



СОДЕРЖАНИЕ

Ворошилова И. С. Генетические маркеры в исследованиях инвазий дрейссенид (<i>Dreissenidae</i> , <i>Bivalvia</i>)	3
Жгарева Н. Н. Сеголетки дрейссены (<i>Dreissenidae</i> , <i>Bivalvia</i>) в составе фитофильных сообществ устьевой области притока Рыбинского водохранилища	15
Истомина А. М. Влияние распространения моллюсков семейства <i>Dreissenidae</i> (<i>Bivalvia</i>) на структуру донных сообществ среднекамских водохранилищ	23
Климова Я. С., Чуйко Г. М. Антиоксидантный статус пресноводных двустворчатых моллюсков <i>Dreissena polymorpha</i> и <i>D. bugensis</i> (<i>Dreissenidae</i> , <i>Bivalvia</i>) из Волжского плёса Рыбинского водохранилища	33
Лазарева В. И., Копылов А. И., Соколова Е. А., Пряничникова Е. Г. Велигеры дрейссенид (<i>Bivalvia</i> , <i>Dreissenidae</i>) в трофической сети планктона Рыбинского водохранилища	42
Перова С. Н. Дрейссениды (<i>Bivalvia</i> , <i>Dreissenidae</i>) в устьевых областях малых притоков Рыбинского водохранилища	55
Пряничникова Е. Г. Дрейссениды (<i>Mollusca</i> , <i>Dreissenidae</i>) верхневолжских водохранилищ	64
Пряничникова Е. Г. Макрозообентос совместных поселений двух видов дрейссенид (<i>Mollusca</i> , <i>Dreissenidae</i>) в Рыбинском водохранилище	72
Силаева А. А., Протасов А. А., Морозовская И. А. Многолетняя динамика популяций и сообществ дрейссенид (<i>Dreissenidae</i> , <i>Bivalvia</i>) в бентосе и перифитоне водоёма-охладителя Чернобыльской АЭС	80
Соколова Е. А. Влияние аномально высокой температуры на численность велигеров дрейссен (<i>Bivalvia</i> , <i>Dreissenidae</i>) в планктоне Рыбинского водохранилища	90

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

Безматерных В. В. К методике реконструкции массы <i>Dreissena polymorpha</i> (Pallas) (<i>Dreissenidae</i> , <i>Bivalvia</i>), потрепленной рыбами	97
<i>Содержание журнала за 2014 г.</i>	101
<i>Авторский указатель за 2014 г.</i>	110
<i>Правила для авторов</i>	116



CONTENTS

Voroshilova I. S. Genetic markers in studies on dreissenides (Dreissenidae, Bivalvia)	3
Zhgareva N. N. Underyearlings of <i>Dreissena</i> (Dreissenidae, Bivalvia) in the phytophylic communities in the mouth area of the Rybinsk reservoir tributary	15
Istomina A. M. Impact of Dreissenid (Bivalvia) irradiation on the benthic communities composition in Middle Kama reservoirs	23
Klimova Y. S. and Chuiko G. M. Antioxidant status of freshwater bivalves <i>Dreissena polymorpha</i> and <i>D. bugensis</i> (Dreissenidae, Bivalvia) from the Volga reach of the Rybinsk reservoir	33
Lazareva V. I., Kopylov A. I., Sokolova E. A., and Pryanichnikova E. G. Veliger larvae of <i>Dreissena</i> (Bivalvia, Dreissenidae) in the plankton foodweb of the Rybinsk reservoir	42
Perova S. N. Dreissenids (Bivalvia, Dreissenidae) in the mouth areas of small tributaries of the Rybinsk reservoir	55
Pryanichnikova E. G. Dreissenid species (Mollusca, Dreissenidae) in the Upper Volga reservoirs	64
Pryanichnikova E. G. Macrozoobenthos of joint communities of two dreissenid species (Mollusca, Dreissenidae) in the Rybinsk reservoir	72
Silayeva A. A., Protasov A. A., and Morozovskaya I. A. Perennial dynamics of dreissenid (Dreissenidae, Bivalvia) populations and communities in the benthos and periphyton of the cooling pond of the Chernobyl NPS	80
Sokolova E. A. Effect of anomalously high temperatures on the abundance of dreissenid veligers (Bivalvia, Dreissenidae) in plankton of the Rybinsk reservoir ..	90

SHORT COMMUNICATIONS

Bezmaternykh V. V. Some issues of weight reconstruction of <i>Dreissena polymorpha</i> (Pallas) (Dreissenidae, Bivalvia) consumed by fish	97
Table of contents 2014	101
Author index 2014	110
Rules for authors	116

УДК 575.174

ГЕНЕТИЧЕСКИЕ МАРКЕРЫ В ИССЛЕДОВАНИЯХ ИНВАЗИЙ ДРЕЙССЕНИД (DREISSENIDAE, BIVALVIA)

И. С. Ворошилова

*Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН
Россия, 1525742, Ярославская обл., Некоузский р-н, пос. Борок
E-mail: issergeeva@yandex.ru*

Поступила в редакцию 18.05.14 г.

Генетические маркеры в исследованиях инвазий дрейссенид (Dreissenidae, Bivalvia). – Ворошилова И. С. – В обзоре обобщены литературные данные о генетических маркерах, используемых для изучения инвазий дрейссенид. Обсуждаются причины возникновения различий между локальными популяциями. Показано, что для изучения направлений инвазий необходимо сопоставлять сведения о генетическом разнообразии популяций, полученные путем анализа полиморфизма разных маркеров.

Ключевые слова: инвазия, дрейссениды, генетические маркеры.

Genetic markers in studies on dreissenides (Dreissenidae, Bivalvia). – Voroshilova I. S. – This review summarizes literature data of the genetic markers used in studies of dreissenide invasions. Causes of genetic differences between local populations are discussed. It is shown that information about the genetic diversity of populations obtained by marker polymorphism analysis should be compared to study invasion directions.

Key words: invasion, Dreissenidae, genetic markers.

ВВЕДЕНИЕ

Инвазии дрейссенид сопровождаются стремительным ростом численности, происходящим за относительно небольшой промежуток времени. Вселение и массовое развитие этой группы моллюсков имеет серьезные экологические и экономические последствия, поскольку возникает необходимость существенных финансовых затрат на очистку от обрастаний подводных сооружений. Поэтому изучение направлений инвазий дрейссенид стало одной из важнейших задач для широкого круга специалистов. В настоящее время происходит расширение границ ареала солоновато-водных конгерий подрода *Mytilopsis* Conrad, 1858 (*M. leucophaeata* Conrad, 1831, *M. sallei* (Recluz, 1849)) и пресноводных дрейссен под родов *Dreissena* s. str. (*Dreissena polymorpha polymorpha* (Pallas, 1771)) и *Pontodreissena* Logvinenko et Starobogatov, 1966 (*D. rostriformis bugensis* (Andrusov, 1897)).

Начиная со второй половины XX в. наряду с традиционными методами в исследованиях природных популяций стали широко использовать молекулярные маркеры. В 1996 г. опубликована первая обзорная работа (Marsden et al., 1996), в которой обобщены основные результаты применения генетических методов (преимущественно аллозимного анализа) для изучения популяций дрейссен. Исследования по эволюции, филогеографии, популяционной генетике и таксономии дрейссенид, выполненные на основе маркеров ДНК, обсуждаются в работе С. А. Степиен с соавторами (Stepien et al., 2013).

Из широкого спектра вопросов, для решения которых используют генетические маркеры, в этой публикации более подробно рассмотрен один из наиболее актуальных аспектов – анализ внутривидовых различий, позволяющий изучать направления расселения дрейссенид. Наряду с данными о расширении границ ареалов, физиологических и экологических особенностях моллюсков, такая информация необходима для прогнозирования возможных направлений последующих инвазий и разработки системы мер по их предотвращению.

Причины различий между локальными поселениями дрейссенид

Биологические особенности дрейссенид (наличие свободноплавающей личинки и способность взрослых особей прикрепляться к твердым поверхностям посредством биссуса) способствуют их активному естественному распространению. Кроме того, существуют очень эффективные способы антропогенного расселения этой группы моллюсков — перенос свободноплавающих личинок с балластными водами и расселение взрослых особей в обрастаниях судов, а также при транспортировке орудий рыболовства (Johnston, Padilla, 1996).

Можно предположить, что в пределах одной водной системы велигеры и взрослые особи моллюсков из отдельных поселений, даже географически удаленных друг от друга, могут периодически мигрировать из одной локальности в другую, что подтверждается и путем анализа генетических маркеров. В пределах одной водной системы между выборками моллюсков отсутствуют значимые различия по частотам аллелей большинства аллозимных локусов (Hebert et al., 1989; Boileau, Hebert, 1993; Marsden et al., 1995; Soroka et al., 1997; Lewis et al., 2000).

Сходство аллельных частот на протяжении обширных областей поддерживается за счет миграции особей. Р. К. Левонтин (1978) показал, что даже незначительная интенсивность миграций достаточна для предотвращения дифференциации в крупных популяциях. Тогда как в небольших изолированных поселениях, по его мнению, в результате случайного дрейфа генов возможна дивергенция по частотам аллелей.

Обычно дрейссена образует крупные скопления, тем не менее, значимые различия аллельных частот аллозимных локусов отмечены между выборками, собранными из частично изолированных друг от друга озёрных или речных поселений полиморфной дрейссены (Запкувене, 1992; Boileau, Hebert, 1993; Zielinski et al., 1996; Lewis et al., 2000; Elderkin et al., 2001; Gosling et al., 2008).

В. Р. Хааг и Д. В. Гартон (Haag, Garton, 1995) предполагают, что дифференциация поселений полиморфной дрейссены может происходить в результате различий частот аллелей аллозимных локусов взрослых особей и велигеров, возникающих при оседании планктонных личинок в незаселенные участки водоёма. Согласно точке зрения этих авторов, действие разнонаправленных векторов естественного отбора в течение онтогенеза приводит к генетической дифференциации возрастных групп по частотам аллелей локуса фосфоглюкоизомеразы (*Pgi*). Вновь возникающие популяции за счет заноса велигеров могут отличаться от донорных по частотам аллелей аллозимных локусов в том случае, если поселение далее существует относительно изолировано. Однако Д. Э. Марсден с соавторами (Marsden

et al., 1996) считают, что различия аллельных частот по локусу фосфоглюкоизомеразы (*Pgi*) между взрослыми особями и личинками могут быть и результатом случайного смешивания *D. p. polymorpha* и *D. r. bugensis* в одной выборке, так как личинок дрейссенид сложно идентифицировать. Скорее всего, причина генетических различий – случайный дрейф генов в поселениях, которые пространственно и, следовательно, частично репродуктивно изолированы от общего миграционного потока.

Различия между локальными популяциями могут быть связаны с разной приспособленностью отдельных генотипов к определенным факторам среды обитания. Результаты исследования адаптивного значения аллельных вариантов аллозимов *D. polymorpha* неоднозначны. А. Н. Фетисов с соавторами и Т. С. Слипченко утверждают, что аллельные частоты трех аллозимных локусов (*Est-D*, *Lap-2* и *Me*) в водоёмах Чернобыльской АЭС коррелируют с температурой воды (Фетисов и др., 1990; Слипченко, 1998).

Авторы другой работы не обнаружили различий по частотам аллелей *Est-D*, *Me* и одиннадцати других локусов при исследовании выборок дрейссены, собранных в технических водоёмах с разным температурным режимом (Lewis et al., 2000). Следует отметить, что в исследуемые участки водоёмов-охладителей Чернобыльской АЭС неоднократно происходил аварийный сброс горячих вод, в результате которого наблюдали массовую гибель моллюсков. Кроме того, причиной резких изменений численности популяции и, следовательно, ее генетической структуры в водоёмах-охладителях Чернобыльской АЭС мог стать эффект взаимного влияния факторов: радиационного фона и температуры (Слипченко, 1998). Поскольку отбор установлен только в популяции полиморфной дрейссены, которая подвергалась экстремальным температурным воздействиям, в большинстве природных поселений он вряд ли играет основную роль в становлении различий между поселениями.

При интерпретации результатов исследований важно учитывать особенности эволюции маркеров. Например, для микросателлитов возможно появление новых вариантов последовательностей за счет эффекта «проскальзывания». Ошибочные выводы могут быть сделаны вследствие неравномерной скорости мутирования локусов (Сулимова, 2004).

К неправильной интерпретации данных могут привести наличие нулевых аллелей и присутствие аллелей, имеющих одинаковую длину, но разное происхождение (Selkoe, Toonen, 2006). Вследствие высокой скорости эволюции этих локусов, анализ микросателлитов позволяет установить генетические изменения, происходящие в популяциях за относительно небольшое число поколений. Различие или сходство между выборками может быть обусловлено не только происхождением популяции, но и причинами, не связанными с расселением моллюсков (Dimsoski, Toth, 2000; Selkoe, Toonen, 2006; Thomas et al., 2011). Например, в работе Т. В. Терио с соавторами (Therriault et al., 2005) показано отсутствие значимых различий между выборками *D. r. bugensis* из дельты р. Волги и американского озера Эри. При этом выборка из Каспийского моря существенно отличалась от всех других (включая моллюсков из дельты р. Волги) малым числом аллелей по локусу

Dbug2 и высокой частотой нулевого аллеля. Не исключено, что эти результаты, а также сходство выборок из Чебоксарского водохранилища и Днестровского лимана по частотам аллелей, связаны не с происхождением популяции, а сложились в силу случайных причин при быстрой эволюции микросателлитных локусов в разных частях ареала. Тем не менее, микросателлитные маркеры широко применяются в изучении расселения дрейссенид (Müller et al., 2002; Astanei et al., 2005; Therriault et al., 2005; Brown, Stepien, 2010; Navarro et al., 2013).

Несмотря на то, что различие или сходство популяций по генетическим признакам может формироваться в результате разных процессов, вероятно, в подавляющем большинстве случаев на генетическую структуру популяции все же оказывает влияние ее происхождение.

Реконструкция истории расселения дрейссенид

Для изучения популяций возможно применение молекулярных маркеров разного типа. Наиболее широким охватом ареала дрейссенид характеризуются работы, связанные с анализом аллозимных и микросателлитных локусов, а также с изучением распределения по ареалу гаплотипов фрагмента гена первой субъединицы фермента цитохромоксидазы митохондриальной ДНК (COI, мтДНК). Для реконструкции истории расселения наиболее подходящими маркерами считаются нерекombинирующие последовательности митохондриальной ДНК (Avice, 2004). Для двустворчатых моллюсков известен эффект двойного наследования. Однако следует отметить, что у дрейссенид до сих пор не доказано существование мужских митотипов мтДНК, а при интерпретации результатов генетического анализа проблемы, связанные с эффектом двойного наследования, не возникают.

Изучение инвазий солоновато-водных видов *M. leucophaeata* и *M. sallei* генетическими методами стали проводить относительно недавно (Therriault et al., 2004; Neiler et al., 2010; Wong et al., 2011). Поскольку в этих работах почти не изучены моллюски из исходного ареала, а число особей в выборках *M. leucophaeata* очень небольшое, результаты можно охарактеризовать только как предварительные.

Гораздо больше в этом плане уделяется внимания пресноводным видам *D. p. polymorpha* и *D. r. bugensis*. Бугская дрейссена считается подвидом *D. rostriformis* (Мордухай-Болтовской, 1960; Бабак, 1983; Therriault et al., 2004) или, согласно другой точке зрения, эволюционно молодым видом (Старобогатов, 1994). Расширение ареала связывают с зарегулированием стока рек при строительстве водохранилищ Днепровского каскада и последующим расселением бугской дрейссены по межбассейновым каналам (Журавель, 1967; Orlova et al., 2004).

