столбунова¹, С. М. Жданова¹, Г. М. Кафиева²

¹Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН
152742, Ярославская обл., Некоузский район, пос. Борок
stolbunova@ibiw.yaroslavl.ru, zhdanova83@gmail.com

²Федеральное государственное бюджетное учреждение Национальный парк
«Плещеево озеро»
152020, Ярославская область, г. Переславль-Залесский, ул. Советская, 41.
galina190167@mail.ru

Озеро Плещеево находится в пределах Ярославского Поволжья. Водоем ледникового происхождения. Озеро имеет довольно правильную овальную форму. Площадь водной поверхности составляет 51.5 км², наибольшая глубина – 24.3 м, средняя – 11.2 м. Озеро относится к типичным димиктическим водоемам с весенней и осенней гомотермией, хорошо выраженным летним расслоением водной толщи и обратной зимней стратификацией. Оно широко открыто ветрам, что приводит к взмучиванию литорали. Литоральная зона с глубиной до 3 м составляет 21.2% в общей площади озера. В Плещеево озеро впадает > 15 притоков, главным из которых является р. Трубеж, вытекает р. Векса. Прозрачность воды в озере высокая – до ≥800 см, самая низкая (110–150 см) наблюдается в период весеннего половодья. Оз. Плещеево характеризуется как эвтрофируемый водоем (Экосистема ..., 1989).

Зоопланктон озера представлен несколькими комплексами. Наиболее четко выражены два: холодолюбивый и теплолюбивый. За период исследований 1979–1996 гг. количественные показатели зоопланктона свидетельствовали о достаточно хороших условиях нагула и питания рыб в озере. Обнаруженный за многолетний период видовой состав зоопланктона (171 вид, из них Rotifera – 105, Crustacea – 66) нельзя считать исчерпывающим, возможны еще дополнения (Столбунова, 2006). Так, по данным настоящих авторов в 2004 и 2012 гг. зарегистрирован в озере ветвистоусый рачок *Diaphanosoma mongolianum* Uedo.

В 1980-е гг. в оз. Плещеево появилась *Dreissena polymorpha* (Pall.) (Жгарева, 1992). Личинка моллюска была отмечена впервые в 1987 г. (Столбунова, 2006). Велигеры присутствовали в планктоне в конце сентября – начале октября в центральной части озера с глубинами 23–24 м при температуре воды 12–10°C и на станции у Синего Камня с глубиной 5 м. Их численность изменялась в пределах 0.4–1.3 тыс. экз./м³ соответственно. В мае 1988–1989 гг. при температуре воды 5.1–12.4°C личинок в планктоне не было. По мере прогревания и стратификации водной массы температура воды в эпилимнионе в июле повысилась до 20.6°C, оставаясь низкой в придонных слоях (7°C). Наибольшая численность велигеров (до 80 тыс. экз./м³) отмечалась в центральной части озера в эпилимнионе (0–8 м). В металимнионе (9–12 м) она снижалась до 3 тыс. экз./м³, в гипolimнионе – до 1.2 тыс. экз./м³. В общей численности зоопланктона личинки *Dreissena* составляли 17.4%, коловраток–фильтраторов было меньше – 10.3%. В мелководной зоне на станциях у р. Трубеж, у водозабора и истока р. Вексы численность личинок была невелика (0.8 тыс. экз./м³). В сентябре температура воды понизилась до 13.5 °C. В центральной части озера (глубина 23 м) плотность велигеров в среднем достигала 4.3 тыс. экз./м³ с максимальной в эпилимнионе – 12.5 тыс. экз./м³. В октябре при температуре воды 7.5°C личинки дрейссены в планктоне не встречались.

В 1990–1996 гг. велигеры *Dreissena* появлялись в июне при температуре воды 15–18°C. В пелагиали в поверхностном слое их численность колебалась от 2.5 до 25 тыс. экз./м³. С повышением температуры воды до 21.2°C в начале июля численность личинок существенно возросла. Так, в центральной части озера в эпилимнионе она достигала 64 тыс. экз./м³, у истока р. Вексы – 45 тыс. экз./м³, у водозабора – 24 тыс. экз./м³, в открытой литорали у р. Трубеж – 8 тыс. экз./м³. В начале августа в отдельные годы температура воды у поверхности оставалась высокой (до 21.0°C). В центральной части озера наибольшая

плотность велигеров наблюдалась в эпилимнионе в 1992 и 1996 гг. (до 108 и 115 тыс. экз./м³ соответственно). Максимальная численность личинок дрейссены (174 тыс. экз./м³) была зарегистрирована у водозабора в 1996 г. (Столбунова, 2006). Концентрация велигеров превышала здесь численность коловраток–фильтраторов в 3.5 раза. Их доля составляла 33% в общей численности зоопланктона, коловраток ~10%. У истока р. Вексы и в открытой литорали у р. Трубеж численность личинок изменялась от 5 до 16 тыс. экз./м³. С понижением температуры воды до 9–10°C в начале октября велигеры с длиной раковины до 250 мкм, возможно готовые к оседанию, присутствовали еще в центральной части озера (до 1.7 тыс. экз./м³), на других станциях их не было.

Присутствие большого количества личинки дрейссены в водоеме оказывает существенное влияние на зоопланктонное сообщество. За исследованный многолетний период летом до появления велигеров в оз. Плещеево численность зоопланктона в среднем составляла 605 тыс. экз./м³, коловраток – 445 тыс. экз./м³. С появлением личинки моллюска средняя численность зоопланктона уменьшилась в 1.8 раза, коловраток – в 2.1 раза. Снижение численности зоопланктеров–фильтраторов и их продукции наблюдали и другие авторы (Ляхнович и др., 1981; Бурлакова, 1998).

В дальнейшем уровень развития велигеров дрейссены исследовали в начале XXI в., 29 июля 2004 г. Развитие личинки моллюска определялось высокими температурами воды (22.4–24.4°C). Наибольшая численность велигеров регистрировалась у р. Кухмарь и в районе водозабора – 19.0 и 10.5 тыс. экз./м³, соответственно. В центральной части озера ее было меньше (5.5 тыс. экз./м³), у истока р. Вексы – 1.0 тыс. экз./м³.

В центральной части озера 27 июля 2012 г. при температуре воды 20.3°C в эпилимнионе (0–8 м) численность личинок дрейссены достигала высоких значений – 104.1 тыс. экз./м³, в металимнионе (9–12 м) с понижением температуры воды до 9.0–11.2°C она уменьшалась до 11.7–12.2 тыс. экз./м³, в гиполимнионе (14–20 м, температура воды 6.8–6.4°C) – до 4.7–6.7 тыс. экз./м³. В общей численности зоопланктона личинки *Dreissena* составляли 9–51%, коловраток–фильтраторов было меньше – 4–20%.

В начале июня 2013 г. при температуре воды в поверхностном слое 18.8–20.2°C численность велигеров в различных частях озера была невелика и изменялась в пределах 0.1–2 тыс. экз./м³. В начале августа количество велигеров значительно возросло. В центральной части озера в эпилимнионе их численность достигала 84.2 тыс. экз./м³, у истока р. Вексы – 30.5 тыс. экз./м³, у водозабора – 16.1 тыс. экз./м³.

Как известно по литературным данным, вертикальное распределение велигеров в толще воды неравномерно. Установлено, что личинки дрейссены тяготеют к поверхностным слоям (Львова, 1977; Каратаев, 1981). В центральной части оз. Плещеево в августе 1996 и 2013 гг. наибольшая численность велигеров прослеживалась в верхнем слое воды с максимумом на 4 м (табл.).

Таблица. Распределение велигеров дрейссены по вертикали в центральной части оз. Плещеево

Слой, м	20.08.1996 г.		7.08.2013 г.	
	<i>t</i> воды, °C	<i>N</i>	<i>t</i> воды, °C	<i>N</i>
1	21.3	2.5	19.0	0.6
2	20.4	30.0	18.9	24.4
4	18.6	115.0	18.8	84.2
6	18.2	0.0	18.6	43.4
8	17.6	2.5	18.2	9.2
10	17.2	0.0	8.9	0.4
12	14.0	0.4	–	0.2
13	10.8	0.0	5.5	0.4
14	9.8	2.5	4.8	0.0
16	8.2	1.6	4.6	0.4
18	7.8	0.8	4.6	0
20	7.6	1.2	4.6	0

Примечание. *N* – численность велигеров, тыс. экз./м³.

Сходное распределение велигеров наблюдалось в Иваньковском плесе Иваньковского водохранилища (Столбунова, 2008, 2013).

Таким образом, за исследованный период велигеры дрейссены в оз. Плещеево встречались в планктоне с июня при температуре воды $\geq 15^{\circ}\text{C}$. Максимальная их численность наблюдалась в конце июля – августе, в остальное время они заселяли толщу воды в меньшем количестве. Личинки дрейссены распределялись по всему столбу воды, но концентрировались в эпилимнионе на глубинах 2–6 м.

Большое количество велигеров снижало численность зоопланктеров-фильтраторов. Следует отметить, что в современный период увеличения плотности личинок дрейссены в оз. Плещеево не наблюдается.

Работа выполнена при финансовой поддержке Национального парка «Плещеево озеро».

Список литературы

- Бурлакова Л.Е. Экология моллюска *Dreissena polymorpha* Pallas и его роль в структуре и функционировании экосистем: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Минск, 1998. 18 с.
- Жгарева Н.Н. Состав и распределение фауны зарослей озера Плещеево // Факторы и процессы эвтрофикации озера Плещеево. Ярославль: Яросл. гос. ун-т, 1992. С. 95–105.
- Каратаев А.Ю. Личиночная стадия развития *Dreissena polymorpha* Pallas в оз. Лукомльском водоеме–охладителе ТЭС // Вестн. Белорусского ун-та. Сер. 2. Химия, биология, география. 1981. № 3. С. 54–59.
- Львова А.А. Экология *Dreissena polymorpha* (Pall.) Учинского водохранилища: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1977. 22 с.
- Ляхнович 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.
- Столбунова В.Н. Личинки дрейссены как компонент зоопланктона водоемов бассейна Верхней Волги // Матер. докл. I-ой Междунар. шк.–конф. «Дрейссениды: эволюция, систематика, экология». Борок. Ярославль: Ярославский печатный двор, 2008. С. 142–146.
- Столбунова В.Н. Велигеры дрейссены в верхневолжских водохранилищах: многолетняя и сезонная динамика численности, распределение // Поволжский экол. журн. 2013. № 1. С. 71–80.
- Столбунова В.Н. Зоопланктон озера Плещеево. М.: Наука, 2006. 152 с.
- Экосистема озера Плещеево Л.: Наука, 1989. 264 с.

РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ВЕЛИГЕРОВ РОДА *DREISSENA* В ПЛАНКТОНЕ РЫБИНСКОГО И ШЕКСНИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩ

В. Н. Столбунова, В. И. Лазарева

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН,
152742, Ярославская область, Некоузский р-н, Борок, Россия
stolbunova@ibiw.yaroslavl.ru

В Волге до зарегулирования *Dreissena polymorpha* Pallas, 1771 была малочисленна, она расселилась во всем волжском каскаде после создания водохранилищ. Рыбинское водохранилище заполнено в 1941–1947 гг., спустя 20 лет к 1968 г. *D. polymorpha* заселила все его плесы (Рыбинское водохранилище, 1972). С 1997 г. в водоеме расселяется второй вид – *D. bugensis* Andrussov, 1897 (Orlova et al., 2000), в настоящее время в Волжском плесе водохранилища он доминирует среди дрейссенид, в других плесах бугская дрейссена фактически отсутствует (Орлова, Щербина, 2002; Щербина, 2008; Пряничникова, 2008, 2012). Более северное Шекснинское водохранилище заполнено в 1963–1964 гг. Здесь в 70-е

гг. прошлого века *D. polymorpha* отмечали в составе бентоса (Выголова, 1977; Стальмакова, 1977; Слепухина, Выголова, 1981). Однако позднее (1994–1995 гг.) А.И. Бакановым в бентосных сборах она не обнаружена (Современное состояние ..., 2002). В 2005–2007 гг. в планктоне водохранилища в небольшом количестве (< 1 тыс. экз./м³) регистрировали личинок дрейссенид (Лазарева и др., 2013).

Дрейссениды обитают на различных глубинах и локально могут образовывать большие скопления. Важное значение для их развития имеют содержание растворенного кислорода, температура и характер субстрата (Дрейссена ..., 1994). Наибольшее развитие дрейссенид наблюдается на заиленных песках и других плотных грунтах, излюбленным их биотопом является ракушечник, в большом количестве моллюски встречаются на стеблях и корневищах погруженных макрофитов. Расселению дрейссенид способствует наличие в жизненном цикле планктонной личинки – велигера. Велигеры определяют численность популяций моллюсков и заселение ими новых биотопов. Летом велигеры представляют важный компонент зоопланктона водохранилищ и оказывают существенное влияние на его структуру (Лазарева, Жданова, 2008; Лазарева, 2010). Велигеры встречаются в пелагиали и прибрежной зоне водоемов. Они служат кормом для хищных планктонных беспозвоночных и молоди рыб, участвуют в процессах самоочищения вод.

Размножение дрейссенид начинается при температуре воды 12–17°C, велигеры появляются в планктоне в мае–июне (Гальперина, Львова-Качанова, 1972; Каратаев, 1983; Столбунова, 2008). В Рыбинском водохранилище велигеры зарегистрированы в планктонных сборах с конца мая – начала июня до конца октября, максимальная численность отмечена в конце июля–первой половине августа (Лазарева, Жданова, 2008; Соколова, 2008; Столбунова, 2008, 2013). В настоящей работе проанализировано горизонтальное и вертикальное распределение обилия велигеров в двух водохранилищах в июле–августе – в период их сезонного максимума численности.

Материал собирали в июле–августе 2007 г. на 20 станциях (18 в пелагиали и 2 в литорали) в Рыбинском водохранилище и на 26 (21 в пелагиали и 5 в литорали) в Шекснинском. Фиксировали глубину станций, температуру и прозрачность воды, содержание взвеси и растворенного в воде кислорода. В поверхностном (0–1 м) слое воды пробы отбирали мерным ведром, профильтровывали 50 л воды через планктонную сеть. Тотально от дна до поверхности планктон малой сетью Джеди (диаметр входа 12 см, сито с диагональю ячеи 120 мкм).

Летом гидрофизические характеристики водохранилищ различались. Глубина станций отбора проб в пелагиали Рыбинского водохранилища в среднем была выше, чем в Шекснинском (табл. 1). Однако максимальные отметки глубин (14–15 м) были сравнимы, в обоих водоемах наибольшую глубину регистрировали над затопленными руслами рек. Прозрачность воды также была выше в Рыбинском водохранилище, лишь в его Шекснинском плесе она была близка к таковой в Шекснинском водохранилище (табл. 1). Минимальная прозрачность (50–70 см) зарегистрирована в Шекснинском водохранилище в северной части Ковжинского и Шекснинского речных участков. Здесь при малой глубине (4–6 м) и узком фарватере вода содержала большое количество минеральной взвеси (>13 мг/л), поднятой со дна проходящими судами (Лазарева и др., 2013). В целом более высокое содержание взвешенного вещества отмечали в Шекснинском водохранилище, в большинстве плесов Рыбинского оно было в 1.5–2 раза ниже (табл. 1). Температура воды у поверхности в обоих водоемах на 0.5–3°C превышала таковую в придонном горизонте, максимальный прогрев воды (24.1°C) регистрировали в Волжском и Моложском плесах Рыбинского водохранилища. В Шекснинском наибольшую температуру воды (22.8°C) наблюдали в прибрежье более южного Шекснинского участка (литораль в Сизьменском разливе), что обычно для этого водоема (Современное состояние ..., 2002; Лазарева и др., 2013). Содержание растворенного кислорода в толще воды водохранилищ зависело от температуры и функционирования фитопланктона. В период исследования в дневное время в поверхностном слое воды этот показатель достигал 10.9 мг/л (124% насыщения) в

Шекснинском и 9.9 мг/л (119%) – в Рыбинском водохранилище. Даже в придонном слое насыщение воды кислородом на большинстве станций составляло более 70% и не лимитировало развитие гидробионтов. Однако в Рыбинском водохранилище на отдельных станциях на русле рек Шексны (Мякса) и Мологи (Противье, Первомайка, Молога) концентрация кислорода у дна снижалась <5 мг/л (50–55% насыщения).

Таблица 1. Гидрофизические характеристики воды водохранилищ летом 2007 г.

Участок водоема	Глубина, м	Прозрачность, см	Температура воды, °С	Взвешенное вещество, мг/л	Растворенный кислород, мг/л
Рыбинское водохранилище:					
Главный	11.0±0.6	140±8	21.0±0.5/20.9±0.1	4.0±0.7	8.5±0.4/5.3±0.2
Волжский	11.3±1.3	150±11	21.2±0.6/20.8±0.2	3.3±0.8	9.9±0.1/5.5±0.7
Шекснинский	8.1±1.3	104±8	21.2±0.8/21.7±0.8	5.6±0.8	9.2±0.3/6.9±0.6
Моложский	11.3±0.7	140±12	21.6±0.2/21.9±0.6	4.0±1.0	8.6±0.5/5.1±0.1
Шекснинское водохранилище:					
Ковжинский	2.0±0.5	180	22.5/22.4	4.5±1.0	8.9/8.1
Белозерский	4.2±1.6	110±23	20.7±0.1/20.3±0.1	5.6±0.5	9.5±0.3/8.6±0.3
Шекснинский	6.0±2.7	108±30	22.1±0.7/21.1±0.2	6.4±1.2	8.6±0.2/7.8±0.3

Примечание. Температура и содержание растворенного кислорода: перед чертой поверхность, за чертой дно.

В июле–августе 2007 г. в Рыбинском водохранилище наибольшее количество велигеров дрейссенд регистрировали в Моложском и Шекснинском плесах водохранилища (табл. 2).

Таблица 2. Численность (N) и биомасса (B) велигеров в Рыбинском водохранилище в метровом слое у поверхности и во всей толще воды в июле–августе 2007 г.

Плес	N , тыс. экз./м ³		B , мг/м ³	
	Поверхность	Вся толща	Поверхность	Вся толща
Главный	40±25	17±5	48±29	22±21
Волжский	20±13	24±5	30±20	31±30
Шекснинский	62±21	64±32	153±83	79±64
Моложский	202±153	59±19	270±160	75±66

В поверхностном слое воды (ст. Противье, гл. 12 м) их численность достигала 355 тыс. экз./м³ или 57% общего количества зоопланктона (велигеры + рачки и коловратки, $N_{\text{общ}}$). По данным тотальных ловов наибольшая численность велигеров составляла 90 тыс. экз./м³ (51% $N_{\text{общ}}$) на ст. Противье в Моложском плесе водохранилища и 213 тыс. экз./м³ (85% $N_{\text{общ}}$) на ст. Торово (гл. 7 м) в Шекснинском плесе. В пелагиали других плесов велигеры составляли 15–20% $N_{\text{общ}}$, численность не превышала 40 тыс. экз./м³. В литоральной зоне их количество достигало 77 тыс. экз./м³ (Шекснинский плес), но их доля в планктоне (13–17% $N_{\text{общ}}$) была ниже, чем в пелагиали. Биомасса велигеров не превышала 0.5 г/м³, их вклад в общую биомассу зоопланктона водохранилища варьировал от 2 до 17%. В общем, горизонтальное распределение велигеров дрейссенд в водохранилище неравномерно. В период исследования максимальная численность велигеров в скоплениях превышала среднюю для участка в 1.5–5 раз. В июне–июле 1981 г. наблюдали скопления с колоссальной (> 3 млн. экз./м³) численностью велигеров (Волков, Латыш, 1982).

Распределение велигеров по вертикали в столбе воды сильно различалось от станции к станции. В речных плесах водохранилища (ст. Первомайка, Противье, Любец, Торово, Кабачино), где вода слабо перемешивается ветром, большая часть велигеров держалась в поверхностном слое (рис.). На большинстве участков открытого водохранилища их численность в поверхностном горизонте и нижележащем слое воды фактически не

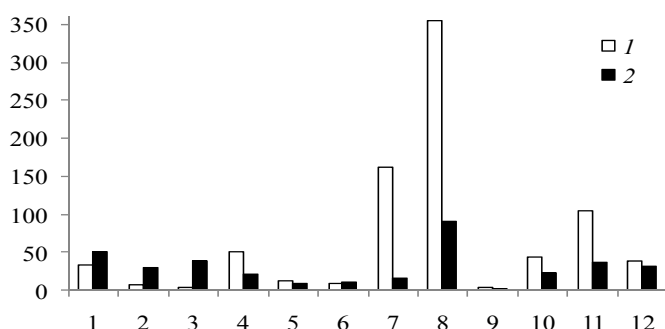


Рис. Распределение обилия велигеров (тыс. экз./м³) по акватории Рыбинского водохранилища в августе 2007 г. 1 – поверхность, 2 – весь столб воды. По оси абсцисс станции отбора проб: 1 – Коприно, 2 – Молога, 3 – Наволок, 4 – Измайлово, 5 – Средний двор, 6 – Брейтово, 7 – Первомайка, 8 – Противье, 9 – Мякса, 10 – Любец, 11 – Торowo, 12 – Кабачино.

поверхностном слое (0–1 м) и во всей толще воды показали чрезвычайно низкую (< 2 тыс. экз./м³) их численность (табл. 3). Возможно, это связано с более слабым прогревом воды и более высоким содержанием в ней минеральной взвеси по сравнению с Рыбинским водохранилищем (табл. 1). Количество велигеров и их встречаемость возрастали с севера на юг от верховьев р. Ковжа к приплотинному участку водохранилища. Доля велигеров в общей численности зоопланктона была заметной только в наиболее прогреваемых участках водоема: в Сизьменском разливе и приплотинном участке. Их биомасса не превышала 2 мг/м³. Повсеместно, за исключением приплотинного участка, численность велигеров была наибольшей в поверхностном горизонте воды.

Таблица 3. Численность (N) и доля в планктоне ($\%N_{\text{общ}}$) велигеров в Шекснинском водохранилище в первой половине августа 2007 г.

Участок	Поверхность		Вся толща	
	N , тыс. экз./м ³	$\%N_{\text{общ}}$	N , тыс. экз./м ³	$\%N_{\text{общ}}$
Ковжинский	0.7	3	0	0
Белозерский	0.5	1	0	0
Шекснинский речная часть	0	0	<0.1	<0.1
Сизьменский разлив	1.0	3	0.1	<0.1
Приплотинный плес	1.5	2	1.4	2

В период пика размножения дрейссенид (июль–август) велигеры могут оказывать существенное влияние на структуру зоопланктона. При высокой их численности снижается обилие и доля в планктоне других фильтраторов: Cladocera и, особенно, Rotifera (Лазарева, Жданова, 2008; Лазарева, 2010). Так, летом 2007 г. в зоопланктоне Моложского плеса Рыбинского водохранилища доля фильтраторов (Rotifera + Cladocera) в поверхностном горизонте составляла всего 14–37% общего количества ракообразных и коловраток, тогда как в Волжском и Главном плесах – 70–71%. В целом столбе воды эти различия были менее заметны, по всей акватории коловратки и кладоцеры-фильтраторы образовывали 47±2% численности зоопланктона.

В Рыбинском водохранилище численность велигеров была высокой в 70-е гг. прошлого века, что можно связать с появлением скоплений дрейссенид на древесных субстратах затопленных лесов (Столбунова, 2013; Луферов, 1963). В 1980–90-е гг. летняя численность велигеров не увеличилась (Столбунова, 2013). В 2006–2008 гг. количество велигеров в пелагиали сильно возросло (Соколова, 2008; Лазарева, Жданова, 2008; Лазарева, 2010). Так, в

различалась, что связано с перемешиванием воды ветрами. Анализ суточных вертикальных миграций велигеров в Иваньковском водохранилище и оз. Плещеево показал, что их максимальная численность наблюдается в поверхностных слоях воды в ночное время (Столбунова, 2013). То же отмечено в Лукомльском и Боденском озерах (Каратаев, 1981; Walz, 1973).