Высокое генетическое разнообразие в поселениях дрейссенид обнаружено в ходе анализа полиморфизма микросателлитных и аллозимных локусов, RAPD, фрагмента митохондриального гена *cyt b*. Данный факт подтверждает предположение о том, что для инвазивных популяций бугской и полиморфной дрейссены характерно отсутствие «эффекта основателя», а поселения формируются преимущественно путем вселения из множественных источников инвазии (Stepien et al., 2002, 2003, 2005, 2013; Brown, Stepien, 2010).

Показано, что расселение *D. r. bugensis* происходило из бассейна Чёрного моря (Spidle et al., 1994; Stepien et al., 2002; Therriault et al., 2005; Brown, Stepien, 2010), что соответствует сведениям Н. И. Андрусова (1897) о первых находках этого вида до масштабного изменения границ его ареала. Предварительные результаты анализа нуклеотидных последовательностей фрагмента митохондриального гена COI, по мнению авторов, подтверждают, что расселение бугской дрейссены на север Европы происходило преимущественно по Майн-Дунайскому каналу (Heiler et al., 2013). Поскольку для анализируемого участка ДНК бугской дрейссены авторами этой публикации указано всего 3 гаплотипа, это предположение необходимо проверить путем анализа других генетических маркеров, характеризующихся более высоким уровнем внутривидового полиморфизма.

Реконструкция путей инвазий *D. p. polymorpha* – более сложная задача для исследователей, поскольку расселение началось гораздо раньше бугской дрейссены и начальные этапы этого процесса не настолько хорошо документированы. Можно условно выделить три основных этапа становления современного ареала данного вида. Первый этап расселения происходил, вероятно, в конце плейстоцена и в плейстоцене (Старобогатов, Андреева, 1994). Доказательство древнего расселения этого вида – находки раковин в межледниковых отложениях недалеко от Москвы (Рулье, 1848) и Рыбинска (Новский, 1960). Считается, что потоки вод с минеральными взвесями, образовавшиеся в результате таяния ледника, оттеснили дрейссену на юг (Дексбах, 1935; Мордухай-Болтовской, 1960; Старобогатов, Андреева, 1994).

Второй этап связан с антропогенным переносом дрейссены посредством ее прикрепления к днищам судов и при транспортировке леса по водным путям. Начиная с 1880 г., небольшие поселения дрейссены исследователи неоднократно находили в Верхней Волге (Скорилов, 1903). До сооружения системы водохранилищ, относительно крупные скопления встречались в бассейне р. Волги ниже устья р. Оки (Бенинг, 1924). Вполне возможно, что эти поселения наряду с более южными популяциями дрейссены из р. Волги стали источниками расселения на север, происходившего до сооружения системы водохранилищ. Существование таких поселений возможно только в озёрах или на участках рек с медленным течением, поскольку снос половых продуктов и планктонных личинок вниз по течению препятствует формированию крупных поселений. Инвазии в северо-западном направлении, вероятно, осуществлялись преимущественно по Огинскому каналу из бассейна Чёрного моря (Старобогатов, Андреева, 1994).

Третий этап расселения связан с изменением гидрологических условий вследствие реконструкции водно-транспортных магистральных путей. Несомненно, причиной стремительного роста численности полиморфной дрейссены стали благоприятные для размножения гидрологические условия крупных водохранилищ (Мордухай-Болтовской, 1961; Кирпиченко, 1971).

Следует отметить, что в целом нативный ареал полиморфной дрейссены и особенно его часть, включающая бассейн Чёрного моря, в генетических работах представлена очень небольшим числом выборок. Следовательно, сведения о генетическом разнообразии, имеющиеся на данный момент, фрагментарны. В результате, несмотря на большое число публикаций по этой теме, сложно представить целостную картину расселения дрейссены.

Предположения о происхождении поселений на основе результатов применения генетических методов строятся преимущественно на сравнении частот, поскольку для аллозимных и микросателлитных локусов не обнаружено уникальных аллельных вариантов, маркирующих происхождение популяций. Согласно точке зрения Д. Э. Марсдена (Marsden et al., 1995), точно установить источник инвазии в таком случае невозможно.

Показано, что по частотам аллелей аллозимных локусов европейские и американские популяции полиморфной дрейссены более близки к выборкам из бассейна Чёрного моря, чем из Каспия (Marsden et al., 1995). При этом путем использования аллозимных и микросателлитных маркеров установлено различие между северными и южными европейскими популяциями (Müller et al., 2001, 2002; Astanei et al., 2005). В первые годы существования канала Рейн – Майн – Дунай (открыт в 1992 г.) наблюдались различия по частотам аллелей аллозимных локусов между выборками из южных и северных популяций *D. polymorpha*. В дальнейшем исследователям удалось зафиксировать уменьшение генетических различий между выборками из этого канала за счет смешивания моллюсков (Müller et al., 2001, 2002).

Сходство популяций *D. p. polymorpha* из Нидерландов, Великобритании и Ирландии по частотам аллелей микросателлитных локусов авторы связывают с вселением дрейссены в эти регионы из бассейна Балтийского моря. При сравнении выборок из Великих озер Северной Америки и популяций дрейссены из Великобритании, Ирландии и Нидерландов не обнаружено значимых различий (Astanei et al., 2005). Сходные выводы сделаны при использовании RAPD-анализа (Stepien et al., 2002).

Если по микросателлитным локусам как в инвазивных, так и в исходных популяциях отмечен высокий уровень генетического разнообразия (Astanei et al., 2005; Brown, Stepien, 2011; Navarro et al., 2013), то для фрагмента митохондриального гена COI количество внутривидовых вариантов *D. p. polymorpha* невелико (Gelembiuk et al., 2006; May et al., 2006). Существует предположение, что невысокое генетическое разнообразие в поселениях *D. p. polymorpha* обусловлено стохастическими процессами в популяциях, происходившими в результате резких изменений их численности (Gelembiuk et al., 2006; May et al., 2006). Этой точке зрения противоречат сведения о высоком уровне полиморфизма по аллозимным и микросателлитным локусам, отмеченного как в южных, так и в северных популяциях (Marsden et al., 1996; Müller et al., 2002; Astanei et al., 2005; Therriault et al., 2005; Brown, Stepien, 2010; Navarro et al., 2013). Не исключено, что невысокое генетическое разнообразие связано с низкой скоростью эволюции гена COI по сравнению с аллозимами и микросателлитами.

Более точные сведения о направлениях расселения моллюсков можно получить путем анализа распределения уникальных гаплотипов в разных частях ареала вида. В популяциях дрейссены присутствуют как уникальные внутривидовые варианты нуклеотидных последовательностей ДНК, которые встречаются более чем в одной популяции, так и те, которые обнаружены однократно и не найдены в ходе дальнейших работ. К примеру, в популяциях бассейна Чёрного моря указан только один уникальный гаплотип I (Therriault et al., 2004), который в дальнейшем не на-

ходили другие исследователи (Ворошилова, 2011; Gelembiuk et al., 2006; May et al., 2006; Quaglia et al., 2007; Grigorovich et al., 2008; Voroshilova, 2010).

Для изучения расселения более перспективным представляется анализ неоднократно встречающихся уникальных гаплотипов, идентифицировать которые можно не только с помощью секвенирования, но и путем применения методов аллель-специфической ПЦР и ПЦР ПДРФ, позволяющих существенно увеличивать объем выборок за счет сокращения финансовых затрат на выполнение генетических исследований. Популяции полиморфной дрейссены с уникальными гаплотипами COI обитают в Каспийском море, в устьевых участках рек Волги и Урала, а также в озерах Гарда и Констанца (Gelembiuk et al., 2006; May et al., 2006; Quaglia et al., 2007).

Гаплотипы полиморфной дрейссены, характерные для бассейна Каспийского моря, вероятно, произошли не только путем мутационных изменений нуклеотидных последовательностей *D. p. polymorpha*, но и в результате гибридизации между современными и недавно вымершими таксонами дрейссенид (Яковлев и др., 2011). Происхождение уникальных вариантов митохондриальной ДНК в южных европейских популяциях могло быть связано с тем, что такие варианты сохранились в южных поселениях, переживших оледенения. Существование таких поселений предполагал В. И. Жадин (1933).

Каспийские гаплотипы COI найдены нами в бассейнах Белого, Балтийского и Азовского морей, что подтверждает расселение *D. polymorpha* из бассейна Каспия (Voroshilova, 2010; Ворошилова, 2011). Следует отметить, что каспийские варианты мтДНК присутствовали преимущественно в выборках из тех участков ареала дрейссены, где пролегали воднотранспортные пути, существовавшие до сооружения современной системы водохранилищ. Каспийские гаплотипы не найдены в выборках из Рыбинского и Волгоградского водохранилищ (Ворошилова, 2011; Gelembiuk et al., 2006; May et al., 2006; Voroshilova, 2010). Вероятно, такое их распределение связано с тем, что третий этап расселения дрейссены происходил уже после строительства каскада волжских водохранилищ, и основным источником последнего расселения *D. p. polymorpha* на север, сопровождавшегося стремительным увеличением численности, стал преимущественно бассейн Чёрного моря. Таким образом, северные популяции полиморфной дрейссены из водохранилищ и озер России, вероятно, имеют смешанное происхождение (Ворошилова, 2011).

Доказать или опровергнуть расселение из бассейна Чёрного моря путем анализа фрагмента митохондриального гена COI невозможно, поскольку гаплотипы, маркирующие расселение из этого участка ареала, не обнаружены. Следует отметить, что частоты двух основных гаплотипов COI мтДНК сильно варьируют даже в близлежащих водных объектах в пределах одного бассейна. К примеру, в Каспийском канале и Нижней Волге гаплотип В составляет не менее половины выборки, тогда как в Нижнем Урале, впадающем в Каспийское море, этот вариант мтДНК не найден (рис. 2 в статье May et al., 2006). Таким образом, сходство или различие частот гаплотипов митохондриальной ДНК не может быть надежным критерием происхождения популяций.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В целом биохимические маркеры и молекулярные методы анализа ДНК позволили уточнить и дополнить представления о структуре популяций, источниках инвазии и направлениях расселения дрейссенид. Следует отметить, что все генетические методы имеют свои ограничения, связанные с особенностями эволюции исследуемых участков генома (Сулимова, 2004). Характеристики маркеров необходимо учитывать при выборе наиболее оптимального метода исследования исходя из поставленных задач. К примеру, анализ нуклеотидных последовательностей COI мтДНК позволяет выявлять уникальные варианты, подтверждающие расселение *D. p. polymorpha* из каспийской части нативного ареала, но вряд ли окажется эффективным способом определения направлений инвазий в микрогеографическом масштабе.

В таком случае применяют методы, позволяющие анализировать большое число локусов, и маркеры, характеризующиеся высоким уровнем внутривидового полиморфизма. Несмотря на указанные выше особенности эволюции микросателлитных локусов, этот маркер часто применяют для изучения расселения моллюсков в микрогеографическом масштабе (Müller et al., 2002; Brown, Stepien, 2010; Navarro et al., 2013). Более надежны, с нашей точки зрения, результаты, полученные при совместном использовании микросателлитов с другими маркерами (Müller et al., 2002; Gosling et al., 2008; Navarro et al., 2013).

Максимально возможное число локусов можно исследовать путем анализа анонимных последовательностей ДНК. Судя по числу публикаций, среди этой группы генетических методов в последние годы исследователи популяций отдают предпочтение AFLP, позволяющему анализировать от 32 до 122 локусов (Pollux et al., 2003; Elderkin et al., 2004; Rajagopal et al., 2009). С помощью этого метода показано, что источником возникновения ирландских поселений стали популяции полиморфной дрейссены из рек Великобритании (Pollux et al., 2003), а испанские поселения наиболее сходны с дрейссеной из Франции (Rajagopal et al., 2009).

Несмотря на то, что дрейссениды считаются одной из наиболее активно изучаемых групп инвазивных моллюсков, остается много вопросов, на которые еще предстоит дать ответы. Прежде всего, необходимо детальное изучение генетического разнообразия в нативных ареалах дрейссенид. Актуальной задачей остается решение проблем, связанных с микроэволюцией представителей семейства и определением направлений расселения в микрогеографическом масштабе. Следует отметить, что изучение причин и направлений расселения дрейссенид невозможно без комплексного анализа и сопоставления результатов, полученных путем применения разнотипных генетических маркеров, физиологических, экологических, палеонтологических и других методов исследования.

Публикация посвящена памяти моего научного руководителя, доктора биологических наук, профессора В. Н. Яковлева. Автор искренне признателен за обсуждение проблемы и помощь в подборе литературы кандидатам биологических наук А. А. Махрову, В. С. Артамоновой и Е. А. Боровиковой.

Исследование проведено при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты № 14-04-00213-А, 14-04-31112-мол_а).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Андрусов Н. И. Ископаемые и живущие Dreissensidae Евразии. СПб. : М. Меркушева, 1897. 683 с.
- Бабак Е. В. Плиоценовые и четвертичные дрейссениды Эвксинского бассейна // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. 1983. Т. 204. 104 с.
- Бенинг А. Л. К изучению придонной жизни реки Волги. Саратов : Волжская биологическая станция Саратовского общества естествоиспытателей, 1924. 430 с.
- Ворошилова И. С., Яковлев В. Н., Артамонова В. С. К вопросу о происхождении популяций двусторчатого моллюска *Dreissena polymorpha* в бассейне Азовского моря // Современные проблемы эволюции : Любичевские чтения – 2011 : сб. материалов Междунар. конф. Ульяновск : Изд-во Ульян. гос. пед. ун-та, 2011. С. 105 – 108.
- 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.
- Жадин В. И. Пресноводные моллюски СССР. Л. : Ленснбгтехиздат, 1933. 232 с.
- Журавель П. А. О расселении дрейссены бугской в искусственных водоемах // Гидро-биол. журн. 1967. № 2. С. 87 – 90.
- Запкунев Д. Генетическая изменчивость двусторчатого моллюска *D. polymorpha* в водоемах-охладителях и озере-мониторе Дрингис. Генетическая изменчивость 5 изоферментных систем у взрослых особей дрейссены в озере-мониторе Дрингис // Ekologija. 1992. № 1. С. 24 – 33.
- Киртиченко М. Я. Речная дрейссена на северо-восточной окраине ее ареала // Биология и продуктивность пресноводных организмов. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние, 1971. С. 142 – 154.
- Левонтин Р. К. Генетические основы эволюции. М. : Мир, 1978. 351 с.
- Мордухай-Болтовской Ф. Д. Каспийская фауна в Азово-Черноморском бассейне. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1960. 286 с.
- Новский В. А. Находка *Dreissena polymorpha* в четвертичных слоях Рыбинского района Ярославской области // Бюл. Ин-та биологии водохранилищ АН СССР. 1960. № 8 – 9. С. 28 – 29.
- Рулье К. Ф. Исследования по Московской котловине // Моск. Ведомости. 1848. № 117. С. 2.
- Скориков А. С. Современное распространение *Dreissena polymorpha* (Pallas) в России // Ежегодник Волж. биол. станции. Саратов, 1903. 48 с.
- Слипченко Т. С. Генетическая структура популяций *Dreissena polymorpha* (Pallas) в водоеме-охладителе Чернобыльской АЭС : автореф. дис... канд. биол. наук. М., 1998. 24 с.
- Старобогатов Я. И. Систематика и палеонтология // Дрейссена *Dreissena polymorpha* (Pall.) (Bivalvia, Dreissenidae). Систематика, экология, практическое значение. М. : Наука, 1994. С. 18 – 47.
- Старобогатов Я. И., Андреева С. И. Ареал и его история // Дрейссена *Dreissena polymorpha* (Pall.) (Bivalvia, Dreissenidae). Систематика, экология, практическое значение. М. : Наука, 1994. С. 47 – 56.
- 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.
- Яковлев В. Н., Ворошилова И. С., Павлова В. В. Инвазии дрейссенид (*D. bugensis* и *D. polymorpha*) : эволюционный аспект // Бассейн Волги в XXI веке : структура и функционирование экосистем водохранилищ : сб. материалов докл. Всерос. конф. Ижевск : Издатель Пермьяков С. А., 2012. С. 371 – 374.