Данные о встречаемости и распределении велигеров дрейссенид в Шекснинском водохранилище получены нами впервые (Лазарева и др., 2013). Наши сборы на разных участках водохранилища в

центре водохранилища (станции Брейтово, Измайлово, Средний двор) оно достигало 310–397 тыс. экз./м³ (Соколова, 2008). В пелагиали Моложского и Шекснинского плесов значительная плотность велигеров (123–213 тыс. экз./м³) отмечена на руслах затопленных рек Мологи и Суды (станции Противье, Торово) с глубинами 10–14 м (Лазарева Жданова, 2008). Численность велигеров в июле–августе была сравнима с таковой ракообразных и коловраток, доля велигеров от общей численности фильтраторов достигала >80% (Лазарева, Жданова, 2008). В аномально жаркое лето 2010 г. вследствие ухудшения кислородного режима в придонном горизонте глубоководных (>10 м) участков водохранилища численность велигеров в июле–августе снизилась на порядок (Лазарева, Соколова, 2013).

Таким образом, в период исследований наибольшая численность велигеров дрейссенид зарегистрирована в речных Моложском и Шекснинском плесах Рыбинского водохранилища, в Шекснинском водохранилище их количество было небольшим и возрастало с севера на юг. Личинки дрейссенид распределялись во всей толще воды водохранилищ, на защищенных от ветрового перемешивания участках водоемов они концентрировались в поверхностном слое.

Список литературы

- Волков А.Ф., Латыш Л.В. Структура планктонного сообщества Рыбинского водохранилища летом (июнь–июль) 1981 г. // ИБВВ АН СССР. Борок, 1982. 27 с. Деп. в ВИНТИ 24.08.82, № 4665 – 82.
- Выголова О.В. Сообщества зообентоса Череповецкого водохранилища // Биология промысловых рыб и интенсификация озерного рыбоводства. Известия ГосНИОРХ, Л. 1977. Т. 111. С. 122–134.
- Гальперина Г.Б., Львова-Качанова А.А. Некоторые особенности размножения *Dreissena polymorpha* (Pallas) и *Dreissena polymorpha andrusovi* (Andrusov) // Комплексные исследования Каспийского моря. М.: Изд-во МГУ, 1972. Вып. 3. С. 61–73.
- Дрейссена *Dreissena polymorpha* (Pallas) (Bivalvia, Dreissenidae). Систематика, экология, практическое значение. М.: Наука, 1994. 240 с.
- Каратаев А.Ю. Личиночная стадия развития *Dreissena polymorpha* Pallas в оз. Лукомльском водоеме-охладителе ТЭС // Вест. 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. дисс. ... канд. биол. наук. Минск, 1983. 24 с.
- Лазарева В.И. Структура и динамика зоопланктона Рыбинского водохранилища. М.: Т-во научн. изданий КМК, 2010. 183 с.
- Лазарева В.И., Жданова С.М. Велигеры дрейссен в планктоне Рыбинского водохранилища: распределение и значение в сообществе // Матер. докл. 1-ой Междунар. шк.-конф. «Дрейссениды: эволюция, систематика, экология». Борок. Ярославль: Ярославский печатный двор, 2008. С. 86–90.
- Лазарева В.И., Соколова Е.А. Динамика структуры и продуктивности зоопланктона Рыбинского водохранилища: влияние потепления климата // Мат. Всерос. конф. «Проблемы изучения и охраны животного мира на Севере». Сыктывкар, Ин-т биологии Коми НЦ УРО РАН, Республика Коми, Россия. 8–12 апреля 2013 г. / Сыктывкар: Изд-во Коми НЦ УРО РАН, 2013. С. 121–123.
- Лазарева В.И., Столбунова В.Н., Минеева Н.М., Жданова С.М. Особенности структуры и пространственного распределения планктона в Шекснинском водохранилище // Биология внутр. вод. 2013. № 3. С. 1–10.
- Луферов В.П. Эпифауна затопленных лесов Рыбинского водохранилища // Биологические аспекты изучения водохранилищ. М.; Л.: Наука, 1963. С. 123–129.
- Орлова М.И., Щербина Г.Х. О распространении *Dreissena bugensis* (Andr.) (*Dreissenidae*, *Bivalvia*) в верхневолжских водохранилищах // Зоол. журн. 2002. Т. 81. № 5. С. 515–520.

- Пряничникова Е. Г. Динамика размерно-весовой структуры дрейссенид Волжского плеса Рыбинского водохранилища // Мат. докл. 1-ой Междунар. шк.-конф. «Дрейссениды: Эволюция, систематика, экология». Борок. Ярославль: Ярославский печатный двор, 2008. С. 116–119.
- Пряничникова Е. Г. Структурно-функциональные характеристики дрейссенид Рыбинского водохранилища: Автореф. дисс. канд. биол. наук. Борок, 2012. 21 с.
- Рыбинское водохранилище и его жизнь Л.: Наука, 1972. 364 с.
- Слепухина Т.Д., Выголова О.В. Зообентос // Антропогенное влияние на крупные озера Северо-Запада СССР. Ч. II. Л.: Наука, Ленинградское отд., 1981. С. 215–231.
- Современное состояние экосистемы Шекснинского водохранилища. Ярославль: Изд-во Ярославского гос. техн. ун-та, 2002. 368 с.
- Соколова Е.А. Сезонная и многолетняя динамика численности велигеров дрейссены в Рыбинском водохранилище // Мат. докл. 1-ой Междунар. шк.-конф. «Дрейссениды: эволюция, систематика, экология» Борок. Ярославль: Ярославский печатный двор, 2008. С. 136–139.
- Стальмакова Г.А. Бентос озера Белого Вологодской области (по наблюдениям 1973–1974 гг.). Известия ГосНИОРХ, Л. 1977. Т. 116. С. 128–137.
- Столбунова В.Н. Личинки дрейссены как компонент зоопланктона водоемов бассейна Верхней Волги // Мат. докл. 1-ой Междунар. шк.-конф. «Дрейссениды: эволюция, систематика, экология». Борок. Ярославль: Ярославский печатный двор, 2008. С. 142–146.
- Столбунова В.Н. Велигеры дрейссены в верхневолжских водохранилищах: многолетняя и сезонная динамика численности, распределение // Поволжский экол. журн. 2013. № 1. С. 71–80.
- Щербина Г.Х. Современное распространение, структура и средообразующая роль дрейссенид в водоемах Северо-Запада России и значение моллюсков в питании рыб-бентофагов // Мат. докл. 1-ой Междунар. шк.-конф. «Дрейссениды: эволюция, систематика, экология». Борок. Ярославль: Ярославский печатный двор, 2008. С. 23–43.
- 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 // Research across boundaries. Copenhagen, 2000. P. 194. Walz N. Untersuchungen zur Biologie von *Dreissena polymorpha* Pallas in Bodensee // Arch. Hydrobiol. 1973. Bd. 42. № 3/4. Suppl. S. 452–482.

ПАРАЗИТЫ И ЭНДОСИМБИОНТЫ МОЛЛЮСКОВ РОДА *DREISSENA* В БАССЕЙНЕ ВЕРХНЕЙ ВОЛГИ

А. В. Тютин, Е. Н. Медянцева, Е. Г. Пряничникова

*Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН,
152742, Ярославская область, Некоузский р-н, Борок, Россия
[tyutin @ ibiw.yaroslavl.ru](mailto:tyutin@ibiw.yaroslavl.ru)*

Присутствие пелагических личинок в жизненном цикле понто-каспийского моллюска *Dreissena polymorpha* Pallas, 1771, а также способность молодых особей закрепляться на различных субстратах, способствовали широкому расселению этого вида по водоемам Европы с балластными водами или обрастаниями судов уже в XIX и начале XX века (Дрейссена ..., 1994). Верхняя Волга не являлась исключением. Однако изучение фауны эндосимбионтов (комменсалов и паразитов) полиморфной дрейссены достаточно долго не представляло интереса из-за относительно низкой численности популяций этого лимнофильного моллюска. Ситуация стала меняться только в 1940-х гг. после начала создания каскада больших искусственных водоемов, особенно после заполнения озеровидного Рыбинского водохранилища.

До создания Рыбинского водохранилища в списках паразитов рыб и других гидробионтов Верхней Волги явно преобладали реофильные виды (Богданова, Никольская, 1965). Тем не менее, постоянная паразитофауна гидробионтов в этом водоеме начала формироваться именно за счет эврибионтных или относительно лимнофильных паразитов тех рыб и беспозвоночных животных, которые обитали в бассейнах рек Волги, Мологи, Шексны. В частности, на начальном этапе изучения экосистемы Рыбинского водохранилища в список паразитирующих у рыб трематод уже входили *Bucephalus polymorphus* Baer и *Phyllodistomum folium* Olfers, первым промежуточным хозяином которых мог служить именно моллюск *Dreissena polymorpha* (Изюмова, 1977). В 1970-х гг. в водоемах Верхней Волги появляется новый для региона массовый вид гельминтов – *Aspidogaster limacoides* Diesing, 1834, что связано со способностью завершать жизненный цикл как в рыбах, так и непосредственно во взрослых особях полиморфной дрейссены (Куперман и др., 1994). Одновременно с ростом плотности верхневолжских популяций *Dreissena polymorpha*, в 1950–90-х гг. шло постепенное формирование постоянной фауны ассоциированных с этим моллюском эндосимбионтов, сходной по видовому составу и структуре с сообществами эндосимбионтов *D. polymorpha* в бассейнах более западных и южных водоемов Европы (Molloy et al., 1996, 1997).

Постепенное повышение среднегодовых значений температуры в Европейской части России создало на рубеже веков предпосылки для ареальной экспансии многих южных гидробионтов по Каспийско-Волжско-Балтийскому «инвазийному коридору». Некоторые из ассоциированных с такими вселенцами паразитов могут быть использованы в качестве «биологических меток» при оценке миграционной активности и сравнения новых популяций хозяев в водоемах Средней и Верхней Волги (Tyutin et al., 2013). Кроме того, иногда полная потеря специфичных паразитов и низкая восприимчивость к местным гельминтам дают преимущество вселенцам при конкуренции с местными видами. В 1997–2000 гг. в отдельных участках Рыбинского, Угличского и Горьковского водохранилищ был впервые отмечено расселение второго вида дрейссен, имеющего черноморское происхождение – *D. bugensis* Andrussov (Орлова, Щербина, 2002; Shcherbina, Buckler, 2006).

Постоянный мониторинг эндосимбионтов дрейссенид был включен в планы комплексных рейсов научно-исследовательских судов ИБВВ РАН в 2000–2010 гг. по Ивановскому, Рыбинскому, Горьковскому, Чебоксарскому и Шекснинскому водохранилищам. Материалом для предварительной оценки влияния бугской дрейссены на связанные с двустворчатыми моллюсками местные паразитарные системы послужили 27 выборок двух представителей сем. Dreissenidae из 19 точек Рыбинского водохранилища, собранные с июня 2000 г. по май 2004 г. (Тютин и др., 2005, 2008). Принимали во внимание, что в условиях Верхней Волги относительно тонкостенная раковина бугской дрейссены допускает потребление всех возрастных групп этого моллюска рыбами-бентофагами (плотвой, густерой, язем и крупным лещем). На первом этапе было исследовано 647 взрослых особей *D. polymorpha* с длиной раковины 15–30 мм и 116 экземпляров *D. bugensis* того же размера. Показано, что качественный состав непатогенных эндосимбионтов обоих видов дрейссенид сходный и отражает сложную структуру сообщества гидробионтов, обитающих в грунте и на поверхности друз. В полости моллюсков часто встречались мелкие олигохеты, нематоды, личинки хирономид, коловратки, молодые пиявки родов *Erpobdella* и *Helobdella*, яйца водяных клещей рода *Unionicola*, присутствовали специфичные симбиотические инфузории рода *Conchophthirus* и единично инфузории рода *Trichodina*. Однако исследованные нами экземпляры *D. bugensis* оказались свободны от обычных для полиморфной дрейссены трех видов гельминтов: *Phyllodistomum folium* Olfers, 1926, *Bucephalus polymorphus* Baer, 1827, *Aspidogaster limacoides* Diesing, 1834. Сравнение результатов работ 2000 – 2001 гг. на Рыбинском водохранилище с имеющимися в литературе данными по паразитофауне аборигенной *D. polymorpha* за 1991–1992 г. (Куперман и др., 1994) позволяло говорить о тенденции к небольшому снижению встречаемости партенит

Phyllodistomum folium с 3.7 до 0.9%, спороцист *Bucephalus polymorphus* с 1.1 до 0.7%, взрослых особей *Aspidogaster limacoides* с 3.6 до 1.8%.

Дальнейший мониторинг показал, что в умеренно эвтрофном Рыбинском водохранилище, имеющем большую площадь осушаемых мелководий и минимальную скорость водообмена, *D. bugensis* смогла занять доминирующее по численности положение только в относительно небольшом Волжском плесе. В 2003–2004 гг. в выборках *D. polymorpha* (суммарно $n=212$) снизилась встречаемость у *Aspidogaster limacoides* (0.9%), чаще регистрировали партеногенетические стадии трематод: *Phyllodistomum folium* (1.9%) и *Bucephalus polymorphus* (0.9%). В течение всего периода наблюдений минимальные показатели зараженности *D. polymorpha* этими гельминтами отмечали в загрязненной сбросами промышленных предприятий северо-восточной части Рыбинского водохранилища. Высокие показатели здесь имели только метацеркарии сем. Echinostomatidae (более 50.0% на отдельных станциях, при обычном уровне встречаемости 5.2–7.1%). Исследования 2005–2007 гг. показали усиление межгодовых колебаний встречаемости трех основных ассоциированных в Рыбинском водохранилище с *D. polymorpha* гельминтов: *Aspidogaster limacoides* (от 1.39 до 5.05%), *Bucephalus polymorphus* (от 0.69 до 0.88–2.21%), *Phyllodistomum folium* (от 1.62 до 0.44–2.04%). За период до 2007 гг. было исследовано 63 выборки ($n=995$ экз.) бугской дрейссены из верхневолжских водохранилищ, но случаев адаптации к паразитированию у нее этих трех «аборигенных» гельминтов (*Bucephalus polymorphus* Baer, 1827, *Phyllodistomum folium* Olfers, 1926, *Aspidogaster limacoides* Diesing, 1834) не было отмечено. Кроме того, в участках водоемов, освоенных бугской дрейссеной, отмечена натурализация черноморского брюхоногого моллюска *Lithoglyphus naticoides* и быстрый рост зараженности местных рыб ассоциированными с ним трематодами (Тютин, Медянцева, 2008; Tyutin, Slynko, 2010; Извекова, Тютин, 2011; Tyutin et al., 2013).

В 2005 г. было проведено специальное сравнительное исследование поселений двух видов дрейссенид (аборигенной *Dreissena polymorpha* Pallas, 1771 и быстро расселяющейся *D. bugensis* Andrusov, 1897) в водоемах речного и озерного типов: Горьковском и Рыбинском водохранилищах. Выявлены некоторые межвидовые и межпопуляционные различия по структуре поселений, основным количественным показателям и фауне эндосимбионтов (Пряничникова и др., 2011). Всего в 2005 г. на 7 станциях юго-западной части Рыбинского водохранилища исследовано 16 выборок дрейссенид, из которых в 10 присутствовали оба вида моллюсков, в трех – только особи бугской дрейссены, в трех других – только дрейссена полиморфная. В Горьковском водохранилище исследовано 7 выборок моллюсков из смешанных двувидовых поселений.

В качестве индикаторного вида, показывающего состояние поселений полиморфной дрейссены, можно использовать трематоду *Bucephalus polymorphus*, дефинитивными хозяевами которой являются хищные рыбы (преимущественно судак *Sander lucioperca* с зараженностью до 100%), а в качестве второго промежуточного хозяина может выступать молодь местных карповых или окуневых рыб. На всех стандартных точках отбора проб *D. polymorpha* к 2005 г. имел место рост встречаемости *Bucephalus polymorphus*: в среднем для Рыбинского водохранилища с 0.69% в 2000–2004 гг. до 2.21% в 2005 г., для Горьковского водохранилища – с 1.32% в 2000 г. до 1.79% в 2005 г. Следует также отметить, что в 2005 г. численность молоди дрейссенид была исключительно низкой, особенно в Рыбинском водохранилище. Возможно, это было связано с необычно коротким периодом размножения: уже в июле точно определить половую принадлежность взрослых особей полиморфной дрейссены было крайне сложно из-за отсутствия в гонадах развитых половых продуктов. В пределах акватории Рыбинского водохранилища максимальная численность (3050 экз./м²) и биомасса (3806.87 г/м²) полиморфной дрейссены были отмечены в точке с координатами 58°05' с.ш. и 38°18' в.д. В количественных и качественных пробах наиболее часто встречались экземпляры от 15 до 20 мм (35% особей), а максимальная длина раковин не превышала 31 мм. Наиболее массовые поселения бугской дрейссены были отмечены в речной части Волжского плеса Рыбинского водохранилища (58°00' с.ш., 38°06' в.д.) при

численности 3866 экз./м² и биомассе 6198.33 г/м². Основная доля здесь приходилась на размерную группу 25–30 мм (около 60% от общего числа особей бугской дрейссены), отдельные экземпляры достигали в длину 37 мм.

Тем не менее, средняя численность полиморфной дрейссены в Волжском плесе (1083±20 экз./м²) оказалась достаточно близка к таковой в Моложском плесе (1250 ± 457 экз./м²) водохранилища. По-видимому, с этим связано отсутствие в 2005 г. существенных различий в зараженности полиморфной дрейссены из этих плесов парthenитами *Bucephalus polymorphus* – 2.26% (n=221) и 2.08% (n=96), соответственно. Помимо этого, в большинстве выборок взрослых особей полиморфной дрейссены из юго-западной части Рыбинского водохранилища присутствовали *Aspidogaster limacoides* (встречаемость – 5.05%) и *Phyllodistomum folium* (1.89%). Отмечена высокая для летнего сезона частота встречаемости способных разрушать гепатопанкреас моллюска паразитических инфузорий рода *Ophryoglena* – 17.35%. Реже находили локализованные в тканях метацеркарии эхиностоматид *Neoacanthoparyphium echinatoides* (4.73%) и *Echinoparyphium recurvatum* (0.31%), а также личинки водяного клеща *Mideopsis orbicularis* (0.63%). Также редко в полости моллюсков присутствовали временные эндосимбионты: мелкие нематоды (0.32%), олигохеты (0.63%), личинки хирономид (0.95%). У всех исследованных особей дрейссены полиморфной на жабрах в большом количестве были обнаружены обычные симбиотические инфузории-комменсалы *Conchophthirus acuminatus*. Состав эндосимбионтов бугской дрейссены, натурализовавшейся в Рыбинском водохранилище относительно недавно, к 2005 г. выглядел явно вторичным. При вскрытиях не были выявлены личинки хирономид и все три вида способных размножаться в моллюсках гельминтов (*Aspidogaster limacoides*, *Bucephalus polymorphus*, *Phyllodistomum folium*). Встречены лишь инфузория-комменсал *Conchophthirus acuminatus* (у 14.74% особей), мелкие Nematoda sp. (3.68%), Oligochaeta sp. (0.53%), яйца водяного клеща *Mideopsis orbicularis* (1.05%), патогенные инфузории *Ophryoglena* sp. (1.05 %) и метацеркарии паразитирующих во взрослом состоянии у птиц *Neoacanthoparyphium echinatoides* (2.11%) и *Echinoparyphium recurvatum* (0.53%).

Выявленные закономерности формирования фауны эндосимбионтов у полиморфной дрейссены подтверждаются результатами работ на Горьковском водохранилище в 2000 и 2005 гг. (см. табл.). В этом водоеме размерная структура популяции *D. polymorpha* заметно отличается от таковой в Рыбинском водохранилище: даже в 2005 г. здесь на долю сеголетков с длиной раковины менее 10 мм приходилось в среднем около 20% от общей численности. Большая доля (до 15–45%) *Dreissena bugensis* в смешанных двувидовых выборках дрейссенид Горьковского водохранилища свидетельствует о более высоком темпе развития этой относительно молодой популяции бугской дрейссены. Максимальные значения численности двух видов дрейссенид к 2005 г. уже вполне сопоставимы – 4500 экз./м² и 3517 экз./м², соответственно. Однако вскрытия взрослых моллюсков показали, что формирование полноценной фауны эндосимбионтов у бугской дрейссены идет довольно медленно. Лишь у двух особей из 77 экз. были встречены единичные инфузории-комменсалы *Conchophthirus acuminatus*.

Таким образом, как видовая, так и возрастная структуры смешанных поселений дрейссенид в бассейне Верхней Волги могут варьировать в зависимости от особенностей гидрологического режима водоема и климатических условий года. Большинство сформировавшихся за последние годы двувидовых поселений дрейссенид находятся в состоянии относительно устойчивого динамического равновесия. При этом плотность популяций некоторых комменсалов и паразитов, ассоциированных ранее с поселениями *D. polymorpha*, может в дальнейшем снизиться. Обедненность фауны эндосимбионтов *D. bugensis* отражает начальные этапы натурализации в новых водоемах и, отчасти, может быть связана с несогласованностью сроков сезонного развития *D. bugensis* с жизненными циклами местных видов.

Таблица. Встречаемость (%) эндосимбионтов в выборках *Dreissena polymorpha* из разных участков Горьковского водохранилища

Вид эндосимбионта	Статус	Участок водохранилища		
		Северная часть	Южная часть	По водоему
Сентябрь 2000 г., выборка n=228				
<i>Conchophthirus acuminatus</i>	К	100.00	100.00	100.00
<i>Aspidogaster limacoides</i>	П	5.45	0	2.63
<i>Phyllodistomum folium</i>	П	0	2.54	1.32
<i>Bucephallus polymorphus</i>	П	0.91	1.69	1.32
Hyrudinea	К	0.91	1.69	1.32
Oligochaeta g.sp.	К	1.82	0.85	1.32
Сентябрь 2005 г., выборка n=112				
<i>Conchophthirus acuminatus</i>	К	100.00	100.00	100.00
<i>Ophryoglena sp.</i>	П	1.52	2.17	1.79
<i>Aspidogaster limacoides</i>	П	7.58	2.17	5.36
<i>Phyllodistomum folium</i>	П	0	2.17	0.89
<i>Bucephallus polymorphus</i>	П	1.52	2.17	1.79
<i>Neocanthoparyphium echinatoides</i>	К	1.52	0	0.89
Nematoda sp.	К	0	4.35	1.79
Hyrudinea	К	1.52	0	0.89

Примечание. Северная часть водохранилища – верхний участок речного типа (Ярославская и Костромская области). Южная часть водохранилища – приплотинный участок озерного типа. Статус эндосимбионта: П – паразит, К – комменсал.

Список литературы

- Богданова Е.А., Никольская Н.П. Паразитофауна рыб Волги до зарегулирования стока // Известия ГосНИОРХ. 1965. Т. 60. С. 5–110.
- Дрейссена: Систематика, экология, практическое значение. М.: Наука, 1994. 240 с.
- Изюмова Н.А. Паразитофауна рыб водохранилищ СССР и пути ее формирования. Л.: Наука, 1977. 284 с.
- Куперман Б.И., Жохов А.Е., Попова Л.Б. Паразиты моллюска *Dreissena polymorpha* (Pallas) бассейна Волги // Паразитология. 1994. Т. 28. Вып. 5. С. 396–402.
- Орлова М.И., Щербина Г.Х. О распространении *Dreissena bugensis* (Dreissenidae, Bivalvia) в верхневолжских водохранилищах // Зоол. журн. 2002. Т. 81. № 5. С. 515–520.
- Пряничникова Е.Г., Тютин А.В., Щербина Г.Х. Сравнительный анализ структуры поселений двух видов дрейссенид (Mollusca, Dreissenidae) и фауны их эндосимбионтов в верхневолжских водохранилищах // Биология внутр. вод. 2011. № 2. С. 57–64.
- Извекова Г.И., Тютин А.В. Встречаемость партенит у моллюсков и влияние метацеркарий *Apophallus muehlingi* (Jagerskiold, 1898) и *Posthodiplostomum cuticola* (Nordmann, 1932) на некоторые биохимические характеристики рыб // Биология внутр. вод. 2011. № 3. С. 72–77.
- Тютин А.В., Щербина Г.Х., Медянцева Е.Н. Многолетняя динамика зараженности *Dreissena polymorpha* (Bivalvia, Dreissenidae) партенитами трематод в Верхневолжских водохранилищах // Биологические ресурсы пресных вод: беспозвоночные. Рыбинск: ООО Рыбинский дом печати. 2005. 374–384.
- Тютин А.В., Щербина Г.Х., Пряничникова Е.Г. Гельминты в популяциях моллюсков рода *Dreissena* из волжских водохранилищ // Дрейссениды: эволюция, систематика, экология. Лекции и мат. докл. 1-й Междунар. школы-конф. Ярославль: ООО «Ярославский печатный двор». 2008. С. 147 – 150.
- Тютин А.В., Медянцева Е.Н. О причинах расширения ареала трематоды *Apophallus muehlingi* (Jagerskiold, 1898) в бассейне Волги // Биология внутр. вод. 2008. № 2 (приложение). С. 41–46.