- Astanev I., Gosling E., Wilson J., Powell E.* Genetic variability and phylogeography of the invasive zebra mussel, *Dreissena polymorpha* (Pallas) // *Molecular Ecology*. 2005. Vol. 14, № 6. P. 1655 – 1666.
- Avise J. C.* *Molecular Markers, Natural History and Evolution*. Second Edition. Sunderland : Massachusetts Sinauer Associates, Inc. Publ., 2004. 684 p.
- Boileau M. G. H., Hebert P. D. N.* Genetics of the zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) in populations from the Great Lakes region and Europe // *Zebra Mussels : Biology, Impacts and Control* / eds. T. F. Nalepa, D. Schloesser. Boca Raton : Lewis Publ., 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. Vol. 12, № 11. P. 3687 – 3710.
- Dimoski P., Toth G. P.* Development of DNA-based microsatellite marker technology for studies of genetic diversity in stressor impacted populations // *Ecotoxicology*. 2000. Vol. 10, № 4. 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 // *J. of North American Benthological Society*. 2001. Vol. 20, № 4. P. 595 – 605.
- Elderkin C. L., Perkins E. J., Leberg P. L., Klerks P. L., Lance R. F.* Amplified fragment length polymorphism (AFLP) analysis of the genetic structure of the zebra mussel *Dreissena polymorpha* in the Mississippi River // *Freshwater Biology*. 2004. Vol. 49, № 11. P. 1487 – 1494.
- Gelembiuk G. W., May G. E., Lee C. E.* Phylogeography and systematics of zebra mussels and related species // *Molecular Ecology*. 2006. Vol. 15, № 4. P. 1033 – 1050.
- Gosling E., Astanev 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. Vol. 53, № 7. 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 Research*. 2008. Vol. 34, № 2. P. 342 – 350.
- Haag W. R., Garton D. W.* Variation in genotype frequencies during the life history of the bivalvia, *Dreissena polymorpha* // *Evolution*. 1995. Vol. 49, № 6. 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. Fisheries and Aquatic Sciences*. 1989. Vol. 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. Vol. 53, № 1. P. 185 – 192.
- Heiler K. C. M., Bij de Vaate A., Ekschmitt K., V. von Oheimb P., Albrecht C., Wilke T.* Reconstruction of the early invasion history of the quagga mussel (*Dreissena rostriformis bugensis*) in Western Europe // *Aquatic Invasions*. 2013. Vol. 8, № 1. P. 53 – 57.
- Johnson L. E., Padilla D. K.* Geographic spread of exotic species : ecological lessons and opportunities from the invasion of the zebra mussel *Dreissena polymorpha* // *Biological Conservation*. 1996. Vol. 78, № 1 – 2. P. 23 – 33.
- 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. Fisheries and Aquatic Sciences*. 2000. Vol. 57. P. 637 – 643.
- Marsden J. E., Spidle A., May B.* Genetic similarity among zebra mussel populations within North America and Europe // *Can. J. Fisheries and Aquatic Sciences*. 1995. Vol. 52. P. 836 – 847.
- Marsden J. E., Spidle A. P., May B.* Review of genetic studies of *Dreissena* spp. // *American Zoologist*. 1996. Vol. 36, № 3. 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. Vol. 15, № 4. P. 1021 – 1031.

ГЕНЕТИЧЕСКИЕ МАРКЕРЫ В ИССЛЕДОВАНИЯХ ИНВАЗИЙ ДРЕЙССЕНИД

- Müller J., Woll S., Fuchs U., Seitz A. Genetic interchange of *Dreissena polymorpha* populations across a canal // *Heredity*. 2001. Vol. 86, № 1. P. 103 – 109.
- Müller J., Hidde D., Seitz A. Canal construction destroys the barrier between major European invasion lineages of the zebra mussel // *Proc. of the Royal Society of London. Series B*. 2002. Vol. 269. P. 1139 – 1142.
- 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. Vol. 22, № 5. P. 915 – 928.
- Orlova M. I., Muirhead J. R., Antonov P. I., Shcherbina G. K., 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.
- Pollux B. J. A., 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. Vol. 48, № 6. P. 1127 – 1139.
- Quaglia F., Lattuada L., Mantecca P., Bacchetta R. Zebra mussels in Italy: where do they come from? // *Biol. Invasions*. 2007. Vol. 10, № 4. P. 555 – 560.
- Rajagopal S., Pollux B. J. A., Peters J. L., Cremers G., Moon-van der Staay S. Y., Theo van Alen, Eygensteyn J., Van Hoek A., Palau A., Bij de Vaate A., Van Der Velde G. Origin of Spanish invasion by the zebra mussel, *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771) revealed by amplified fragment length polymorphism (AFLP) fingerprinting // *Biol. Invasions*. 2009. Vol. 11, № 9. P. 2147 – 2159.
- Selkoe K. A., Toonen R. J. Microsatellites for ecologists : a practical guide to using and evaluating microsatellite markers // *Ecology Letters*. 2006. Vol. 9, № 5. P. 615 – 629.
- Soroka M., Zielinski R., Polok K., Swierczynski M. Genetic structure of *Dreissena polymorpha* (Pallas) population in Lake Insko, North-Western Poland // *Polskie Archiwum Hydrobiologii*. 1997. Vol. 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. Fisheries and Aquatic Sciences*. 1994. Vol. 51, № 7. P. 1485 – 1489.
- 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 // *J. of Evolutionary Biology*. 2002. Vol. 15, № 2. 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. Vol. 14, № 2. P. 8 – 18.
- 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. Vol. 25, № 4. P. 1043 – 1060.
- Stepien C. A., Grigorovich I. A., Gray M. A., Sullivan T. J., Yerga-Woolwine S., Kalayci G. Evolutionary, Biogeographic, and Population Genetic Relationships of Dreissenid Mussels, with Revision of Component Taxa. Ch. 26 // *Quagga and zebra mussels : biology, impacts, and control* / eds. T. F. Nalepa, D. W. Schloesser. London ; New York : CRC Press, 2013. P. 403 – 444.
- 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. Vol. 30, № 3. 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. Vol. 95. P. 16 – 23.

Thomas G., Hammouti N., Seitz A. New polymorphic microsatellite loci for the zebra mussel *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771), a common bioindicator // *J. of Shellfish Research*. 2011. Vol. 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 // *Mussels : Anatomy, Habitat and Environmental* / ed. L. E. McGevin. New York : Nova Science Publ., Inc. 2010. P. 453 – 468.

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. Vol. 13, № 2. P. 341 – 348.

Zielinski R., Soroka M., Wachowiak-Zielinska M. Genetic variability in a selected Polish populations of *Dreissena polymorpha* (Pallas) (Bivalvia Dreissenidae) // *J. of Applied Genetics*. 1996. Vol. 37, № 1. P. 105 – 120.

УДК 594.1:581.526.3.57.017.645+556.54

**СЕГОЛЕТКИ ДРЕЙССЕНЫ (DREISSENIDAE, BIVALVIA)
В СОСТАВЕ ФИТОФИЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ
УСТЬЕВОЙ ОБЛАСТИ ПРИТОКА РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА**

Н. Н. Жгарева

*Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН
Россия, 1525742, Ярославская обл., Некоузский р-н, пос. Борок
E-mail: zgarova@ibiw.yaroslavl.ru*

Поступила в редакцию 18.05.14 г.

Сеголетки дрейссены (Dreissenidae, Bivalvia) в составе фитофильных сообществ устьевой области притока Рыбинского водохранилища. – Жгарева Н. Н. – Представлены данные по численности и биомассе сеголеток дрейссенид в зарослях макрофитов разных зон устьевой области малого притока Рыбинского водохранилища. Наибольшая плотность и биомасса сеголеток формируется в переходной зоне приемника и в устьевом створе. Показано, что в неблагоприятные по метеорологическим условиям годы количество сеголеток дрейссенид, обитающих в устьевой области, существенно не изменилось.

Ключевые слова: дрейссениды, сеголетки, численность, биомасса, устьевая область, притока водохранилища.

Underyearlings of Dreissena (Dreissenidae, Bivalvia) in the phytophylic communities in the mouth area of the Rybinsk reservoir tributary. – Zhgareva N. N. – Data on the distribution, numbers and biomass of dreissenid underyearlings in macrophyte thickets in several zones of the mouth area of a small tributary to the Rybinsk reservoir are presented. The highest density and biomass of underyearlings are observed in the transient zone of the reservoir and the river mouth cross-section line. It is shown that the number of dreissenid underyearlings inhabiting the mouth area has not changed considerably in the years unfavorable by meteorological conditions.

Key words: dreissenids, underyearlings, number, biomass, river mouth area, reservoir tributary.

ВВЕДЕНИЕ

В последнее время (с 2010 г.) в Рыбинском водохранилище на станциях постоянного мониторинга зарегистрировано снижение численности *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771) и *D. bugensis* (Andrusov, 1897). По ряду признаков это связывается с дефицитом содержания растворенного кислорода в придонных слоях, спровоцированным аномальными метеорологическими условиями (Лазарева и др., 2012, 2013; Соколова, 2012, 2013; Перова, 2013; Пряничникова, 2013; Столбунова, Лазарева, 2013 и др.). Однако Рыбинское водохранилище отличается большим разнообразием биотопов, которые способны стать местами, в которых популяция дрейссены может сохраняться в условиях влияния неблагоприятных факторов среды на основной акватории водоёма. Среди них особое место принадлежит устьевым областям притоков водохранилища, характеризующихся градиентом условий существования гидробионтов и ярко выраженным проявлением краевого эффекта вследствие аккумуляции органического вещества и благоприятного

гидродинамического режима (Крылов, 2005; Крылов и др., 2010; Болотов и др., 2012 *а, б*).

В этих биотопах типичным компонентом перифитона зарослей макрофитов являются сеголетки дрейссены. На этой стадии онтогенеза анализ распределения моллюсков практически не проводился.

Цель работы – изучить межгодовые изменения численности и биомассы сеголеток дрейссенид в прибрежье основных зон устьевой области малого притока Рыбинского водохранилища.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проводили в 2007 – 2013 гг. в выделенных по гидрофизическим характеристикам воды зонах устьевой области р. Ильдь. Схема зон устьевой области и станций сборов первичного материала приведена в работе С. Э. Болотова с соавторами (2012 *б*). С мая по октябрь 1 – 2 раза в месяц на глубинах 0.5 – 1.2 м брали навеску погруженных растений, помещая ее в подведенный гидробиологический сачок. Жесткие полупогруженные камыш озёрный и тростник срезали секатором. В лабораторных условиях проводили подсчет сеголеток дрейссены, измеряли длину раковин и, взвешивая на весах, определяли их сырую массу. Численность и биомассу пересчитывали на кг макрофитного субстрата, при оседании поствелигеров на других моллюсков (унионид, живородок, лимнеид) – на 1 экз. Критерием принадлежности моллюсков к сеголеткам служили их размеры до 11 мм и поселение на живой макрофитный субстрат, который существует только в течение одного вегетационного периода. На ранних стадиях онтогенеза сеголеток идентификация их видовой принадлежности затруднительна и во избежание ошибок не проводилась.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Во фронтальной зоне устьевой области притока поселения сеголеток полиморфной дрейссены на различных субстратах встречались ежегодно чаще с середины июня. Максимальные численности и биомассы моллюсков на погруженной растительности во фронтальной зоне устьевой области отмечены в 2010 – 2012 гг. (табл. 1, 2).

Поствелигеры оседали в основном на живых и пустых раковинах крупных моллюсков – вивипарусов и лимнеид, обросших водорослевым налетом. Численность этих видов здесь велика: в погруженной растительности – до 13 экз., в тростниках – до 28 экз. на кг сырой массы растений.

На макрофитном субстрате горизонтальное распределение сеголеток неравномерно. Наиболее плотные их скопления отмечались на границе с открытой водой в рдестах, в относительно меньшем количестве заселялись камыш и тростник (см. табл. 1, 2), а в густых ассоциациях растений у берега не встречались. Следовательно, во фронтальной зоне устьевой области в лучшем положении оказываются сеголетки, осевшие на погруженную растительность, произрастающую на границе с открытой водой и на большей глубине. К осени в скоплениях преобладали сеголетки размером от 9 до 12 мм. Тростники и другие злаки, расположенные на заи-

СЕГОЛЕТКИ ДРЕЙССЕНЫ В СОСТАВЕ ФИТОФИЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ

ленным грунте ближе к берегу на глубинах до 0.5 м – наименее благоприятный субстрат для сеголеток, которые при достаточно большой численности (до 2290 экз.) составляли относительно невысокую биомассу (2.75 г), так как их скопления состояли в основном из особей мелких размеров – до трёх мм. То есть постелигеры подселяются постоянно, но быстро элиминируются, что, очевидно, вызвано воздействием колебаний уровня воды в летнюю межень.

Таблица 1

Минимальная, максимальная и средняя численность сеголеток дрейссены в разные годы периода наблюдений

Зона	Субстрат	2007	2008	2009	2010	2011	2012	2013	<i>M±m</i>
I	Моллюски	–	3–12	–	4–25	5–17	1–11	–	9.8±2.9
	Рдесты	163–486	595–862	226–790	645–1360	805–2108	782–1163	774–841	828.6±129.5
	Камыш	–	262–1461	145–493	315–995	260–1864	318–387	–	679.2±205.7
	Тростник	76–1356	81–1890	132–256	318–2289	14–5155	282–2001	7–1123	1070±383.3
II	Моллюски	17–19	5–9	6–8	18–23	17–25	13–16	15–19	15±1.6
	Рдесты	227–2018	310–4080	458–3534	865–7089	1980–5043	1053–5260	217–5036	2655±617.6
	Камыш	–	397–907	–	748–1350	477–819	218–644	–	695±123.8
	Тростник	–	470–2005	538–1189	237–2180	160–6734	1245–3042	–	1780±628.8
III	Моллюски	–	–	–	–	26	–	–	26
	Рдесты	633–896	991–1200	750–982	1457–2013	1346–9903	1543–7806	530	2309.5±822
	Камыш	–	–	–	227–1756	313–764	–	–	765±350.7
	Тростник	–	–	223–531	725–4025	924–3703	–	–	1688.5±695.6

Примечание. I – Фронтальная зона устьевой области притока; II – переходная зона приемника; III – устьевой створ; прочерк – нет данных (в пробах отсутствовал субстрат).

Также неравномерно и вертикальное распределение сеголеток, основное количество которых на рдесте пронзеннолистном сосредоточено в поверхностном слое 15 – 20 см, и при расчете на кг растений в августе и сентябре биомасса моллюсков иногда была в 1.2 – 1.5 раза больше массы субстрата.