- 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.
- Shcherbina G. Kh., Buckler D.R. Distribution and Ecology of *Dreissena polymorpha* (Pallas) and *D. bugensis* (Andrusov) in the Upper Volga Basin // J. of ASTM International. 2006. V. 3. № 4. P. 1–11.
- Tyutin A.V., Slynko Yu.V. The first finding of the Black Sea snail *Lithoglyphus naticoides* (Gastropoda) and its associated species-specific trematoda in the Upper Volga basin // Russian Journal of Biological Invasions. Pleiades Publishing, Ltd. 2010, Vol. 1, No. 1. P. 45–49.
- Tyutin A.V., Verbitsky V.B., Verbitskaya T.I., Medyantseva E.N. Parasites of alien aquatic animals in the Upper Volga Basin // Russian Journal of Biological invasions. 2013. Vol. 4, No. 1. P. 54–59.

ДРЕЙССЕНИДЫ В ВОДОХРАНИЛИЩАХ НИЖНЕЙ ВОЛГИ

Е. И. Филинова

СО ФГБНУ ГосНИОРХ

Россия, 410002, Саратов, ул. Чернышевского, 152

e.filinowa@yandex.ru

Истории расселения и экологии *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771) в р. Волге посвящено немало исследований (Андрусов, 1897; Скориков, 1903; Державин, 1912 и др.). Сведения о находках *D. polymorpha* в Нижней Волге в начале прошлого века обобщены А. Бенингом (1924). О распространении этого представителя каспийской фауны на участке проектируемых нижеволжских водохранилищ известно из публикаций (Белявская, 1960; Ляхов, 1961 а).

В Саратовском и Волгоградском водохранилищах экология и значение *D. polymorpha* в донных сообществах изучались с самого начала становления водохранилищных экосистем (Ляхов, 1961 б; Белявская, 1966; Константинов, 1969; Нечваленко, 1973, 1977; Антонов, 1980 и др.). Известно, что в нижеволжских водохранилищах долинного типа – Волгоградском и Саратовском, созданных, соответственно в 1958–1960 и 1967–1968 гг., по гидрологическим и гидрохимическим параметрам выделяют участки: верхний, с режимом близким речному, наиболее подверженный влиянию паводковой волны, средний – промежуточный между речным и озерным и нижний – близкий к озерному, с минимальными колебаниями уровня, и максимальной заиленностью донных грунтов. Исходя из этих особенностей, исследователями изначально строилась сетка станций для отбора гидробиологических проб, охватывающая типичные биотопы.

В настоящей работе представлены данные, полученные в результате многолетних мониторинговых исследований зообентоса Саратовского и Волгоградского водохранилищ, проведенных нами с 1980 по 2010 гг. При сборе материала придерживались традиционной сетки станций. Для отбора проб зообентоса использовали дночерпатели Петерсена и ДАК-250. Обработку проб проводили по общепринятой в гидробиологии методике (Методика ..., 1975). На выделенных в соответствии с коэффициентом Серенсена биотопах проводили ранжирование встреченных видов по процентным показателям численности в общей численности зообентоса.

Целью исследований было показать характер распространения двух видов дрейссенид *D. polymorpha* и *D. bugensis* (Andrusov, 1847) в пространственном и хорологическом отношении в водохранилищах Нижней Волги.

Анализ полученных многолетних данных позволил установить, что моллюски *D. polymorpha*, доминировавшие с первых лет заполнения нижеволжских водохранилищ в макрозообентосе русловой части, оставаясь единственным видом дрейсенид в данном регионе, продолжали занимать лидирующие позиции в зообентосе и в 1980-х – начале 1990-х гг. (рис. 1, 2). Доля *D. polymorpha* в общей (средневзвешенной по участкам) биомассе зообентоса в исследуемых водохранилищах в среднем за сезон составляла около 80%. В то же время, в транзитном Саратовском водохранилище абсолютные показатели биомассы *D. polymorpha* в среднем за сезон не превышали 130 г/м², в аккумулирующем более трофном Волгоградском достигали 850 г/м².

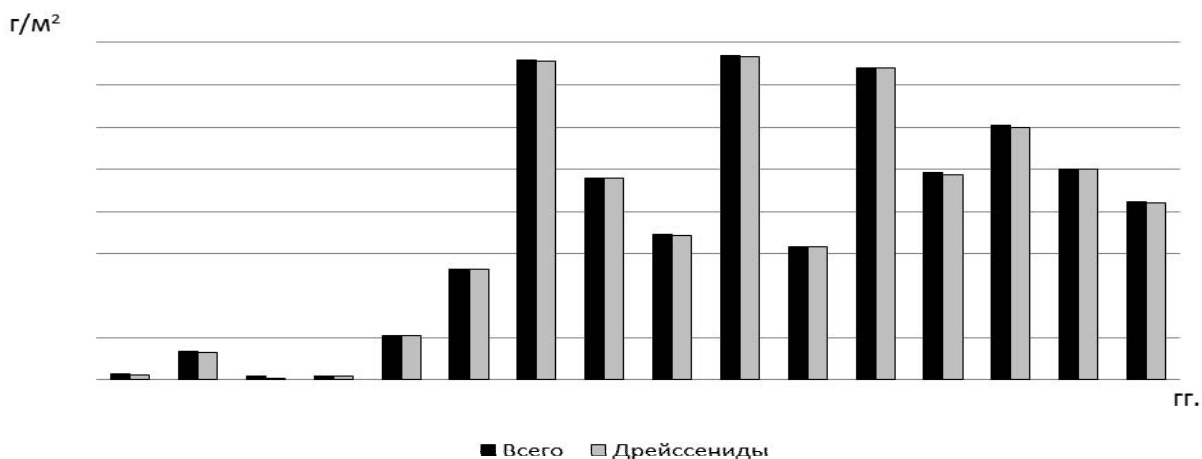


Рис. 1. Динамика биомассы зообентоса в Саратовском водохранилище в период исследований (показатель биомассы средневзвешенный с учетом площадей верхнего, среднего и нижнего участков).

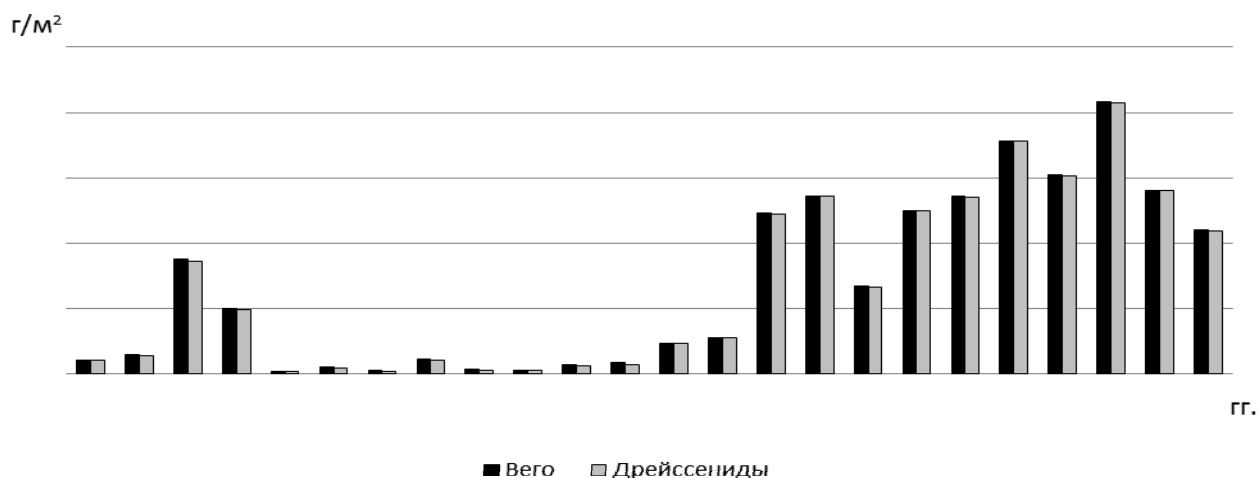


Рис. 2. Динамика биомассы зообентоса в Волгоградском водохранилище в период исследований (показатель биомассы средневзвешенный с учетом площадей верхнего, среднего и нижнего участков).

За период исследований численность и биомасса популяции *D. polymorpha* на экологически разнотипных участках водохранилищ существенно изменялись вследствие воздействия естественных и антропогенных факторов среды (Ярушек и др., 1993; Филинова, 2003, 2011). Основные закономерности, выявленные в пространственном распределении реофильного вида *D. polymorpha* в условиях зарегулированного стока, выглядели на первый взгляд парадоксально. Максимальными показателями численности и биомассы характеризовались илистые биотопы русла, минимальными – песчано-каменистые и глинистые грунты литорали. Тогда как (цит. по Бенинг, 1924): «В Нижней Волге *Dreissena polymorpha* предпочитает места с более или менее сильным течением, песчаным, глинистым или песчано-глинистым дном. Она крайне тонко реагирует на содержание в воде

растворенного кислорода и исчезает из затонов во время их заиления ... В обрастаниях днищ судов, на корягах ветках и камнях встречается в огромных количествах.». Как свидетельствуют собственные исследования и данные, приводимые другими авторами, в водохранилищах наиболее предпочтительные для *D. polymorpha* донные грунты оказались в зоне периодического осушения, и лимитирующим фактором развития моллюсков на них стал антропогенный – регулируемый уровень воды. Основным субстратом, обеспечившим рост популяции дрейссены полиморфной, оказались затопленные пойменные леса на глубине более 1.5 м (Ляхов, 1961 б; Спиридонов, 1971). Глубоководные участки ложа водохранилищ впоследствии были подвержены заилению, а постепенное обрушение древостоя обеспечило высокие показатели численности и биомассы дрейссены полиморфной на илистых грунтах. Например, в Волгоградском водохранилище увеличение численности и биомассы *D. polymorpha* регистрировали в 1983 и 1984 гг. К этому периоду по наблюдениям визуальных водолазных исследований (устное сообщение Л.П. Закоры) относят разрушение древесных остатков – последнего пристанища дрейссены полиморфной. В дальнейшем количественные показатели развития данного вида дрейссенид на заиленных грунтах и в водохранилище в целом стабилизировались на сравнительно низком уровне.

В 1992 г. в Саратовском водохранилище впервые были зарегистрированы моллюски *D. bugensis* (Антонов, 1993). В Волгоградском водохранилище, расположенном ниже по течению, впервые этот самопроизвольный вселенец был идентифицирован в 1999 г. Столь позднее обнаружение данного вида в водохранилище, замыкающем волжский каскад, мы связываем с перерывом в гидробиологических исследованиях с 1992 по 1998 гг.

Возобновление мониторинговых исследований донной фауны нижеволжских водохранилищ выявило быстрое нарастание доли *D. bugensis* в общих показателях численности и биомассы в конце 1990-х – начале 2000-х гг. Наиболее очевидно этот процесс зафиксирован на Саратовском водохранилище. Если в 1998 г. *D. bugensis* регистрировали в водохранилище как редко встречаемый вид, то уже в 1999 г. он доминировал в русле на всех участках водохранилища. После вторжения *D. bugensis* в нижеволжские водохранилища, начиная с 2000 г. около 95% биомассы всех дрейссенид приходилось на данный вид.