В переходной зоне приемника и в устьевом створе плотности поселения сеголеток дрейссены были выше, чем во фронтальной зоне в среднем в 2.8 – 3.2 раза по численности и 1.3 – 2 раза по биомассе на рдестах, и до 1.7 раз по численности и в 2 – 15.7 по биомассе в тростниках (см. табл. 1, 2). Здесь, при большей площади акватории, увеличиваются и размеры зарастающих макрофитами участков, возрастает разнообразие субстратов, на которых отмечались скопления сеголеток: обширный пояс растений с плавающими листьями, плавающие среди растений ветки ивы, даже плавающие пластиковые бутылки, среди зарослей появляются молодые униониды. Кроме того, в устьевом створе на тростнике и подтопленной иве нарастают листостебельные мхи, которые также весьма обильно заселяются сеголетками дрейссены. Численность их варьирует от 1180 до 8597 экз./кг, биомасса – от 17.7 до 132.4 г/кг. Для сравнения следует сказать, что в водохранилище на аналогичном субстрате плотность сеголеток в 2010 г. была в 2 раза больше. На растениях, ближе ко дну, где волны частично вымывают наилко и подмывают корни, вместе с молодой встречались и одиночные крупные дрейссены двух видов – *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771) и *D. bugensis* (Andrusov, 1897). Но сидят они над дном в междоузлиях на «воздушных» корнях, особенно в тростниках.

Таблица 2

Минимальная, максимальная и средняя биомасса сеголеток дрейссенид
в разные годы периода наблюдений

Зона	Субстрат	2007	2008	2009	2010	2011	2012	2013	$M \pm m$
I	Моллюски	–	0.005–0.15	–	0.006–0.3	0.008–0.2	0.002–0.13	–	0.10±0.04
	Рдесты	0.6–6.7	2.4–11.8	0.9–10.8	2.6–18.6	3.2–27.4	3.1–15.9	3.1–11.5	8.48±2.12
	Камыш	–	0.8–6.9	0.4–2.3	0.95–4.7	0.8–8.8	0.95–1.8	–	2.84±0.93
	Тростник	0.7–1.4	0.09–0.65	0.36–1.12	0.35–2.75	0.11–7.73	2.00–12.43	0.06–1.46	1.51±0.53
II	Моллюски	0.03–0.14	0.007–0.07	0.06–0.08	0.03–0.17	0.03–0.19	0.02–0.13	0.02–0.14	0.08±0.02
	Рдесты	0.9–12.7	1.23–22.84	1.81–21.2	3.43–45.37	7.92–33.28	4.11–33.14	0.85–29.71	17.81±4.13
	Камыш	–	1.35–3.63	–	2.43–5.54	1.63–3.69	0.74–2.58	–	2.70±0.55
	Тростник	–	3.67–29.07	4.20–17.24	1.85–31.61	1.25–94.28	9.71–44.11	–	23.70±9.12
III	Моллюски	–	–	–	0.16	–	–	–	0.16
	Рдесты	2.4–4.2	3.57–4.62	2.63–5.52	5.54–9.46	5.25–46.54	5.86–35.13	6.1	10.99±3.78
	Камыш	–	–	–	5.68–6.23	7.51–14.97	–	–	8.60±2.16
	Тростник	–	–	0.71–0.80	2.32–6.44	3.05–5.54	–	–	3.14±0.98

Примечание. Условные обозначения см. табл. 1.

Чаще, чем во фронтальной зоне, 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 скопления сеголеток могут быть уже 2- и 3-ярусными, что похоже на маленькие друзы, подвешенные в верхнем слое воды. Они настолько утяжеляют субстрат, что макушки рдестов вместе с плодоносящими побегамися опускаются под воду. Осенью при отмирании растительности эти уже готовые друзы опускаются на дно и могут плотностными течениями сноситься на большую глубину, избежав тем самым при осушке и промерзании мелководных участков гибели молоди.

За время исследования переходной зоны приемника устьевой области притока водохранилища наиболее значительные численности и биомассы сеголеток обнаруживались в 2010 – 2013 гг. в рдестах, камышах и тростниках (см. табл. 1, 2). В аномально жаркий 2010 г. и жаркий 2011 г. размеры сеголеток в устьевой области доходили к осени (октябрь) до 14 мм и даже отмечались особи размером 15 мм. Для Рыбинского водохранилища ранее размеры сеголеток указывали до 10 (11) мм (Пряничникова, 2012). При таких размерах сеголетки уже становятся половозрелыми и могут приступить к размножению. Вероятно, это связано с более ранним началом нереста дрейссены и увеличением сроков вегетационного периода. Осенью 2010 г. температура воды во фронтальной и переходной зоне приемника была в среднем 16.5°C (Болотов и др., 2012 б). Весной в жаркие годы сдвиг фенологических фаз относительно среднесезонных значений составлял 2 – 3 недели. Кроме того, следует заметить, что и в обычные по температуре годы биологическая весна в устьевых областях начинается раньше, чем в водохранилище. Так, при затяжной весне 2013 г. к концу мая температура воды в устьевой области доходила до $\geq 18^\circ\text{C}$, в то время как в водохранилище еще не сошел лед.

ОБСУЖДЕНИЕ

Полученные данные свидетельствуют о том, что количество сеголеток дрейссенид, использующих в качестве субстрата заросли макрофитов в литоральной зоне устьевой области малого притока Рыбинского водохранилища, не изменилось даже в аномально жаркий (2010) и жаркий (2011) годы. Вполне логично предположить наличие в устьевой области участков, в которых популяция моллюсков сохранялась, как сохранялась и молодь прошлого года. Косвенным подтверждением этого является то, что в устьевой зоне в конце весны и начале лета ежегодно встречаются коряги с взрослыми живыми моллюсками. Кроме того, в мае 2008 и 2012 гг. в пробах отмечались живые, обросшие водорослями живородки с молодь дрейссены размером 5 – 8 мм, которые могли быть только особями, пережившими зиму.

Однако в бентосе на русловых станциях во фронтальной зоне *D. polymorpha* была встречена только дважды: в мае и июле 2008 г. на глубинах 3 – 3.8 м (грунт – заиленный ракушечник) (Перова, 2013). В 2010 – 2011 гг. моллюски в донных биоценозах этой зоны, как и во всей устьевой области, не встречались, хотя общеизвестно, что сессильные фильтраторы – мшанки, устрицы, мидии, к ним относятся и дрейссена, обильно развиваются в биотопах с повышенной гидродинамикой, хорошей аэрацией, высокой концентрацией взвешенного кормового ресурса. Такие условия создаются в устьевых областях притоков водохранилища. Так как сеголетки встречались здесь постоянно, то, скорее всего, материнские популяции дрейссены могли располагаться на склонах бывшего русла реки, где нет такого катастрофического накопления иловых отложений. А в заиленные грунты русла ракуша дрейссены может попадать уже отмершей.

Кроме того, следует сказать, что *D. polymorpha* является индикатором β -олиго и β -мезотрофных условий (Олексив, 1992), и поствелигеры при оседании на макрофиты попадают в благоприятную среду, так как во время вегетации сообщества животных, ассоциированные с зарослями, совместно создают буферную систему, которая устойчиво поддерживает β -мезотрофные условия (Жгарева, 2007).

Обратная ситуация складывается на заиленных русловых участках устьевой области, которые в аномальные 2010 – 2011 гг. по индексам сапробности, рассчитанным по макрозообентосу, характеризовались как α -мезосапробные с тенденцией к полисапробным (Перова, 2012). Естественно, в таких условиях дрейссена не может существовать, она предпочитает твердые субстраты и не выносит значительного заиления. Так, в Учинском водохранилище, где проводится многолетний мониторинг донных биоценозов (Львова и др., 2005), с 1951 г. дрейссена заселила свободные от ила субстраты, пни, кустарники и стала ведущим компонентом бентоса на глубинах от 1.5 до 7 м. Основным фактором, ограничивающим распространение дрейссены на большие глубины водохранилища, было заиление. Наибольшие плотности дрейссены отмечали на глубине 2 – 3.5 м и у нижней границы зарослей погруженных растений, где друзы моллюсков образовывали почти сплошной пояс. На глубинах до 1.5 м встречались, как правило, только сеголетки на макрофитах, которые впоследствии или переползали на более твердые субстра-

ты, или погибали при зимней сработке уровня водохранилища. Кроме того, важно отметить, что в условиях жаркого лета 1972 г. численность и биомасса дрейссены в Учинском водохранилище увеличились вдвое (Львова и др., 2005).

Отдельного внимания требует вопрос о дальнейшей судьбе сеголеток дрейссены, развивающихся в зарослях макрофитов литорали. Известно, что исключительно неблагоприятные условия для фауны побережья возникают при сработке уровня водохранилища в суровые малоснежные зимы, что ведет к гибели всей молодежи моллюсков на мелководьях, так как дрейссена не выносит сколько-нибудь длительного высыхания и промерзания (Митропольский, 1978). Данные В. П. Луфферова (1963, 1965) по бентофауне и эпифауне затопленных и замерзших в период недостава коряг и деревьев показали, что после зимовки дрейссена, не выносящая безводного существования, погибла полностью. Однако она сохранилась на глубине не менее 3 – 4 м при НПП. Способны ли на эту глубину сеголетки и взрослые моллюски попадать из прибрежных участков, зарастающих макрофитами?

Во-первых, сеголетки могут совершать миграции с помощью моллюсков, которых используют как субстрат для поселения. Во-вторых, при отмирании растений и опускании на дно, они сами способны к самостоятельному передвижению. Е. М. Коргиной (1982), проведена работа с целью выявления зависимости передвижения различных размерных групп *D. polymorpha* в зависимости от типа грунта и времени суток. Убедительно показано, что моллюски более активны ночью. При этом сеголетки двигаются с помощью ноги и на песке и на иле (максимальная средняя скорость 1.3 см/ч в дневное время и 2.1 см/ч ночью). На всех типах грунтов с увеличением размеров животных скорость их движения уменьшается как днем, так и ночью. В эксперименте, достигая твердых субстратов (камень, кирпич, дерево), моллюски переставали двигаться и прикреплялись биссусами. Способны к передвижению и сротки дрейссен. Френцель (Frenzel, 1897 *a, b*, цит. по: Коргина, 1982) описал движение моллюсков за счет выбрасывания воды из выходного сифона и одновременного замыкания створок раковины при резком сокращении замыкательных мускулов. Он же наблюдал перемещение сростков с наступлением зимы из мелководных участков в более глубокие места.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, полученные результаты указывают на большую роль устьевых областей притоков водохранилища в сохранении популяции дрейссенид в неблагоприятные по метеорологическим условиям годы. Наибольшая плотность и биомасса сеголетков формируется в зарослях макрофитов в переходной зоне приемника и в устьевом створе. При изучении динамики количественных показателей дрейссенид необходимо учитывать не только численности и биомассу велигеров и взрослых особей, но и сеголетков моллюсков, в массе развивающихся в зарослях макрофитов. На этой фазе онтогенеза обнаруживаются замечательные адаптационные возможности, способствующих сохранению дрейссенид, особенно в устьевых областях притоков водохранилища. При проведении исследований состояния популяций дрейссенид водохранилищ необходим отбор проб у нижней границы зарослей растений и на склонах бывших русел рек, где в отсутствие катастрофиче-

СЕГОЛЕТКИ ДРЕЙССЕНЫ В СОСТАВЕ ФИТОФИЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ

ского накопления иловых отложений могут обитать материнские популяции дрейссены. Оптимальные условия для развития и роста сеголеток на зарастающих макрофитами мелководьях в устьевых областях притоков могут положительно повлиять на воспроизводство популяции дрейссены в том числе и в водохранилище при наступлении благоприятных условий.

Исследования проведены при поддержке Программы фундаментальных исследований Президиума РАН «Живая природа: современное состояние и проблемы развития», Подпрограмма «Биоразнообразие: состояние и динамика».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Болотов С. Э., Крылов А. В., Цветков А. И., Соколова Е. А., Поддубный С. А. Водные массы и зоопланктон зоны подпора притока Рыбинского водохранилища // Поволж. экол. журн. 2012 а. № 2. С. 134 – 141.

Болотов С. Э., Цветков А. И., Крылов А. В. Гидроэкологическое районирование и гидробиологический режим устьевой области малого притока Рыбинского водохранилища // Бассейн Волги в XXI веке : структура и функционирование экосистем водохранилищ : сб. материалов докл. Всерос. конф. Ижевск : Издатель Пермьяков С. А., 2012 б. С. 22 – 26.

Жгарева Н. Н. Фауна зарослей // Экосистема малой реки в изменяющихся условиях среды. М. : Т-во науч. изд. КМК, 2007. С. 249 – 268.

Коргина Е. М. О движении *Dreissena polymorpha* Pall. // Биология внутр. вод : Информ. бюл. 1982. № 53. С. 17 – 21.

Крылов А. В. Зоопланктон равнинных малых рек. М. : Наука, 2005. 263 с.

Крылов А. В., Цветков А. И., Малин М. И., Романенко А. В., Поддубный С. А., Отюкова Н. Г. Сообщества гидробионтов и физико-химические параметры устьевой области притока равнинного водохранилища // Биология внутр. вод. 2010. № 1. С. 65 – 75.

Лазарева В. И., Минеева Н. М., Жданова С. М. Пространственное распределение планктона в водохранилищах Верхней и Средней Волги в годы с различными термическими условиями // Поволж. экол. журн. 2012. № 4. С. 394 – 407.

Лазарева В. И., Копылов А. И., Соколова Е. А., Пряничникова Е. Г. Велигеры дрейссенид в трофической сети планктона водохранилищ Волги // Дрейссениды : эволюция, систематика, экология : лекции и материалы докл. II Междунар. шк.-конф. Ярославль : Канцлер, 2013. С. 18 – 35.

Луферов В. П. Эпифауна затопленных лесов Рыбинского водохранилища // Биологические аспекты изучения водохранилищ. М. ; Л.: Изд-во АН СССР, 1963. С. 123 – 129.

Луферов В. П. О пагоне побережья Рыбинского водохранилища // Экология и биология пресноводных беспозвоночных. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1965. С. 151 – 154.

Львова А. А., Извекова Э. И., Зинченко Т. Д. Дрейссена и личинки хирономид в перифитоне Учинского водохранилища и водопроводного канала // Вестн. Тюмен. гос. ун-та. 2005. № 5. С. 135 – 140.

Митропольский В. И. Наблюдения над способностью моллюсков к перенесению высухания и промерзания в прибрежье Рыбинского водохранилища // Тр. ИБВВ АН СССР. 1978. Вып. 39 (42). Фауна беспозвоночных и условия воспроизводства рыб в прибрежной зоне Верхне-Волжских водохранилищ. С. 46 – 58.

Олексив И. Т. Показатели качества природных вод с экологических позиций. Львов : Свит, 1992. 232 с.

Перова С. Н. Структура и пространственное распределение макрозообентоса устьевых областей притоков Рыбинского водохранилища // Бассейн Волги в XXI веке : структура и функционирование экосистем водохранилищ : сб. материалов докл. Всерос. конф. Ижевск : Издатель Пермьяков С. А., 2012. С. 220 – 223.

Перова С. Н. Дрейссениды в составе макрозообентоса устьевой области притоков Рыбинского водохранилища // Дрейссениды : эволюция, систематика, экология : лекции и материалы докл. II Междунар. шк.-конф. Ярославль : Канцлер, 2013. С. 87 – 90.