Динамика биомассы *D. bugensis* на рис 1 и 2 на рубеже веков и в первом десятилетии текущего века фактически отражает классическую схему популяционного взрыва при расширении ареала в благоприятных условиях среды. В настоящее время наметилась тенденция к снижению количественных показателей развития популяции дрейссены бугской. Фактором, лимитирующим дальнейшее развитие популяции данного вида-вселенца, по-видимому, служит трофическая обеспеченность и, в значительно меньшей степени, пресс моллюскоедов. В дальнейшем, после некоторого снижения, следует ожидать стабилизации количественных популяционных характеристик *D. bugensis* в нижеволжских водохранилищах.

Список литературы

- Андрусов Н.И. Ископаемые и живущие Dreissensiae Евразии. С-Пб: Типография М. Меркушева, 1897. 683 с.
- Антонов П.И. Численность и распределение моллюска дрейссены в Саратовском водохранилище // Проблемы охраны вод и рыбных ресурсов Поволжья. Тез. докл. Второй конф. молодых ученых. Казань, 1980. С. 82–84.
- Антонов П.И. О проникновении двустворчатого моллюска *Dreissena bugensis* в Волжские водохранилища // Экологические проблемы в бассейнах крупных рек. Тез. междунар. конф. Тольятти: ИЭВБ РАН, 1993. С. 52–53.
- Белявская Л.И. Состав и распределение зообентоса на участке Куйбышев – Сталинград // Тр. Саратовского отд. ГосНИОРХ. Т. 6. Саратов, 1960. С. 232–238.
- Белявская Л.И. Донная фауна Волги до и после зарегулирования ее стока: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Саратов, 1966. 28 с.
- Бенинг А.Л. К изучению придонной жизни реки Волги. Саратов. 1924. 398 с.

- Державин А.Н. Каспийские элементы в фауне бассейна Волги // Тр. Астраханской ихтиол. лаб., 1912. 4–3. С. 11–33.
- Константинов А.С. О путях заселения бентосными организмами вновь заливаемых площадей // Влияние хозяйственной деятельности человека на животный мир Саратовского Поволжья. Саратов: Изд-во Саратовского ун-та, 1969. С. 5–13.
- Ляхов С.М. Материалы по донному населению Волги от Рыбинска до Астрахани к началу гидротехнической реконструкции // Тр. Ин-та биологии водохранилищ. 1961 а. Вып. 4(7). С. 187–203.
- Ляхов С.М. О массовом развитии дрейссены в Волгоградском водохранилище // Бюлл. ИБВВ АН СССР. 1961 б. № 10. С. 18–21.
- Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М.: Наука, 1975. 240 с.
- Нечваленко С. П. Донная фауна в первые четыре года после заполнения водохранилища // Саратовское водохранилище. Тр. Саратовского отд. ГосНИОРХ, 1973. Т. XII. С. 94–103.
- Нечваленко С.П. Изменения в донной фауне Волгоградского водохранилища // Нижняя Волга и её водохранилища. Тр. Саратовского отд. ГосНИОРХ, 1977. Т. XV. С. 50–52.
- Скорилов А.С. Современное распространение *Dreissena polymorpha* Pallas в России // Тр. Саратовского общества естествоиспытателей и любителей естествознания. Саратов: Паров. скороп. Губ. Прав., 1903. С. 205–250.
- Спиридонов Ю.И. Роль *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771) в биологическом самоочищении Волгоградского водохранилища: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Саратов, 1971. 33 с.
- Ярушек Н.Е., Филинова Е.И., Антипина Н.М., Далечина И.Н. Функционирование экосистем Саратовского и Волгоградского водохранилищ в условиях антропогенного пресса // Тез. междунар. конф. «Экологические проблемы бассейнов крупных рек» (Тольятти, Россия 6–10 сентября 1993 г.) Тольятти, 1993. С. 160–161.
- Филинова Е.И. Структурно-фаунистическая характеристика и динамика зообентоса Волгоградского водохранилища: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. 2003. 25 с.
- Филинова Е.И. Пространственное распределение и структура зообентоса Саратовского водохранилища // Экологические проблемы пресноводных рыбохозяйственных водоемов России. Всеросс. научн. конф. с междунар. участием, посв. 80-летию Татарского отделения ФГБНУ «ГосНИОРХ» Казань. СПб, 2011. С. 361–365.

РАЗМЕРНО-ВОЗРАСТНАЯ СТРУКТУРА *DREISSENA POLYMORPHA* PALL. ИЗ ДНЕСТРОВСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА В УСЛОВИЯХ ПЕРИОДИЧЕСКИХ КАТАСТРОФИЧЕСКИХ ПАВОДКОВ

Л. Н. Хлус, А. В. Хабайло

Черновицкий национальный университет имени Юрия Федьковича,
58003, Украина, г. Черновцы, ул. Коцюбинского, 2,
khlus_k@rambler.ru

Материалом для данного исследования послужили выборки из популяции *Dreissena polymorpha* Pall. из Днестровского водохранилища. Сборы проведены в средней части водохранилища: в 1999 г. в акватории с. Вороновца (48°32'52" N, 26°40'10" E) и в 2011 г. – в акватории с. Макаровка (48°34'29" N, 26°44'29" E) Кельменецкого р-на Черновицкой обл. Для оценки плотности популяций *D. polymorpha* в типичных местообитаниях вида закладывали учетные площадки площадью 0.0625 м² и 0.04 м², в пределах которых животных собирали количественно; в нетипичных биотопах (на илистых грунтах) собирали субстрат с обрастанием дрейссеной (ветки, камешки, раковины моллюсков сем. Unionidae и т.п.) и измеряли их площадь.

Определяли возраст моллюсков, после чего в каждой возрастной группе отдельно проводили морфометрические исследования. У каждой раковины электронным

штангенциркулем с точностью до 0.01 мм измеряли основные габитуальные параметры: длину (ДР), высоту (ВР), выпуклость створок (ВС); определяли массу створки. Рассчитывали индексы отношений морфометрических параметров: ВР/ДР – удлиненность (вытянутость) створок, ВС/ВР – фронтальную кривизну раковины, ВС/ДР – сагиттальную кривизну раковины. Полученные результаты обрабатывали общепринятыми методами дескриптивной статистики (Лакин, 1990). Различия между выборками считали значимыми при $p < 0.05$.

Всего было собрано: в акватории с. Вороновица – 268 ос., в акватории с. Макаровка – 1085 ос. Плотность популяций (в пересчете на заселенную площадь) составила 4288 ос/м² и 17360 ос/м² соответственно, т.е. в 1999 г. в районе Вороновицы (выше по течению Днестра) она примерно в 4 раза ниже. Для сравнения: плотность популяции вида в близком по размерам Белогорском водохранилище (АР Крым, г. Белогорск, в русле реки Биюк-Карасу), изученном нами ранее, составляла 22050 ос/м² (Хлус, 2008).

Таким образом, плотность поселения *D. polymorpha* в Днестровском водохранилище существенно увеличилась за 12-летний период. Одним из возможных объяснений этому может быть то, что по Днестру происходит расселение вида в течение последних десятилетий (Сон, 2009). Вероятно, Днестровское водохранилище сейчас является северной границей непрерывной части ареала дрейссены в Днестре, хотя разрозненные поселения зарегистрированы нами выше по течению (в-частности, в акваториях с. Репужинцы Заставновского р-на Черновицкой обл. и пгт Залещики Тернопольской обл.), поэтому плотность ее популяции в упомянутом регионе еще не достигла насыщения. Не исключено также, что здесь моллюски не находят оптимальных условий для своего существования (в-частности, достаточного числа плотных субстратов для поселения), что тоже влияет на их численность. Наконец, лимитирующим фактором может быть специфический гидрологический режим водоема, о чем будет сказано ниже.

За исследуемый период произошли также существенные изменения возрастной структуры популяции дрейссены: расширился возрастной диапазон, изменилось соотношение отдельных возрастных групп. В 1999 г. были обнаружены только моллюски возрастом от 1 до 3-х лет; возрастная структура характеризовалась явным преобладанием одно-двухлетних особей, суммарная доля которых составляла ≈81 %. В 2011 г. в совместных поселениях были выявлены особи возрастом от 1 года до 6-ти лет; доминировали 3-х и 4-летние моллюски (суммарная доля ≈75%) (Хлус, Хабайло, 2013).

Из приведенных в табл. 1, 2 данных видно, что в обеих изучаемых выборках основные пластические признаки раковин прогнозируемо возрастают по мере увеличения возраста моллюсков. При этом одновозрастные животные в сборах 2011 г. существенно мельче дрейссен сбора 1999 г. В то же время, вариабельность размеров и формы раковин в этих возрастных группах (оцененная по значениям коэффициента вариации) за изученный период увеличилась.

В определенной степени это может обуславливаться адаптацией дрейссены к условиям водохранилища, происшедшей за упомянутый промежуток времени. Однако мы предполагаем, что на размерно-возрастную структуру поселений дрейссены более существенное влияние оказывают особенности гидрологического режима изучаемого водоема: резкие перепады уровня воды, связанные с периодическими ее сбросами – с одной стороны, и паводки (в первую очередь, катастрофические, которые за исследуемый период регистрировались трижды – в 2001, 2008 и 2010 гг.) – с другой. Прохождение этих чрезвычайно высоких «руслоразрушающих» паводков нарушает стойкость русел горных рек, изменяет их тип, влияет на качество воды и речную биоту. разрушает гидротехнические сооружения, нарушает условия жизнедеятельности людей и т.д.

Во время таких паводков, наряду с быстрым и значительным повышением уровня воды, резко увеличивается скорость течения, вследствие чего донный грунт вместе с животными сносится вниз по течению, где откладывается при снижении уровня воды. Существенное влияние паводкового режима Днестра на размерно-возрастную структуру популяций было

продемонстрировано нами для фоновых видов другого семейства двустворчатых моллюсков – Unionidae.

Таблица 1. Морфометрические показатели *D. polymorpha* из акватории с. Макаровка

Показатель	Правые створки				Левые створки			
	min	$\bar{X} \pm S_x$	max	Cv	min	$\bar{X} \pm S_x$	Max	Cv
2- летние, n=79								
ДР	7.37	10.307±0.165	15.97	14.21	8.10	10.078±0.127	13.99	11.19
ВР	3.41	5.276±0.098	7.68	16.59	3.20	5.153±0.108	8.16	18.70
ВС	1.18	2.324±0.043	3.41	16.63	1.08	2.206±0.054	4.78	21.94
Масса	0.01	0.028±0.001	0.09	45.46	0.01	0.022±0.001	0.07	45.12
ВР/ДР	0.40	0.514±0.008	0.68	13.07	0.37	0.512±0.009	0.83	15.81
ВС/ВР	0.23	0.446±0.008	0.68	16.51	0.22	0.435±0.010	0.67	19.82
ВС/ДР	0.15	0.226±0.003	0.31	12.52	0.11	0.219±0.005	0.49	19.75
3- летние, n=243								
ДР	7.37	14.770±0.194	21.14	20.50	8.34	14.716±0.182	21.69	20.29
ВР	3.11	8.055±0.107	16.82	20.70	3.99	7.457±0.095	13.38	20.83
ВС	1.66	3.439±0.056	7.36	25.44	1.59	3.246±0.045	55.45	22.65
Масса	0.01	0.080±0.003	0.20	52.65	0.01	0.078±0.003	0.23	57.39
ВР/ДР	0.38	0.551±0.005	1.36	15.46	0.34	0.511±0.004	0.89	13.03
ВС/ВР	0.23	0.431±0.006	1.05	21.58	0.24	0.439±0.004	0.86	16.62
ВС/ДР	0.16	0.234±0.003	0.59	19.60	0.13	0.221±0.002	0.45	13.51
4- летние, n=140								
ДР	3.33	16.710±0.203	21.62	14.41	8.58	16.585±0.187	21.64	13.89
ВР	3.25	9.287±0.480	16.50	18.88	3.10	8.933±0.137	17.75	18.90
ВС	1.70	3.837±0.700	9.52	21.66	1.47	3.688±0.051	5.04	17.09
Масса	0.02	0.116±0.005	0.50	46.17	0.02	0.108±0.003	0.23	38.59
ВР/ДР	0.20	0.562±0.010	1.63	21.27	0.17	0.543±0.008	1.23	19.07
ВС/ВР	0.28	0.421±0.009	1.22	24.47	0.16	0.424±0.009	1.49	26.16
ВС/ДР	0.16	0.231±0.004	0.57	19.60	0.10	0.223±0.002	0.36	13.08
5- летние, n=38								
ДР	14.50	18.046±0.284	21.23	9.70	13.59	17.922±0.329	23.00	11.76
ВР	7.40	9.854±0.208	13.38	13.04	7.37	9.745±0.173	12.04	11.40
ВС	3.03	4.122±0.082	4.92	12.26	2.96	4.024±0.089	5.30	14.16
Масса	0.05	0.120±0.006	0.21	29.86	0.05	0.123±0.007	0.25	36.39
ВР/ДР	0.44	0.546±0.008	0.66	8.58	0.42	0.546±0.008	0.69	9.03
ВС/ВР	0.33	0.420±0.006	0.51	9.14	0.32	0.414±0.008	0.54	11.86
ВС/ДР	0.18	0.229±0.004	0.27	9.75	0.19	0.225±0.003	0.27	9.69
6- летние, n=5								
ДР	18.37	19.846±0.641	22.06	7.22	11.63	18.128±2.259	21.95	24.92
ВР	7.75	10.426±0.575	13.00	18.56	9.19	10.233±0.352	10.72	6.87
ВС	4.11	4.384±0.226	4.72	5.10	4.13	4.235±0.073	4.45	3.43
Масса	0.14	0.160±0.016	0.19	14.66	0.12	0.185±0.028	0.24	29.77
ВР/ДР	0.39	0.525±0.021	0.60	16.65	0.49	0.590±0.068	0.79	23.18
ВС/ВР	0.34	0.433±0.017	0.55	20.00	0.40	0.415±0.012	0.45	5.88
ВС/ДР	0.20	0.222±0.010	0.24	7.47	0.20	0.247±0.036	0.36	29.39

В-частности, был установлен сдвиг их возрастной структуры вследствие катастрофического паводка 2010 г. в направлении преобладания старших возрастных групп. При этом восстановление возрастной структуры популяций перловицевых происходит за

один вегетационный сезон (вероятно, вследствие иммиграционных процессов); в то же время, для достижения плотности насыщения необходим более длительный промежуток времени (Хлус, Сергенюк, 2011, 2012).

Таблица 2. Морфометрические показатели *D. polymorpha* из акватории с. Вороновица

Показатель	min	$\bar{X} \pm S_x$	max	Cv
1- летние, $n=114$				
ДР	1.70	8.87 ± 0.330	16.0	39.42
ВР	2.10	4.39 ± 0.150	7.90	36.58
ВС	0.80	2.17 ± 0.070	3.10	36.97
ВР/ДР	0.40	0.559 ± 0.038	2.94	72.62
ВС/ВР	0.22	0.488 ± 0.009	0.74	18.73
ВС/ДР	0.19	0.266 ± 0.016	1.29	65.96
2- летние, $n=103$				
ДР	13.30	16.53 ± 0.170	21.0	10.31
ВР	5.10	7.42 ± 0.140	12.0	19.49
ВС	2.30	3.73 ± 0.100	4.70	18.82
ВР/ДР	0.31	0.449 ± 0.007	0.57	14.94
ВС/ВР	0.38	0.523 ± 0.016	0.90	31.27
ВС/ДР	0.17	0.225 ± 0.003	0.28	14.11
3- летние, $n=51$				
ДР	11.7	17.40 ± 0.120	19.5	4.76
ВР	7.30	8.29 ± 0.090	9.40	7.71
ВС	3.50	4.28 ± 0.070	5.10	11.46
ВР/ДР	0.43	0.469 ± 0.003	0.51	4.57
ВС/ВР	0.42	0.518 ± 0.009	0.61	12.35
ВС/ДР	0.20	0.243 ± 0.004	0.28	11.78

Таким образом, за двенадцатилетний период плотность популяции *D. polymorpha* в средней части Днестровского водохранилища увеличилась, расширился ее возрастной диапазон, изменилось соотношение возрастных групп в сторону преобладания моллюсков 3–4-х летнего возраста, средневыворочные размеры раковин уменьшились, а вариабельность габитуальных параметров и индексов их отношений возросла.

Список литературы

- Лакин Г. В. Биометрия. М.: Высшая школа, 1990. 352 с.
- Сон. М.О. Моллюски-вселенцы на территории Украины: источники и направления инвазии // Российский Журнал Биологических инвазий. 2009. № 2. С. 37–40.
- Хлус Л.Н. Размерно-возрастная структура локальных популяций *Dreissena polymorpha* (Pall.) из предгорья Крыма // Дрейссениды: эволюция, систематика, экология. Лекции и материалы докл. I-й Междунар. школы-конференции. Борок: ООО «Ярославский печатный двор», 2008. С. 153–156.
- Хлус Л.М., Сергенюк С.В. Морфометрична структура популяцій фонових видів молюсків родини Unionidae північно-західної частини Прут-Дністровського межиріччя Буковини // Природничий альманах. Біологічні науки, вип. 16. Зб. наук.праць. Херсон: ПП Вишемирський, 2011. С. 163–177.
- Хлус Л.Н., Сергенюк С.В. Оценка восстановительного потенциала рек после паводков по возрастной структуре популяций Unionidae // Тобольск научный – 2012: Матер. IX Всероссийской (с междунар. участием) науч.-практ. конф. (Тобольск, Россия, 9–10 ноября 2012 г.). Тюмень: ОАО «Тюменский издательский дом», 2012. С. 178–181.

Хлус Л.М., Хабайло О.В. Динаміка вікової структури популяцій *Dreissena polymorpha* (Pall.) у водосховищах // Актуальні проблеми дослідження довкілля. Зб. наук. праць (за матеріалами V Міжнар. наук. конф., 23–25 травня 2013 р., м. Суми). Т. 1. Суми: СумДПУ ім. А.С.Макаренка, 2013. С. 173–175.

СИМБИОТИЧЕСКИЕ СООБЩЕСТВА МОЛЛЮСКОВ *DREISSENA POLYMORPHA* (PALLAS) В ВОДОЕМАХ-ОХЛАДИТЕЛЯХ

В. И. Юришинец, Н. А. Красуцкая

Институт гидробиологии НАН Украины
Проспект Героев Сталинграда, 12, г. Киев, Украина, 04210
ciliator@ukr.net

Водоемы-охладители энергетических объектов являются удобными модельными экосистемами для исследования влияния температурного фактора на биоценозы гидробионтов, включая симбиоценозы разного уровня. Подобные исследования особенно актуальны в условиях глобальных климатических изменений и необходимости прогнозирования сукцессионных процессов в водных и наземных экосистемах. Температура, как один из основных абиотических факторов водной среды, во многих случаях определяет формирование структурно-функциональных характеристик водных экосистем, включая симбиоценозы разного уровня.

Исследователями отмечается неоднозначность действия антропогенного повышения температуры как на организмы в целом, так и на их паразитарные составляющие (Юнчис, 1969; Weisse, 1999). Существуют данные, свидетельствующие о том, что под влиянием теплых вод представители родов *Bothriocephalus*, *Ligula* и, в меньшей степени, *Triaenophorus* могут интенсивно размножаться и вызывать вспышки цестодозов рыб в водоемах-охладителях. Причиной такого воздействия считается ускорение развития планктонных и бентических беспозвоночных, которые являются промежуточными хозяевами этих паразитов (Стражник, 1981).

Исследования симбиотических сообществ моллюсков *Dreissena polymorpha* в условиях различной степени воздействия температурного фактора в водных объектах различного типа выполняли на водоеме-охладителе Хмельницкой АЭС (Украина, 2005–2007 гг.) и некоторых озерах Конинского региона (Польша, исследования в рамках стипендиальной программы фонда им. Ю. Мянковского, 2001, 2007 г.).

В отличие от искусственного водоема-охладителя Хмельницкой АЭС, Конинская система (Польша) включает в себя 5 природных озер, которые служат естественными охладителями подогретых вод, сбрасываемых из двух тепловых электростанций, расположенных на них. Водные объекты системы (озера, каналы) отличаются по морфометрическим, температурным, гидрологическими и гидробиологическим характеристикам.

Структура симбиотических сообществ дрейссен в условиях Конинских озер и водоема-охладителя Хмельницкой АЭС принципиально отличалась.

В регионе Конинских озер дрейссена регистрировалась до 1950-х гг. XX века (Piechocki, Dyduch-Falniowska, 1993), с начала 70-х гг. многочисленные популяции этих моллюсков в Конинских озерах стали активно исследоваться (Stanczykowska et al., 2010).

Исследования симбиофауны дрейссен показали наличие облигатных симбионтов: инфузорий *Conchophthirus acuminatus* Clap. Lachm., *Hypocomagalma dreissenae* Jarocki et Raabe, *Ophryoglena hemophaga* Molloy, Lynn, Giamberini. Среди факультативных симбионтов преобладали нематоды.

Моллюски *D. polymorpha* с озера Понтновское (июль 2007 г., температура воды – 24°C) характеризовались более высокими показателями инвазии инфузориями *C. acuminatus* (экстенсивность инвазии (ЭИ) 82%, интенсивность инвазии (ИИ) – 56 экз./особь) по

сравнению с моллюсками из озера Гославское (июль 2007 г., температура воды – 28°C): ЭИ – 45%, ИИ – 4 экз./особь (Красуцька, 2008).

В водоеме-охладителе Хмельницкой АЭС преобладали факультативные симбионты: свободноживущие инфузории, нематоды, олигохеты, личинки хирономид. Постоянно, но с низкими показателями инвазии (ЭИ – до 4%, ИИ – 1 экз./особь) в составе симбиофауны дрейссен регистрировали трематод (аспидогастрей) *Aspidogaster limacoides* Deising. Мы предполагаем, что этот вид паразитов уже присутствовал в составе паразитофауны рыб водоема до вселения и развития в нем дрейссены, так как он является обычным паразитом различных карповых, которые, вероятно, и являются его основными хозяевами в водоемах Украины (Титар, 1989; Юришинець та ін., 2003).

Показатели инвазии факультативными симбионтами в водоеме-охладителе претерпевали закономерные сезонные изменения достигая максимальных значений в летний период.

Изучение показателей инвазии в зависимости от глубин обитания дрейссен позволяет предположить, что наиболее благоприятными для обнаруженных факультативных симбионтов моллюсков этого вида в условиях водоема-охладителя Хмельницкой АЭС (инфузории, коловратки, нематоды, хирономиды) являются глубины 2–6 м.

Мы считаем вероятным путем попадания дрейссены в водоем-охладитель Хмельницкой АЭС занос планктонной личиночной стадии, свободной от инвазии специфическими видами облигатных симбионтов.

Экспериментальные исследования показали восприимчивость дрейссен из популяции водоема-охладителя Хмельницкой АЭС к инвазии специфическим видом инфузорий (обычным и обильным в других популяциях *D. polymorpha*) – *Conchophthirus acuminatus*.

Восприимчивость популяции дрейссен из водоема-охладителя Хмельницкой АЭС к специфическим одноклеточным (*C. acuminatus*) и многоклеточным симбионтам (*A. limacoides*) свидетельствует о том, что при попадании специфических симбионтов в данный водоем, возможно их дальнейшее успешное развитие. Однако, такое попадание наиболее вероятно совместно со взрослыми экземплярами дрейссен из других мест обитания. Для моллюсков *D. polymorpha* окончательное формирование характерного симбиотического сообщества по некоторым наблюдениям происходит на 9–10 год с момента вселения в водоем (Мастикский, 2004).