Пряничникова Е. Г. Структурно-функциональные характеристики дрейссенид Рыбинского водохранилища : дис. ... канд. биол. наук. Борок, 2012. 179 с.

Пряничникова Е. Г. Многолетний анализ структуры поселений двух видов дрейссенид (Mollusca, Dreissenidae) в Рыбинском водохранилище // Дрейссениды : эволюция, систематика, экология : лекции и материалы докл. II Междунар. шк.-конф. Ярославль : Канцлер, 2013. С. 91 – 94.

Протасов А. А. Из опыта исследований популяций и сообществ дрейссены // Дрейссениды : эволюция, систематика, экология : лекции и материалы докл. I Междунар. шк.-конф. Ярославль : Ярославский печатный двор, 2008. С. 9 – 23.

Соколова Е. А. Влияние аномально высокой температуры на зоопланктон Рыбинского водохранилища // Бассейн Волги в XXI веке : структура и функционирование экосистем водохранилищ : сб. материалов докл. Всерос. конф. Ижевск : Издатель Пермьяков С. А., 2012. С. 274 – 276.

Соколова Е. А. Влияние аномально высокой температуры на численность велигеров дрейссены в планктоне Рыбинского водохранилища // Дрейссениды : эволюция, систематика, экология : лекции и материалы докл. II Междунар. шк.-конф. Ярославль : Канцлер, 2013. С. 102 – 105.

Столбунова В. Н., Лазарева В. И. Распределение велигеров рода *Dreissena* в планктоне Рыбинского и Шекснинского водохранилищ // Дрейссениды : эволюция, систематика, экология : лекции и материалы докл. II Междунар. шк.-конф. Ярославль : Канцлер, 2013. С. 108 – 113.

Frenzel I. Biologisches über *Dreissena polymorpha* Pallas // Biol. Zbl. 1897 a. Bd. 17, № 1. S. 147 – 152.

Frenzel I. Zur Biologie von *Dreissena polymorpha* Pallas // Arch. Gesamt. Physiol. 1897 b. Bd. 67. S. 163 – 188.

УДК 574.587

ВЛИЯНИЕ РАСПРОСТРАНЕНИЯ МОЛЛЮСКОВ СЕМЕЙСТВА DREISSENIDAE (BIVALVIA) НА СТРУКТУРУ ДОННЫХ СООБЩЕСТВ СРЕДНЕКАМСКИХ ВОДОХРАНИЛИЩ

А. М. Истомина

Пермское отделение ФГБНУ «ГосНИОРХ»
Россия, 614002, Пермь, Чернышевского, 3
E-mail: annamk@ya.ru

Поступила в редакцию 18.05.14 г.

Влияние распространения моллюсков семейства Dreissenidae (Bivalvia) на структуру донных сообществ среднекамских водохранилищ. – Истомина А. М. – Обсуждается распространение и количественное развитие моллюсков сем. Dreissenidae в Камском и Воткинском водохранилищах, оценивается влияние моллюсков на структуру донных сообществ водоёмов.

Ключевые слова: *Dreissena polymorpha*, *D. bugensis*, макрозообентос, Камское водохранилище, Воткинское водохранилище.

Impact of Dreissenid (Bivalvia) irradiation on the benthic communities composition in Middle Kama reservoirs. – Istomina A. M. – Dreissenid irradiation and quantitative rates in the benthic communities of the Kama and Votkinsk reservoirs are discussed. The impact of these mollusks on the structure of benthic communities of the studied water bodies is estimated.

Key words: *Dreissena polymorpha*, *D. bugensis*, macrobenthic community, Kama reservoir, Votkinsk reservoir.

ВВЕДЕНИЕ

Среднекамские водохранилища (Камское и Воткинское) являются основными рыбохозяйственными объектами Пермского края. Заполнение Камского водохранилища – самого северного в каскаде водоёмов, созданных на р. 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 (1962) для водохранилищ р. Волги. 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 (Грандилевская-Дексбах, 1961; Громов и др., 1970; Алексеева, Гореликова, 1988).

В период некоторой стабилизации донных сообществ (70-е гг. XX в.) Камское водохранилище по величине биомассы бентофауны по шкале трофности, предложенной С. П. Китаевым (2007), оценивалось как мезотрофное. Уровень количественного развития зообентоса Воткинского водохранилища был значительно выше и определялся массовым развитием олигохет, преимущественно представителей сем. Tubificidae (Алексеева, 1988; Алексеева, Гореликова, 1988). Трофический статус водоёма в этот период оценивался как эвтрофный.

В 80-е гг. XX в. в среднекамских водохранилищах произошло значительное увеличение общей биомассы макрозообентоса за счет развития крупных моллюсков из семейств Viviparidae, Unionidae и Dreissenidae. Одновременно с этим, вместо прогнозируемого повышения кормности водоёмов, наблюдалось снижение биомассы «мягкого» бентоса, главным образом, за счет олигохет, что позволило в период 1980 – 1990 гг. считать их олиготрофными (Алексеевнина, Каган, 2004; Истомина, 2007).

С 2000 г. в обоих водоёмах наблюдаются довольно высокие общие биомассы макрозообентоса, причем в Воткинском водохранилище более 50% общей биомассы приходится на долю *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1774). Биомасса кормового бентоса в Камском водохранилище по-прежнему невелика, а в Воткинском – напрямую зависит от распространения дрейссенид.

Цель работы – установить современный уровень количественного развития представителей Dreissenidae и оценить влияние моллюсков на структуру донных сообществ водоёмов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом для настоящей работы послужили пробы макрозообентоса, собранные в 2000 – 2012 гг. в среднекамских водохранилищах. В обоих водоёмах исследовали верхние, центральные и приплотинные районы, а в Камском водохранилище – и наиболее крупные заливы (Иньвенский, Косьвинский, Обвинский, Сылвенский и Чусовской) (рисунок). На Камском водохранилище пробы отбирали на 34 разрезах, на Воткинском – на 9. Кроме этого использованы материалы многолетних экспедиционных и стационарных наблюдений, проводимых сотрудниками Пермского университета и Пермского отделения ГосНИОРХ с первых лет существования водоёмов. Сбор и обработка материала проведены по общепринятой гидробиологической методике (Методика изучения..., 1975).

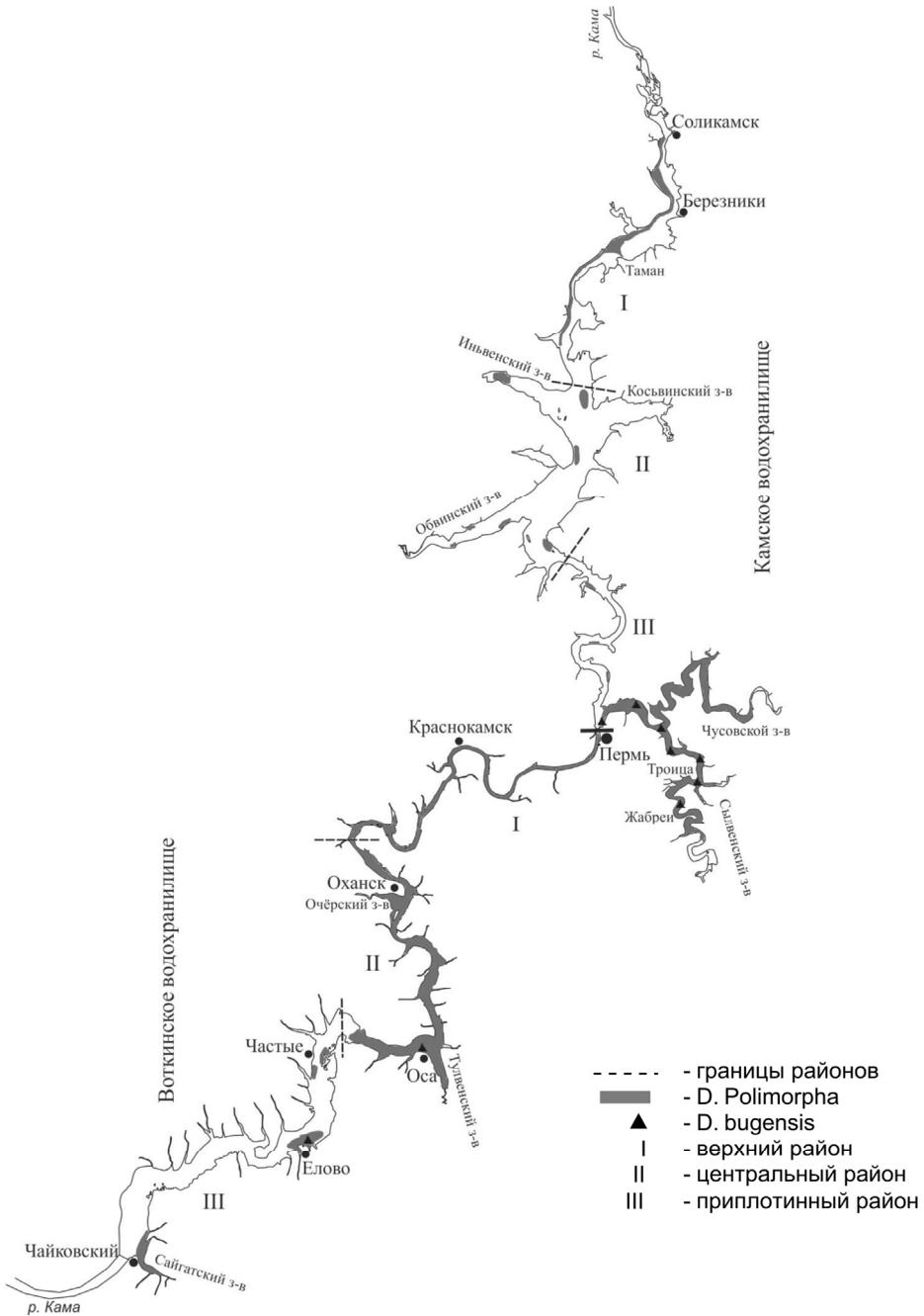
РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

До 50-х гг. XX в. ареал *Dreissena polymorpha* ограничивался нижним течением р. Кама до впадения р. Белая. С зарегулированием стока р. Кама дрейссена постепенно начала осваивать новые территории. Так, в Камском водохранилище моллюск впервые был обнаружен в 1959 г. в Сылвенском заливе, где в дальнейшем занял все свободные биотопы и стал самой массовой формой бентофауны, вытеснив других фильтраторов. В 1960 г. дрейссена отмечена в Чусовском заливе, попав туда из Сылвенского, а в более северном Обвинском заливе первые находки дрейссены были сделаны только в 1972 г. (Громов, 1965; Губанова, Серкина, 1980).

К концу 80-х гг. XX в. дрейссена значительно расширила свой ареал, распространившись практически по всему Камскому водохранилищу и «заняла» биотопы с умеренно-заиленными песчано-гравийными грунтами, а также участки с затопленным лесом (Алексеевнина, 1988).

В Воткинском водохранилище единичные экземпляры дрейссены впервые были обнаружены в 1964 г. С 1968 г. моллюск образовал плотные скопления на за-

ВЛИЯНИЕ РАСПРОСТРАНЕНИЯ МОЛЛЮСКОВ



Карта-схема Камского и Воткинского водохранилищ

топленной древесине и створках унионид в приплотинном районе и Очерском, Тулвенском и Сайгатском заливах (Громов и др., 1975). В последующие годы моллюск распространился в русловой зоне водохранилища и левобережном мелководье среднего района, где после зарегулирования стока р. Кама были затоплены леса (Алексеевнина, Гореликова, 1988).

В Камском водохранилище в период наших исследований *D. polymorpha* в Камском плёсе встречается на галечно-песчаных грунтах правобережного мелководья (глубины от 3.5 до 5.0 м) и русловой зоны верхнего района, но количество моллюсков невелико и их доля в общей биомассе не превышает 10% (табл. 1). Исключение составляет зона выклинивания подпора (район пос. Таман), где на глубинах от 3.5 до 8.0 м дрейссена образует массовые поселения, достигая в отдельные годы 10 тыс. экз./м² при биомассе 8000 г/м². Практически на всем протяжении центрального и приплотинного районов дрейссена отмечается единично.

Таблица 1

Зональное распределение осенней биомассы (г/м²) кормовых организмов в Камском водохранилище в 2000 – 2012 гг.

Районы	Года	Всего зообентоса	Кормовой бентос						Всего
			Олигохеты	Дрейссена	Прочие моллюски	Ракообразные	Хирономиды	Прочие	
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Мелководная зона (глубины до 3.0 м)									
Камский плёс									
Верхний	2001–2004	42.19	1.12	0.52	1.24	0.01	2.62	0.09	5.60
	2007–2012	145.31	0.97	0.63	1.49	0.01	1.36	0.43	4.89
Центральный	2001–2004	0.95	0.21	0.16	–	0.08	0.55	0.02	1.02
	2007–2012	6.86	0.22	0.04	0.07	–	0.32	0.01	0.66
Приплотинный	2001–2004	3.27	0.26	0.3	0.15	0.21	0.84	0.15	1.91
	2007–2012	3.31	0.18	0.02	0.44	0.01	0.54	0.02	1.21
Заливы водохранилища									
Иньвенский	2001–2004	1.30	0.29	0.03	0.09	–	0.83	–	1.24
	2007–2012	17.06	0.60	0.12	0.19	–	3.48	0.01	4.4
Косьвинский	2001–2004	0.98	0.20	–	0.03	–	0.44	0.02	0.69
	2007–2012	0.32	0.08	–	–	–	0.3	0.2	0.58
Обвинский	2001–2004	35.4	0.54	0.45	–	–	0.61	–	1.6
	2007–2012	2.31	0.38	0.21	0.33	0.01	1.37	–	2.3
Чусовской	2001–2004	25.42	0.33	1.40	0.23	0.02	1.23	0.19	3.4
	2007–2012	5.11	0.30	0.93	0.75	0.02	0.65	0.05	2.7
Сылвенский	2001–2004	259.71	1.21	67.63	1.00	0.73	3.07	0.12	73.76
	2007–2012	277.94	0.70	130.23	2.80	2.30	1.88	0.02	137.93
Глубоководная зона (глубины более 5.0 м)									
Камский плёс									
Верхний	2001–2004	44.29	2.29	0.47	0.4	–	2.01	0.01	5.18
	2007–2012	8.10	0.55	0.03	0.37	–	0.74	0.23	1.92
Центральный	2001–2004	15.84	1.42	0.21	–	–	2.91	0.01	4.55
	2007–2012	11.38	3.86	–	–	–	7.52	0.01	11.39
Приплотинный	2001–2004	5.65	2.18	–	0.02	–	1.87	–	4.07
	2007–2012	8.49	3.60	–	0.12	–	4.77	–	8.49

ВЛИЯНИЕ РАСПРОСТРАНЕНИЯ МОЛЛЮСКОВ

Окончание табл. 1

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Заливы водохранилища									
Иньвенский	2001–2004	4.05	0.26	–	–	–	3.76	–	4.02
	2007–2012	6.45	1.09	–	0.08	–	4.47	0.01	5.65
Косьвинский	2001–2004	4.89	1.10	–	2.21	–	1.51	–	4.82
	2007–2012	2.83	1.24	–	0.03	–	1.56	–	2.83
Обвинский	2001–2004	9.82	3.51	–	–	–	4.35	–	7.86
	2007–2012	2.83	0.99	1.62	–	–	0.2	–	2.81
Чусовской	2001–2004	9.62	1.47	0.08	–	–	2.38	–	3.93
	2007–2012	81.33	0.63	1.83	0.05	0.01	0.67	0.01	3.2
Сылвенский	2001–2004	84.19	1.66	1.43	–	0.01	4.78	0.01	7.89
	2007–2012	49.65	0.84	7.60	0.01	0.17	2.21	–	10.83

Примечание. К группе «прочие» относятся личинки подёнок, ручейников и двукрылых, за исключением личинок хирономид; прочерк – отсутствие животных.

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/м^2 , а в Обвинском – единично встречается на всем протяжении (см. табл. 1).

Единственный участок на всем Камском водохранилище, где дрейссена получила широкое распространение – это Сылвенский и Чусовской заливы (см. табл. 1). Так, в Чусовском заливе наибольшая встречаемость моллюска зафиксирована в средней его части на заиленных каменисто-галечных грунтах мелководной зоны, в 2010 – 2012 гг. плотность поселений *D. polymorpha* достигала 300 экз./м^2 при биомассе 400 г/м^2 . В Сылвенском заливе изначально сложились благоприятные условия обитания для дрейссены, поскольку вода залива имеет высокую природную минерализацию (225 – 1000 мг/л) (Китаев, 2004). И ранее, и в настоящее время в заливе отмечаются максимальные на всем водохранилище и плотность поселений дрейссены и ее биомасса, в 2010 – 2012 гг. в мелководной зоне достигающие 5 тыс. экз./м² и 260 г/м^2 соответственно (см. табл. 1).

Сообщества с доминированием дрейссенид характеризуются наибольшим количественным развитием кормового бентоса на всем водохранилище. Так, на заиленных галечно-песчаных грунтах мелководной зоны (глубины от 3.0 до 5.0 м) Сылвенского залива отмечаются максимальные значения биомассы кормовых организмов, на долю дрейссены приходится более 90% (см. табл. 1). Только в этих бентоценозах в 2012 г. впервые был зарегистрирован *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing, 1899), биомасса его на одном из участков нижней части залива достигала 36 г/м^2 при плотности поселений 7.5 тыс. экз./м².

На обилие ракообразных в бентоценозах с доминированием дрейссены указывают многие авторы (Дрейссена..., 1994; Щербина, 2009; Зинченко, Курина, 2012; Фролова, Баянов, 2012), развиваясь в массе, моллюск создает благоприятные условия обитания для других организмов макрозообентоса (Дрейссена..., 1994).

Большая часть мелководной зоны водоёма, где наиболее сильно сказывается сработка уровня воды, достигающая в зимний период 7.5 м (Матарзин, Мацкевич, 1970), характеризуется низкими показателями количественного развития гидробионтов. Особенно негативно колебания уровня режима сказываются на мелководьях Косьвинского залива и центрального и приплотинного районов Камского плёса, биомасса кормовых организмов здесь в настоящее время не превышает 1.3 г/м^2 (см. табл. 1).

На коричневых илах русловой зоны водохранилища, за исключением Сылвенского залива, где также отмечаются поселения дрейссенид, формируются пелофильные донные сообщества, биомасса кормового зообентоса в которых определяется степенью развития видов из рода *Chironomus* и представителей семейства Tubificidae (см. табл. 1).

В целом по шкале трофности, предложенной С. П. Китаевым (2007), Камский плёс в настоящее время относится к водоёмам α -мезотрофного типа (биомасса кормового бентоса находится в пределах от 2.6 до 4.0 г/м^2). Косьвинский залив является олиготрофным, Иньвенский, Обвинский и Чусовской заливы – мезотрофными, Сылвенский оценивается как эвтрофный.

В Воткинском водохранилище массовое развитие *D. polymorpha* отмечалось в 2007 – 2009 гг., когда моллюск был повсеместно распространён на заиленных песчано-галечных грунтах русловой зоны верхнего и центрального районов, его биомасса превышала 500 г/м^2 . В приплотинном районе количество дрейссены было невелико, за исключением участка русловой зоны, где она образовала совместные поселения с дрейссеной бугской (табл. 2).

Плотные поселения дрейссены в этот период создали условия для появления в водохранилище новых бентоценозов, характеризующихся более высоким видовым разнообразием и значительным количественным развитием кормового бентоса (см. табл. 2). Только к сообществам с доминированием дрейссены были приурочены скопления каспийских ракообразных *Corophium curvispinum* Sars, 1895 и *Dikerogammarus haemobaphes* (Eichwald, 1841), достигавшие на отдельных участках верхнего района 12 тыс. экз./ м^2 .

В прибрежной зоне, так же как и в Камском водохранилище, из-за сильного влияния сработки уровня воды, достигающей 4.0 м (Китаев, 2009), биомасса кормовых организмов не превышает 4.0 г/м^2 , основу ее слагают олигохеты, моллюски из сем. Pisidiidae и личинки хирономид.

На коричневых илах русловой зоны практически всего приплотинного района сформировались пелофильные донные сообщества, биомасса кормового зообентоса в которых, так же как и в Камском водохранилище, определяется степенью развития видов из рода *Chironomus* и сем. Tubificidae (см. табл. 2).

В 2010 – 2012 гг. в русловой зоне водоёма зарегистрировано значительное снижение как общей, так и кормовой биомассы макрозообентоса (в 6.6 и 3.4 раза соответственно), связанное практически с повсеместным исчезновением массовых поселений *Dreissena polymorpha* с ранее занимаемых ими биотопов в верхнем и центральном районах (см. табл. 2). Вместе с дрейссеной из состава бентоценозов почти полностью «выпали» каспийские ракообразные, а биомасса олигохет

ВЛИЯНИЕ РАСПРОСТРАНЕНИЯ МОЛЛЮСКОВ

уменьшилась в 1.5 – 2.8 раз. Доминирующее развитие в кормовом бентосе, как и в период 2000 – 2003 гг., вновь получили представители сем. Pisidiidae и олигохеты из сем. Tubificidae, на долю которых приходится более 45% биомассы (см. табл. 2).

Таблица 2

Зональное распределение летней биомассы (г/м²) кормовых организмов
в Воткинском водохранилище в 2000 – 2012 гг.

Районы	Года	Всего зообентоса	Кормовой бентос						Всего
			Олигохеты	Дрейссена	Прочие моллюки	Ракообразные	Хирономиды	Прочие	
Мелководная зона (глубины до 3.0 м)									
Верхний	2000–2003	92.99	0.33	0.06	0.86	0.02	0.53	0.80	2.60
	2007–2009	51.99	1.30	–	0.18	0.02	0.94	0.17	2.61
	2010–2012	44.12	0.68	0.01	0.55	0.19	1.33	0.02	2.78
Центральный	2000–2003	75.13	1.56	–	1.45	0.17	0.67	0.02	3.87
	2007–2009	59.48	1.81	0.06	0.62	0.66	0.71	0.03	3.89
	2010–2012	38.01	0.31	0.31	0.87	0.18	0.49	0.01	2.17
Приплотинный	2000–2003	9.88	0.10	0.41	0.06	0.06	1.05	0.01	1.69
	2007–2009	31.55	0.43	0.04	0.37	–	1.08	–	1.92
	2010–2012	67.19	0.56	0.47	0.60	0.08	0.68	–	2.39
Глубоководная зона (глубины более 5.0 м)									
Верхний	2000–2003	74.67	0.4	–	2.22	0.44	0.18	0.02	3.26
	2007–2009	392.74	0.66	5.04	0.58	12.43	0.16	0.67	19.54
	2010–2012	84.93	0.24	1.13	2.44	1.62	0.35	0.03	5.81
Центральный	2000–2003	109.90	0.36	–	0.34	0.17	0.19	–	1.06
	2007–2009	1023.11	1.96	13.96	0.55	4.32	0.37	0.15	21.31
	2010–2012	128.8	1.29	1.59	2.88	0.11	0.45	0.01	6.33
Приплотинный	2000–2003	20.32	2.02	–	0.01	–	2.04	0.01	4.08
	2007–2009	163.76	7.25	0.45	0.08	0.01	1.91	–	9.7
	2010–2012	7.26	1.17	0.19	0.06	0.09	0.76	–	2.27

Примечание. Условные обозначения см. табл. 1.

Исчезновение скоплений *D. polymorpha* в Воткинском водохранилище, на наш взгляд, может быть связано с ухудшением кислородных условий в водоёме 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 синезелёных водорослей, наблюдавшемуся практически весь летний период (устн. сообщение П. Г. Беляевой). В результате периодически возникали заморные явления, следствием которых была гибель чувствительного к уменьшению содержания кислорода ерша (по сведениям сотрудников Пермского отделения ГосНИОРХ), для которого критическое насыщение воды кислородом составляет 28% (Аmineва, Яржомбек, 1984). Гибель дрейссены в 2010 г. была зарегистрирована и в волжских водохранилищах и обуславливалась также ухудшением кислородного режима (Зинченко, Курина, 2012; Пряничникова, 2013).

Отсутствие скоплений дрейссены привело к изменению трофического статуса водоёма. И если в 2007 – 2009 гг. Воткинское водохранилище по величине биомассы кормовых организмов относилось к водоёмам β -мезотрофного типа, то в настоящее время оно является α -мезотрофным.

Исключение составляет только участок глубоководной зоны, расположенный в районе пос. Елово, на серых илах которого с 2009 г. регистрируются совместные поселения *Dreissena bugensis* (Andrusov, 1897) и *D. polymorpha*.

Dreissena bugensis впервые была найдена в 2009 г. в Камском водохранилище в Сылвенском заливе в районе пос. Троица. Моллюск заселил все типы грунтов на глубинах более 5 м, численность и биомасса его в среднем были равны 1.79 тыс. экз./м² и 850 г/м² соответственно (Истомина и др., 2012). В 2010 г. *D. bugensis* в небольшом количестве (60 экз./м² и 18 г/м²) отмечена выше по течению в районе пос. Жабрей на заиленных галечных грунтах также на глубине 5 м. К 2012 г. моллюск распространился по всему заливу, а также был зарегистрирован в Сылвенско-Чусовском участке и в приплотинном районе ниже впадения Чусовского залива, численность его составляла от 20 до 54 экз./м² (см. рисунок).

В Воткинском водохранилище бугская дрейссена также была впервые отмечена в 2009 г. в приплотинном районе (пос. Елово) (Истомина и др., 2012). Моллюск заселил серые илы русловой зоны на глубинах 8 – 10 м, плотность поселений его в 2009 – 2012 гг. в среднем составляла 485 экз./м² и 617 г/м². С 2011 г. *D. bugensis* регистрируется в русловой зоне среднего района (г. Оса), но численность ее не превышает 100 экз./м².

Появление бугской дрейссены привело к значительному увеличению численности и биомассы зообентоса на отдельных русловых участках Сылвенского залива и Воткинского водохранилища (табл. 3). Ранее биомассы кормового макробентоса на них не превышали 11.6 г/м², основными компонентами являлись тубифициды и виды р. *Chironomus*, ювенильные особи *Dreissena polymorpha* встречались единично. В период 2009 – 2012 гг. биомасса животных, используемых в пищу рыбами, составляла более 20 г/м² в Сылвенском заливе и 100.4 г/м² в Воткинском водохранилище, более 85% обеспечивают своим развитием младшевозрастные особи обоих видов дрейссен (см. табл. 3). Кроме того на этих участках стали отмечаться и ракообразные *Corophium curvispinum* и *Dikerogammarus haemobaphes*, чего ранее не наблюдалось.

Таблица 3

Многолетняя динамика биомассы (г/м²) русловых участков среднекамских водохранилищ

Исследованные участки	Камское водохранилище, Сылвенский залив				Воткинское водохранилище	
	район пос. Троица		район пос. Жабрей		район пос. Елово	
	2001–2004	2010–2012	2001–2004	2010–2012	2000–2008	2010–2012
Общая биомасса	11.58	40.31	6.73	94.09	3.19	1229.2
Кормовая биомасса	11.58	20.59	4.69	23	3.19	100.38
в том числе <i>Dreissena bugensis</i>	–	13.13	–	4.5	–	51.33
в том числе <i>D. polymorpha</i>	–	4.29	0.02	16	–	46.98

ВЫВОДЫ

Dreissena polymorpha в небольших количествах регистрируется на всех исследованных участках среднекамских водохранилищ, но массовое ее развитие в Камском водохранилище постоянно отмечается в Сылвенском заливе, а в русловой зоне Воткинского водохранилища наблюдалось в 2007 – 2009 гг.

Dreissena bugensis в обоих водоёмах была впервые зарегистрирована в 2009 г., в Камском водохранилище на всех типах грунтов средней части Сылвенского залива, в Воткинском – на серых илах одного из участков приплотинного района. К настоящему времени моллюск распространился по всему Сылвенскому заливу и единично отмечается в приплотинном районе Камского водохранилища. В Воткинском водохранилище *D. bugensis* продвинулась вверх по течению и зарегистрирована в русловой зоне среднего района.

В условиях общей олиготрофии водоёмов, определяемой бедностью мелководных зон, расселение моллюсков сем. Dreissenidae дало возможность появиться бентоценозам, в составе которых большое значение имеют каспийские ракообразные. Участки среднекамских водохранилищ с плотными скоплениями младшевозрастных особей *D. polymorpha* и *Dreissena bugensis* можно отнести к мезо- и эвтрофным.

Исчезновение сообществ с доминированием *D. polymorpha* в Воткинском водохранилище в 2010 г. привело к тому, что на всем протяжении водоема сформировались бентоценозы, характеризующиеся низкими величинами биомассы, ведущую роль в которых играют олигохеты и личинки хирономид.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алексеевнина М. С. Структура донных зооценозов Камского водохранилища // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. 1988. Вып. 281. С. 87 – 91.
- Алексеевнина М. С., Гореликова Н. М. Зообентос // Биология Воткинского водохранилища. Иркутск : Изд-во Иркут. гос. ун-та, 1988. С. 65 – 92.
- Алексеевнина М. С., Казан А. М. Состояние бентофауны Воткинского водохранилища в 2000-2003 гг. (после 40 лет с начала его заполнения) // Вестн. Перм. ун-та. Биология. 2004. Вып. 2. С. 78 – 82.
- Аmineва В. А., Яржомбек А. А. Физиология рыб. М. : Легкая и пищ. пром-сть, 1984. 200 с.
- Грандильевская-Дексбах Н. М. Основные черты донной фауны и питания рыб Камского водохранилища (1955 – 1959 гг.) // Тр. Уральск. отд-ния ГосНИОРХ. Свердловск, 1961. Вып. 5. С. 131 – 175.
- Громов В. В. Распространение *Dreissena polymorpha* Pall. в Сылвенском заливе Камского водохранилища в 1963 г. // Зоол. журн. 1965. Т. 44, вып. 7. С. 1084 – 1086.
- Громов В. В., Губанова И. Ф., Родионова Л. А. Формирование донной фауны Камского водохранилища (1954 – 1965 гг.) // Материалы итоговой науч. конф. зоологов Волжско-Камского края. Казань : Чистопольская городская типография, 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 : Изд-во Перм. гос. ун-та, 1975. С. 132 – 136.
- Губанова И. Ф., Серкина Р. А. Расселение моллюска дрейссены в Камском водохранилище // Биологические ресурсы водоемов Западного Урала. Пермь : Изд-во Перм. гос. ун-та, 1980. С. 61 – 65.

Дрейссена *Dreissena polymorpha* (Pall.) (Bivalvia, Dreissenidae). Систематика, экология, практическое значение. М. : Наука, 1994. 239 с.