Комплексное использование водоема-охладителя Хмельницкой АЭС (рыборазведение для биомелиорации и пр.) связано с вероятным использованием некоторыми видами трематод многочисленной популяции дрейссен в качестве дополнительных хозяев, повышающих вероятность завершения жизненного цикла паразитов. Если это произойдет, то в будущем показатели инвазии рыб (особенно моллюскоядных) и водоплавающих (питающихся дрейссенами) птиц неизбежно будет возрастать.

Таким образом, симбиоценоз моллюсков *D. polymorpha* из Конинских озер (Польша), который существует в этих естественных водоемах более длительное время, характеризуются наличием облигатных симбионтов, характерных для сообщества дрейссены. Эти специфические виды отсутствуют в симбиотическом сообществе дрейссены в водоеме-охладителе Хмельницкой АЭС (Украина), которое образовалось после вселения моллюсков на личиночной стадии в этот искусственный водоем в начале XXI века. Исследования показали неблагоприятное влияние повышенной температуры на показатели инвазии дрейссен комменсальными инфузориями, обитающими в мантийной полости моллюсков.

Список литературы

Красуцька Н.О. Симбіотичні організми домінантних видів двостулкових та черевонігих молюсків системи Конінських озер // Наукові записки Тернопільського національного педагогічного університету імені Володимира Гнатюка. Серія: Біологія. 2008. № 2 (36). С. 77–83.

- Масицкий С.Э. Эндосимбионты двустворчатого моллюска *Dreissena polymorpha* Pallas в водоемах Беларуси: Автореф. ... канд. биол. наук. Минск, 2004. 22 с.
- Стражник Л.В. Влияние повышенных температур на сроки развития и продолжительность жизни некоторых лентецов рыб // Паразиты и паразитозы человека и животных. К.: Наук. думка, 1981. С. 204–214.
- Титар В.М. Паразиты рыб // Беспозвоночные и рыбы Днепра и его водохранилищ. К.: Наук.думка, 1989. С. 210–238 .
- Юнчис О.Н. Особенности паразитофауны молоди язя, плотвы и уклей и ее зависимость от биологии хозяев и некоторых внешних факторов // Проблемы паразитологии. Труды 6-й научной конференции паразитологов СССР. Киев: Наук. думка, 1969. С. 287–290.
- Юришинець 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.
- Piechocki A., Dyduch-Falniowska A. Mięczaki. Małże. Warszawa: Wyd. Naukowa PWN, 1993. 204 s.
- Stanczykowska A., Lewandowski K., Czarnoleski M. Distribution and Densities of *Dreissena polymorpha* in Poland – Past and Present // The Zebra Mussel in Europe. Gerard van der Velde, Sanjeevi Rajagopal and Abraham bij de Vaate (Eds). Backhuys Publishers, Leiden; Margraf Publishers, 2010. P. 119–126.
- Weisse T. Niche separation in common prostome freshwater ciliates: the effect of food and temperature // Aquatic Microbial Ecology. 2001. Vol. 26. P. 167–179.

ОГЛАВЛЕНИЕ

ПАМЯТИ П.И. АНТОНОВА	
<i>Ю.М. Ротарь</i>	5
МОЛЕКУЛЯРНЫЕ МАРКЕРЫ В ИССЛЕДОВАНИЯХ ДРЕЙССЕНИД	
<i>И.С. Ворошилова</i>	8
ВЕЛИГЕРЫ ДРЕЙССЕНИД В ТРОФИЧЕСКОЙ СЕТИ ПЛАНКТОНА	
ВОДОХРАНИЛИЩ ВОЛГИ	
<i>В.И. Лазарева, А.И. Копылов, Е.А. Соколова, Е.Г. Пряничникова</i>	18
О РОЛИ ДРЕЙССЕНИД В ГИДРОЭКОСИСТЕМАХ	
<i>А.А. Протасов</i>	36
НЕКОТОРЫЕ АСПЕКТЫ ВОССТАНОВЛЕНИЯ (РЕКОНСТРУКЦИИ)	
МАССЫ <i>DREISSENA POLYMORPHA</i> ВОДОХРАНИЛИЩ БАССЕЙНА	
КАМЫ	
<i>В.В. Безматерных</i>	49
НЕКОТОРЫЕ АДАПТАЦИОННЫЕ ВОЗМОЖНОСТИ ДРЕЙССЕНИД В	
СОСТАВЕ ФИТОФИЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ В ЛИТОРАЛИ РЫБИНСКОГО	
ВОДОХРАНИЛИЩА, СПОСОБСТВУЮЩИХ СОХРАНЕНИЮ ВИДОВ	
<i>Н.Н. Жгарева</i>	50
РОЛЬ ДРЕЙССЕНЫ (<i>DREISSENA POLYMORPHA</i> Pallas) В	
ФУНКЦИОНИРОВАНИИ НАРОЧАНСКИХ ОЗЕР (обзор)	
<i>Т.В. Жукова</i>	55
НЕОБХОДИМОСТЬ УЧЕТА СТЕПЕНИ КОРРОЗИИ РАКОВИНЫ ПРИ	
МОРФОМЕТРИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЯХ ДВУСТВОРЧАТЫХ	
МОЛЛЮСКОВ	
<i>А. А. Зотин</i>	60
ВЛИЯНИЕ РАСПРОСТРАНЕНИЯ МОЛЛЮСКОВ СЕМЕЙСТВА	
<i>DREISSENIDAE</i> НА ПРОДУКТИВНОСТЬ МАКРОЗООБЕНТОСА	
СРЕДНЕКАМСКИХ ВОДОХРАНИЛИЩ	
<i>А.М. Истомина</i>	63
ИНВАЗИЯ <i>DREISSENA POLYMORPHA</i> (PALLAS) В ОЗЕРО ПЛЕЩЕЕВО	
<i>Г.М. Кафиева, Е.Г. Пряничникова</i>	68
АНТИОКСИДАНТНЫЙ СТАТУС ПРЕСНОВОДНЫХ ДВУХСТВОРЧАТЫХ	
МОЛЛЮСКОВ <i>DREISSENA POLYMORPHA</i> И <i>D. BUGENSIS</i> ИЗ	
ВОЛЖСКОГО ПЛЕСА РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА	
<i>Я.С. Климова, Г.М. Чуйко</i>	70
МЕЖГОДОВЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ РАЗМЕРНОГО СОСТАВА ДРЕЙССЕНИД	
СТРОГИНСКОЙ ПОЙМЫ РЕКИ МОСКВЫ	
<i>А.А. Львова</i>	74
ИЗМЕНЕНИЕ ТРОФИЧЕСКИХ СВЯЗЕЙ В ПЛАНКТОНЕ ПРОТОЧНЫХ	
МЕЗОКОСМОВ ПОД ВЛИЯНИЕМ МОЛЛЮСКА <i>DREISSENA</i>	
<i>POLYMORPHA</i> (PALL.)	
<i>А.С. Маврин, С.А. Курбатова, Н.А. Лантева</i>	77
ПОРОГОВЫЕ КОНЦЕНТРАЦИИ КАТИОНОВ ВО ВНЕШНЕЙ СРЕДЕ	
ОПРЕДЕЛЯЮЩИЕ ГРАНИЦЫ РАСПРОСТРАНЕНИЯ <i>DREISSENA</i>	
<i>POLYMORPHA</i> И <i>DREISSENA BUGENSIS</i> В ПРЕСНЫХ ВОДОЕМАХ.	
<i>В.И. Мартемьянов</i>	80
ХИМИЧЕСКИЙ СОСТАВ ТКАНЕЙ ДРЕЙССЕНИД ВОДОХРАНИЛИЩ	
ПРОЛЕТАРСКОГО КАСКАДА (РОСТОВСКАЯ ОБЛАСТЬ)	
<i>Д. Ф. Павлов, Н. А. Небесихина</i>	83
ГЛУБОКОВОДНЫЙ ЭКОТИП <i>DREISSENA BUGENSIS</i>:	
ОБЛАСТЬ РАСПРОСТРАНЕНИЯ, МОРФОЛОГИЯ, ЭКОЛОГИЯ	
<i>В. В. Павлова</i>	84
ДРЕЙССЕНИДЫ В СОСТАВЕ МАКРОЗООБЕНТОСА УСТЬЕВОЙ	
ОБЛАСТИ ПРИТОКОВ РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА	
<i>С.Н. Перова</i>	87

МНОГОЛЕТНИЙ АНАЛИЗ СТРУКТУРЫ ПОСЕЛЕНИЙ ДВУХ ВИДОВ ДРЕЙССЕНИД (MOLLUSCA, DREISSENIDAE) В РЫБИНСКОМ ВОДОХРАНИЛИЩЕ	91
<i>Е.Г. Пряничникова</i>	
НОВЫЕ ДАННЫЕ О РАСПРОСТРАНЕНИИ DREISSENA BUGENSIS ANDRUSOV, 1897 В УКРАИНСКИХ РЕКАХ БАСЕЙНА АЗОВСКОГО МОРЯ	94
<i>С. А. Сидоровский, А. В. Мартынов, М. О. Сон</i>	
О МНОГОЛЕТНЕЙ ДИНАМИКЕ СООБЩЕСТВ ДРЕЙССЕНИД В ВОДОЕМЕ-ОХЛАДИТЕЛЕ ЧЕРНОБЫЛЬСКОЙ АЭС	96
<i>А.А.Силаева, А.А.Протасов, И.А.Морозовская</i>	
ВЛИЯНИЕ АНОМАЛЬНО ВЫСОКОЙ ТЕМПЕРАТУРЫ НА ЧИСЛЕННОСТЬ ВЕЛИГЕРОВ ДРЕЙССЕН В ПЛАНКТОНЕ РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА	102
<i>Е.А. Соколова</i>	
ВЕЛИГЕРЫ РОДА DREISSENA В ПЛАНКТОНЕ ОЗ. ПЛЕЩЕЕВО	106
<i>В.Н. Столбунова, С. М. Жданова, Г.М. Кафиева</i>	
РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ВЕЛИГЕРОВ РОДА DREISSENA В ПЛАНКТОНЕ РЫБИНСКОГО И ШЕКСНИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩ	108
<i>В.Н. Столбунова, В.И. Лазарева</i>	
ПАРАЗИТЫ И ЭНДОСИМБИОНТЫ МОЛЛЮСКОВ РОДА DREISSENA В БАСЕЙНЕ ВЕРХНЕЙ ВОЛГИ	113
<i>А.В. Тютин, Е.Н. Медянцева, Е.Г. Пряничникова</i>	
ДРЕЙССЕНИДЫ В ВОДОХРАНИЛИЩАХ НИЖНЕЙ ВОЛГИ	118
<i>Е.И. Филинова</i>	
РАЗМЕРНО-ВОЗРАСТНАЯ СТРУКТУРА DREISSENA POLYMORPHA PALL. ИЗ ДНЕСТРОВСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА В УСЛОВИЯХ ПЕРИОДИЧЕСКИХ КАТАСТРОФИЧЕСКИХ ПАВОДКОВ	121
<i>Л.Н. Хлус, А.В. Хабайло</i>	
СИМБИОТИЧЕСКИЕ СООБЩЕСТВА МОЛЛЮСКОВ DREISSENA POLYMORPHA (PALLAS) В ВОДОЕМАХ-ОХЛАДИТЕЛЯХ	125
<i>В.И. Юришинец, Н.А. Красуцкая</i>	

Научное издание

**ДРЕЙССЕНИДЫ: ЭВОЛЮЦИЯ, СИСТЕМАТИКА, ЭКОЛОГИЯ.
Лекции и материалы II-ой Международной школы-
конференции. 11-15 ноября 2013 г., Борок, Россия.**

Редакторы А.В. Крылов, Е.Г. Пряничникова
(материалы публикуются с минимальными редакционными
правками)

Подписано в печать 21.10.13. Формат 60х84 1/8.

Усл. печ. л. 16,25.

Тираж 100 экз. Заказ №

Оригинал-макет подготовлен
А. В. Крылов, Е.Г. Пряничникова

Отпечатано в типографии ООО «Канцлер».
150008 г. Ярославль, ул. Полушкина роща, д. 16, стр. 66а
Тел. 8 (4852) 58-76-39, 58-76-59.
pechataet@bk.ru