Зинченко Т. Д., Курина Е. М. Макрозообентос Саратовского и Куйбышевского водохранилищ: динамика расселения чужеродных видов // Бассейн Волги в XXI веке : структура и функционирование экосистем водохранилищ : материалы докл. Всерос. конф. Ижевск : Издатель Пермьяков С. А., 2012. С. 93 – 96.

Истомина А. М. Структура и функционирование донных биоценозов Камского водохранилища : автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб., 2007. 23 с.

Истомина А. М., Поздеев И. В., Щербина Г. X. Первая находка *Dreissena bugensis* (Andrusov, 1897) (Bivalvia : Dreissenidae) в среднекамских водохранилищах // Биол. внутренних вод. 2012. № 1. С. 107 – 108.

Китаев А. Б. Химический состав вод водохранилища, его внутригодовое изменение // Актуальные вопросы гидрологии и гидрохимии Камского водохранилища. Пермь : Изд-во Перм. гос. ун-та, 2004. С. 180 – 185.

Китаев А. Б. Водный баланс Камского и Воткинского водохранилищ (многолетний аспект) // Современные проблемы водохранилищ и их водосборов : тр. Междунар. науч.-практ. конф. Пермь : Изд-во Перм. гос. ун-та, 2009. Т. I. С. 54 – 57.

Китаев С. П. Основы лимнологии для гидробиологов и ихтиологов. Петрозаводск : Изд-во Карельского науч. центра 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 : Изд-во Перм. гос. ун-та, 1970. С. 27 – 45.

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

Мордухай-Болтовской Ф. Д. Схема процесса формирования бентоса в водохранилищах средней полосы СССР // Вопросы экологии. 1962. Т. 5. С. 143 – 144.

Пряничникова Е. Г. Многолетний анализ структуры поселений двух видов дрейссенид (Mollusca, Dreissenidae) в Рыбинском водохранилище // Дрейссениды : эволюция, систематика, экология : лекции и материалы докл. II Междунар. shk.-конф. Ярославль : Канцлер, 2013. С. 91 – 94.

Фролова Е. А., Баянов Н. Г. Оценка количественного развития кормовых организмов макрозообентоса в Чебоксарском водохранилище // Бассейн Волги в XXI веке : структура и функционирование экосистем водохранилищ : материалы докл. Всерос. конф. Ижевск : Издатель Пермьяков С. А., 2012. С. 319 – 322.

Щербина Г. X. Изменение видового состава и структурно-функциональных характеристик макрозообентоса водных экосистем Северо-Запада России под влиянием природных и антропогенных факторов : автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб., 2009. 49 с.

**АНТИОКСИДАНТНЫЙ СТАТУС ПРЭСНОВОДНЫХ
ДВУСТВОРЧАТЫХ МОЛЛЮСКОВ *DREISSENA POLYMORPHA*
И *D. BUGENSIS* (DREISSENIDAE, BIVALVIA)
ИЗ ВОЛЖСКОГО ПЛЁСА РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА**

Я. С. Климова, Г. М. Чуйко

*Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН
Россия, 1525742, Ярославская обл., Некоузский р-н, пос. Борок
E-mail: yna.klim@mail.ru*

Поступила в редакцию 18.05.14 г.

Антиоксидантный статус пресноводных двустворчатых моллюсков *Dreissena polymorpha* и *D. bugensis* (Dreissenidae, Bivalvia) из Волжского плёса Рыбинского водохранилища. – Климова Я. С., Чуйко Г. М. – Изучены особенности антиоксидантной защиты (АОЗ) в мягких тканях двустворчатых моллюсков *Dreissena polymorpha* и *D. bugensis* из Волжского плёса Рыбинского водохранилища. Определена активность ферментов: каталазы (КАТ), супероксиддисмутазы (СОД), глутатион-S-трансферазы (GST), глутатионредуктазы (ГЛР) и содержание низкомолекулярного антиоксиданта – восстановленного глутатиона (ГЛТ), а также содержание продуктов перекисного окисления липидов (ПОЛ) – малонового диальдегида (МДА), и продуктов окислительных модификаций белка (ОМБ) – карбонильных групп (КГ) в тканях. Проведен сравнительный анализ компонентов АОЗ и содержания продуктов ПОЛ и ОМБ моллюсков в зависимости от пола, размера и сезона. Выявлены видовые особенности исследованных показателей. Установлено, что *D. polymorpha* отличается от *D. bugensis* более низкой активностью антиоксидантных ферментов и более низким содержанием МДА и КГ, но при этом у *D. polymorpha* выше содержание восстановленного ГЛТ. При рассмотрении особенностей АОЗ в зависимости от сезона установлено, что в тканях самцов и самок *D. polymorpha* и *D. bugensis* в мае по сравнению с ноябрем такие показатели как КАТ, СОД и восстановленный ГЛТ возрастают. Другие показатели изменяются разнонаправленно: возрастают или снижаются либо у самок, либо у самцов.

Ключевые слова: антиоксидантные ферменты, перекисное окисление липидов, окислительные модификации белков, пресноводные двустворчатые моллюски.

Antioxidant status of freshwater bivalves *Dreissena polymorpha* and *D. bugensis* (Dreissenidae, Bivalvia) from the Volga reach of the Rybinsk reservoir. – Klimova Y. S. and Chuiko G. M. – Peculiarities of the antioxidant defense system (ADS) in the soft tissues of the freshwater bivalves *Dreissena polymorpha* and *D. bugensis* from the Volga Reach of the Rybinsk reservoir were studied. The activities of several antioxidant enzymes such as catalase (CAT), superoxide dismutase (SOD), glutathione S-transferase (GST), glutathione reductase (GR), and the content of a low-molecular-weight antioxidant such as reduced glutathione (GSH), as well as the content of the products of lipid peroxidation (LPO) – malondialdehyde (MDA), and those of oxidative modification of proteins (OMP) – carbonyl groups (CG), were evaluated. Comparative analysis of ADS components and LPO and OMP products in mollusks depending on species, sex, size, and season was conducted. Specific peculiarities of the examined indicators have been revealed. It is found that *D. polymorpha* differs from *D. bugensis* by lower levels of antioxidant enzyme activities and MDA and CG contents, but at the same time it has a higher level of reduced GSH. Analysis of seasonal features of ADS has revealed that, regardless of gender, the values of such indicators as CAT, SOD, and reduced GSH in both bivalve species increase from November till May. Other parameters change in different directions: they either increase or decrease both in females and males.

Key words: antioxidant enzymes, lipid peroxidation, oxidative modification of proteins, freshwater bivalves.

ВВЕДЕНИЕ

Среди пресноводных двустворчатых моллюсков дрейссениды – одни из наиболее распространенных. В Рыбинском водохранилище (58°26' с.ш., 38°23' в.д.) встречаются два вида дрейссенид: *Dreissena polymorpha* (Pallas) и *D. bugensis* (Andrusov). Оба вида играют важную средобразующую роль, создавая условия для обитания других бентосных организмов. Они являются биофильтраторами и в виде агглютинатов могут осадить до 9 тыс. т взвешенных органических веществ (Курбатова, 1998).

В Рыбинском водохранилище *D. polymorpha* обитала, начиная с 1947 г. (Овчинников, 1954), а *D. bugensis* вселилась сравнительно недавно – в 1997 г. (Orlova et al., 2000). В местах общего обитания оба вида образуют совместные биоценозы, но при этом они отличаются по чувствительности к действию ряда экологических факторов: кислороду (Шкорбатов и др., 1994), температуре (Mills et al., 1993), минерализации воды (Мартемьянов, 2013) и др. В последние годы (2010 – 2013 гг.) в водохранилище зафиксировано снижение численности дрейссенид (Пряничникова, 2013), причины которого остаются не выясненными. В связи с этим большой интерес представляет сравнительное изучение адаптивных возможностей двух видов дрейссенид к изменению экологических факторов на физиолого-биохимическом уровне.

Одной из биохимических систем моллюсков, обеспечивающих физиологические основы их адаптации к воздействию факторов внешней среды, является система антиоксидантной защиты (АОЗ) (Livingstone, 2001). Основная функция АОЗ – нейтрализация активных форм кислорода (АФК), образующихся при протекании окислительно-восстановительных реакций в процессе метаболизма у всех аэробных организмов. Образование АФК может усиливаться при воздействии широкого ряда различных внутренних и внешних факторов. АФК химически очень активны и способны инициировать быстрые цепные реакции окисления органических молекул, приводящие к повреждению белков, липидов, нуклеиновых кислот и углеводов. В результате этого нарушается функционирование как самих молекул, так и субмолекулярных клеточных структур, что приводит к нарушению метаболизма и физиологических функций организма (Владимиров, Арчаков, 1972; Зенков и др., 2001; Костюк, Потапович, 2004).

В норме содержание АФК регулируется на минимальном уровне за счет функционирования системы АОЗ. При действии на организм различных факторов внешней среды эффективность работы системы АОЗ может снижаться, а интенсивность образования АФК в клетках возрастать. Это выражается в усилении образования продуктов перекисного окисления липидов (ПОЛ) (диеновые конъюгаты, малоновый диальдегид) и белков (ПОБ) (альдегиды, кетоны, карбонильные группы) и окислительному повреждению ДНК. Состояние клетки, характеризующееся комплексом этих симптомов, получило название окислительного стресса. Индикаторами образования АФК и развития состояния окислительного стресса в клетке служит накопление продуктов ПОЛ и ПОБ, в частности, малонового диальдегида (МДА) и карбонильных групп (КГ), а также активизация процессов их нейтрализации с помощью системы АОЗ. Сильный окислительный стресс может при-

АНТИОКСИДАНТНЫЙ СТАТУС ПРЭСНОВОДНЫХ МОЛЛЮСКОВ

вести к повреждению цитоскелета, ДНК и гибели клетки (Костюк, Потапович, 2004).

Система АОЗ является сложной, многокомпонентной и включает в себя как специализированные ферменты, так и низкомолекулярные вещества различной природы: восстановленный глутатион (ГЛТ), каротиноиды, флавоноиды, различные витамины и др. (Костюк, Потапович, 2004). Ключевым ферментом АОЗ системы является супероксиддисмутаза (СОД), катализирующая реакцию обезвреживания супероксид анион-радикал. Образующийся в процессе реакции пероксид водорода может утилизироваться с помощью двух ферментов: каталазы (КАТ) и глутатионпероксидазы. Глутатионтрансфера (GST) катализируют реакции восстановления органических гидропероксидов и трансформации ксенобиотиков, используя в качестве донора водорода ГЛТ. При этом ГЛТ переходит в окисленную форму. Восстанавливает его фермент глутатионредуктаза (ГР). Сам по себе восстановленный ГЛТ также обладает антиоксидантной активностью, нейтрализует АФК (Меньшиков и др., 2006).

Цель исследования – изучить вариабельность показателей АОЗ и процессов перекисной модификации липидов и белков у пресноводных двустворчатых моллюсков *D. polymorpha* и *D. bugensis* в норме в зависимости от вида, пола, размера и сезона.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Вылов моллюсков производился с помощью драги в ноябре 2012 г. и в мае 2013 г. в Волжском плёсе Рыбинского водохранилища на трех станциях глубиной 4 – 6 м, две из которых располагались на склоне затопленного русла Волги (ст. 1 – 58°4'9" с.ш., 38°17'17" в.д., ст. 2 – 58°3'12" с.ш., 38°18'16" в.д.), а третья – в устьевом створе р. Сутка (ст. 3 – 58°2'4" с.ш., 38°17'43" в.д.). Сразу же после отлова животных целиком замораживали в жидком азоте при -195°С для прекращения метаболизма и фиксации природного состояния системы АОЗ, 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 методом световой микроскопии (×400), готовя из гонад давленные препараты (Властов, Качанова, 1959). Выделяли две размерные группы: длина раковины 15–25 мм (гр. 1) и 25.1 – 37 мм (гр. 2), что соответствует возрасту животных 3 – 4 и 5 – 7 лет (Львова и др., 1994). В ноябре были изучены *D. polymorpha* обеих размерных групп и *D. bugensis* из гр. 2, в мае – *D. polymorpha* из гр. 1 и *D. bugensis* из гр. 2.

Мягкие ткани гомогенизировались при помощи диспергатора ИКА T10 basic. Показатели АОЗ определяли на спектрофотометре 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 22000 g и $t = 0^{\circ}\text{C}$ в течение 40 мин. Активность СОД измеряли по степени ингибирования восстановления нитросинего тетразолия в присутствии НАДН и феназинметасульфата (Чевари и др., 1985), КАТ по реакции пероксида

водорода с молибдатом аммония (Королук и др., 1988), GST по реакции с 1-хлор-2,4-динитробензолом (Habig et al., 1974), ГР по ее способности восстанавливать окисленную форму ГЛТ в присутствии НАДФН (Regoli et al., 1995), содержание восстановленного ГЛТ по реакции тиогруппы цистеина с реактивом Элмана (Mogon et al., 1979), содержание МДА – по цветной реакции с 2-тиобарбитуровой кислотой (Владимиров, Арчаков, 1972), КГ – по реакции взаимодействия окисленных аминокислотных остатков белков с 2,4 – динитрофенилгидразином (Дубинина, 1995), общий белок – по методу Брэдфорд (Bradford, 1976). Активность ферментов, за исключением СОД, выражена в нмоль/мкг белка/мин, а содержание ГЛТ, МДА и КГ – в пкмоль/мкг белка. Активность СОД рассчитана по разнице экстинкций опытной и контрольной проб ($E_{\text{контр}} - E_{\text{опыт}} = \Delta E$) и представлена в условных единицах $\Delta E / \text{мкг белка/мин}$. Все показатели определялись в одной пробе, масса которой составляла 2 г мягких тканей. В зависимости от размера животных в одну пробу входило от 6 до 20 экз. На каждый исследуемый вариант использовали по 6 проб. Все измерения проводились в двух повторностях. Результаты представлены в виде средних и их стандартных ошибок ($\bar{x} \pm SE$). Достоверность различий оценивали по *t*-критерию Стьюдента и *U*-критерию Манна – Уитни при $P = 0.05$.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Установлено, что в ноябре у *D. polymorpha* по сравнению с *D. bugensis* меньше активность ферментов АОЗ: КАТ – в 2 раза, СОД и GST – в 7 – 9 раз и ГР – в 1.3 раза (только у самцов), но в 2 раза выше содержание низкомолекулярного компонента ГЛТ (только у самок) (таблица). Вместе с этим у полиморфной дрейссены отмечается и более низкое содержание продуктов окислительной модификации липидов (МДА) и белка (КГ).

При сравнении показателей АОЗ в разные сезоны года установлено, что весной у обоих видов моллюсков достоверно больше активность КАТ (у самцов и самок *D. polymorpha* – в 3 и 3.5 раза соответственно; у самок *D. bugensis* – в 2.1 раз), СОД (у самцов и самок *D. polymorpha* – в 11.2 и 2.5 раза соответственно; у самок *D. bugensis* – в 1.8 раз), а также содержание ГЛТ (у самцов *D. polymorpha* – в 7 раз, у самок – в 11 раз; у самцов *D. bugensis* – в 18 раз, у самок – в 25 раз). При этом только у *D. polymorpha* повышается активность GST (в 1.8 раза), а также содержание МДА (в 1.4 и 1.9 раз у самцов и самок соответственно) и КГ (в 2 раз у самцов). У *D. bugensis* максимальный уровень содержания МДА и КГ зафиксирован осенью.

При анализе полового диморфизма показателей АОЗ выявлено, что в мае у самок по сравнению с самцами обоих видов выше содержание ГЛТ (у *D. polymorpha* – в 1.4 раза, у *D. bugensis* – в 1.3). Кроме того, у самок *D. bugensis* зафиксированы более высокие значения активности КАТ и содержания МДА. В ноябре этих различий по полу не наблюдалось. В то же время у самок *D. bugensis* активность СОД была выше в 1.4 раза, чем у самцов.

При рассмотрении параметров АОЗ *D. polymorpha* в зависимости от размеров моллюсков различий не обнаружено. Только у самок размерной гр. 1 активность GST в 1.7 раз выше, ГР – в 2.4 раза ниже, чем у самок размерной гр. 2.

АНТИОКСИДАНТНЫЙ СТАТУС ПРЭСНОВОДНЫХ МОЛЛЮСКОВ

Видовые, половые, размерные и сезонные особенности системы антиоксидантной защиты *D. polymorpha* и *D. bugensis* из Волжского плёса Рыбинского водохранилища

Показатель	Пол	<i>D. polymorpha</i>		<i>D. bugensis</i>		
		Размеры раковины, мм				
		15 – 25	25.1 – 37	15 – 25	25.1 – 37	
		Ноябрь		Май		
СОД	♂	1.21±0.26	1.06±0.08	13.65±0.70†	9.36±0.63*	17.01±3.67†
	♀	2.61±0.52	1.62±0.45	17.15±1.73†	13.35±0.62*^	24.24±2.05†
КАТ	♂	24.11±3.33	28.5±3.35	76.92±5.59†	53.78±1.29*	61.52±3.01†
	♀	24.45±2.76	30.82±4.18	91.35±9.94†	52.87±2.68*	115.8±1.06^†
GST	♂	1.39±0.25	0.86±0.28	2.81±0.20†	8.47±1.21*	3.75±0.27†
	♀	1.99±0.33	1.11±0.18#	3.64±0.61†	7.98±0.60*	5.39±0.83†
GP	♂	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†	0.53±0.16	9.90±1.49†
	♀	1.31±0.24	1.85±0.31	14.77±0.64^†	0.53±0.02*	13.49±1.40^†
МДА	♂	1.71±0.46	1.76±0.53	2.43±0.41	5.77±0.55*	2.0±0.27†
	♀	1.71±0.39	2.00±0.50	3.25±0.39†	4.72±0.26*	2.87±0.21^†
КГ	♂	5.26±0.40	5.29±0.66	10.64±1.29†	19.02±3.00*	6.66±1.05†
	♀	5.06±0.39	5.75±0.90	6.91±1.27^	12.38±1.31*	6.42±0.22†

Примечание. Различия между видами (*) полами (^), размерами (#) и сезонами (†) достоверны при $p = 0.05$; активность СОД выражена в $\Delta E/\text{мкг белка} \cdot \text{мин}$, а остальные ферментов – в $\text{нмоль}/\text{мкг белка}/\text{мин}$; содержание ГЛТ, МДА и КГ – в $\text{пкмоль}/\text{мкг белка}$.

ОБСУЖДЕНИЕ

Сравнительного исследования показателей АОЗ в мягких тканях у двух видов дрейссенид ранее не проводилось. Имеющиеся в литературе данные по некоторым из показателей АОЗ касаются в основном *D. polymorpha* и демонстрируют практически тот же порядок величин, что и в нашем исследовании. Так, активность КАТ и GST, по данным разных авторов, составляет соответственно 9 – 30 и 0.02 (Burmester et al., 2012), 120 – 145 и 0.55 – 0.74 $\text{нмоль}/\text{мкг белка}/\text{мин}$ (Parolini et al., 2011). В другой работе активность КАТ у этого вида равнялась 30 – 80 $\text{нмоль}/\text{мкг белка}/\text{мин}$ (Falfushinska et al., 2010). Небольшие расхождения связаны, скорее всего, с различиями в процедурах подготовки гомогенатов тканей для биохимического анализа, разными условиями содержания моллюсков до анализа и сезона их вылова. Наши данные наиболее близко отражают природный уровень исследованных показателей, так как сразу после вылова моллюски были заморожены в жидком азоте. В остальных исследованиях в жидком азоте хранили ткани моллюсков, доставленных в лабораторию через несколько часов после их отлова или после адаптации в лабораторных условиях в течение нескольких дней.

Полученные результаты показали, что исследованные виды дрейссенид существенно различаются по организации комплекса АОЗ. У *D. bugensis* по сравнению с *D. polymorpha* при равных размерах и в одном и том же месяце (ноябрь) активность антиоксидантных ферментов выше (до 10 раз), а содержание восстановленного ГЛТ – ниже (до 4 раз) или такое же. При этом процессы ПОЛ и ПОБ проходят у нее интенсивнее, о чем свидетельствует более высокие уровни МДА (до 2.5 раз) и КГ (до 4 раз). Межвидовые различия в активности ферментов АОЗ более

высокие, чем в содержании продуктов перекисной модификации липидов и белков, что свидетельствуют о большей эффективности системы АОЗ у *D. bugensis*. Ранее разница в активности СОД, КАТ и ГР (в 3.5–15 раз) была обнаружена среди трех видов морских двустворчатых моллюсков (Истомина и др., 2011). Выявленные нами видовые особенности, вероятнее всего, носят адаптивный характер и связаны с более высокой интенсивностью окислительно-восстановительного метаболизма у *D. bugensis*. Это подтверждается тем, что у *D. bugensis* в нормальных условиях потребление кислорода в 1.2 раза выше, чем у *D. polymorpha* (Шкорбатов и др., 1994).

Наличие эффективных систем АОЗ у двустворчатых моллюсков связывают с их устойчивостью к действию многих природных факторов (Руднева-Титова, 1997; Livingstone, 2001). Все это позволяет говорить о более высоком адаптивном потенциале *D. bugensis*, что подтверждается данными многих авторов о вытеснении ею *D. polymorpha* в местах их совместного обитания (Пряничникова, 2013).

Размерно-возрастной анализ исследованных параметров АОЗ *D. polymorpha* не выявил заметных различий по этому признаку, по крайней мере, в ноябре. Некоторое снижение активности ГСТ и возрастание активности ГР у самок с увеличением их размера может быть связано с физиологическими особенностями полового созревания и стадии зрелости гонад.

Разделение дрейссенид по полу также не показало каких-либо закономерных различий между значениями по большинству исследуемых показателей. Лишь в ноябре у самок и самцов *D. polymorpha* в обеих размерных группах отличались активности ГР, а у *D. bugensis* – активность СОД. Кроме того, содержание ГЛТ у самок обоих видов и активность КАТ у *D. bugensis* в мае были выше, чем у самцов. Половая вариабельность этих показателей может быть обусловлена особенностями репродуктивного цикла двустворчатых моллюсков (Гостюхина, 2008; Sole et al., 1995).

В доступной литературе данных о половой и размерно-возрастной зависимости параметров АОЗ двустворчатых моллюсков не найдено. Окончательный вывод о существовании у дрейссенид таких связей можно будет сделать только после изучения данных биохимических показателей обеих размерных групп моллюсков в течение полного годового цикла.

Сравнительный анализ одноразмерных особей моллюсков одного пола в ноябре и мае выявил сезонную вариабельность по большинству исследованных показателей. При этом направленность сезонных изменений активности СОД и КАТ и содержания ГЛТ у обоих видов одинаковая: в мае выше, чем в ноябре, что свидетельствует об активизации основных компонентов АОЗ и косвенно указывает на усиление процессов образования АФК весной по сравнению с осенью. Вместе с тем сезонные тренды активности ферментов глутатионового комплекса – ГСТ и ГР, а также содержания МДА и КГ у них разнонаправленные: у *D. polymorpha* значения показателей повышались, а у *D. bugensis* – снижались или оставались на одном уровне. Все вместе это предполагает, что у *D. bugensis* система АОЗ работает эффективнее весной, а у *D. polymorpha* – осенью.

Ранее было показано, что у *D. polymorpha* из р. Серет – притока р. Днестр, в период с июля по ноябрь также наблюдалась сезонная вариабельность некоторых

АНТИОКСИДАНТНЫЙ СТАТУС ПРЕСНОВОДНЫХ МОЛЛЮСКОВ

показателей АОЗ, измеренных в целом теле (Falfushinska et al., 2010). Но сезонная динамика отличалась от той, которая была продемонстрирована в нашем исследовании. Так, активности СОД и КАТ были самыми низкими в августе, а в остальные месяцы в 2 – 3 раза выше. В то же время содержание ГЛТ минимально в июле и максимально в сентябре при различиях в 4 раза. Содержание МДА на протяжении всего периода исследования оставалось приблизительно на одном уровне.

Вместе с тем выявленный нами у дрейссенид характер сезонных изменений имеет сходство с обнаруженной ранее сезонной динамикой этих же ферментов в пищеварительной железе морских двусторчатых моллюсков мидий (*Mytilus edulis* L.) из пролива Ла-Манш у юго-восточного побережья Великобритании (Viarengo et al., 1991) и *Perna perna* у бразильского побережья (Filho et al., 2001). Однако сезонный тренд содержания ГЛТ у второго вида имел обратную направленность по сравнению с дрейссенидами: снижался от декабря к маю. Как известно, сезонные изменения многих параметров живых организмов связаны с их репродуктивным циклом. При этом в период размножения многие физиолого-биохимические параметры организма достигают минимальных или максимальных величин. Перест дрейссенид в водохранилищах Верхней Волги, включая Рыбинское, происходит в июне–августе (Скальская, 2000). Микроскопическим методом нами установлено, что в соответствии с принятой классификацией (Львова, Макарова, 1990) в мае у отобранных моллюсков *D. polymorpha* преобладает II, а у *D. bugensis* – II – III стадия зрелости гонад. 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. Этим, вероятно, объясняется повышенная активность ферментов АОЗ дрейссенид в мае по сравнению с ноябрем. Тем не менее, для объяснения всех выявленных сезонных различий и установления точной сезонной динамики АОЗ у дрейссенид в Рыбинском водохранилище требуются дальнейшие, более детальные исследования в течение полного годового цикла.

ВЫВОДЫ

1. Установлено, что исследованные виды дрейссенид существенно различаются по организации комплекса АОЗ: у *D. bugensis* выше активность антиоксидантных ферментов, а содержание восстановленного ГЛТ несколько ниже или такое же, как у *D. polymorpha*.

2. Половые и размерно-возрастные различия у обоих видов моллюсков в ноябре и мае либо отсутствуют, либо не носят закономерного характера.

3. Выявлена сезонная вариабельность исследованных показателей дрейссенид, позволяющая предположить, что у *D. bugensis* система АОЗ работает эффективнее весной, а у *D. polymorpha* – осенью.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 12-05-00572).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Владимиров Ю. А., Арчаков А. И. Перекисное окисление липидов в биологических мембранах. М. : Наука, 1972. 175 с.

- Властов Б. В., Качанова А. А. Диагноз пола у живых дрейссен и некоторые данные по половому циклу у этого моллюска // Зоол. журн. 1959. Т. 38, № 7. С. 991 – 1005.
- Гостюхина О. Л. Особенности антиоксидантного статуса тканей двустворчатого моллюска *Mytilus galloprovincialis* Lam. в условиях окислительного стресса : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Симферополь, 2008. 25 с.
- Дубинина Е. Е. Окислительная модификация белков сыворотки крови человека. Методы ее определения // Вопросы медицинской химии. 1995. № 4 (1). С. 24 – 26.
- Зенков Н. К., Ланкин В. З., Меньщикова Е. Б. Окислительный стресс: Биохимические и патофизиологические аспекты. М. : Наука, 2001. 343 с.
- Истомина А. А., Довженко Н. В., Бельчева Н. Н., Челомин В. П. Активность антиоксидантных ферментов у разных видов моллюсков у разных видов моллюсков в условиях гипоксии/аноксии // Изв. Самар. науч. центра РАН. 2011. Т. 13, № 1(5). С. 1106 – 1108.
- Корольюк М. А., Иванова Л. И., Майорова И. Г., Токарев В. Е. Метод определения активности каталазы // Лабораторное дело. 1988. № 1. С. 16 – 18.
- Костюк В. А., Потапович А. И. Биорадикалы и биоантиоксиданты. Минск : Изд-во Беларус. гос. ун-та, 2004. 179 с.
- Курбатова С. А. Роль моллюска *Dreissena polymorpha* (Pall.) в водоеме и его влияние на зоопланктонное сообщество // Биология внутр. вод. 1998. № 1. С. 39 – 46.
- Львова А. А., Макарова Г. Е. Исследование репродуктивного цикла // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1990. Т. 219. Методы изучения двустворчатых моллюсков. С. 101 – 120.
- Львова А. А., Макарова Г. Е., Алимов А. Ф., Каратаев А. Ю., Мирошниченко М. П., Закутский В. П., Некрасова М. Н. Рост и продукция // Дрейссена *Dreissena polymorpha* (Pallas) (Bivalvia, Dreissenidae). Систематика, экология, практическое значение. М. : Наука, 1994. С. 149 – 155.
- Мартемьянов В. И. Пороговые концентрации катионов во внешней среде определяющие границы распространения *Dreissena polymorpha* и *D. bugensis* в пресных водоемах // Дрейссениды : эволюция, систематика, экология : лекции и материалы докл. II Междунар. шк.-конф. / под ред. А. В. Крылова, Е. Г. Пряничниковой. Ярославль : Канцлер, 2013. С. 91 – 94.
- Меньщикова Е. Б., Ланкин В. З., Зенков Н. К., Бондарь И. А., Круговых Н. Ф., Труфакин В. А. Окислительный стресс. Проантиоксиданты и антиоксиданты. М. : Слово, 2006. 556 с.
- Овчинников И. Ф. Дрейссена Рыбинского водохранилища // Тез. докл. III Экол. конф. Киев : Изд-во Киев. гос. ун-та, 1954. Ч. II. С. 107 – 109.
- Пряничникова Е. Г. Многолетний анализ структуры поселений двух видов дрейссенид (Mollusca, Dreissenidae) в Рыбинском водохранилище // Дрейссениды : эволюция, систематика, экология : лекции и материалы докл. II Междунар. шк.-конф. / под ред. А. В. Крылова, Е. Г. Пряничниковой. Ярославль : Канцлер, 2013. С. 91 – 94.
- Руднева-Тимова И. И. Формирование антиоксидантной системы в раннем онтогенезе морских животных // Успехи современной биологии. 1997. Т. 117, № 3. С. 390 – 396.
- Скальская И. А. Дрейссена (*Dreissena polymorpha* (Pallas)) Верхней Волги: расселение, структура популяций и современные темпы воспроизводства численности // Биология внутр. вод. 2000. № 3. С. 68 – 78.
- Чевари С., Чаба И., Секей Й. Роль супероксиддисмутазы в окислительных процессах клетки и метод определения ее в биологических материалах // Лабораторное дело. 1985. № 11. С. 678 – 681.
- Шкорбатов Г. Л., Карневич А. Ф., Антонов П. И. Экологическая физиология // Дрейссена *Dreissena polymorpha* (Pallas) (Bivalvia, Dreissenidae). Систематика, экология, практическое значение. М. : Наука, 1994. С. 67 – 108.

АНТИОКСИДАНТНЫЙ СТАТУС ПРЭСНОВОДНЫХ МОЛЛЮСКОВ

Bradford M. M. A rapid and sensitive method for the quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principal of protein – dye binding // *Anal. Biochem.* 1976. Vol. 72. P. 248 – 254.

Burmester V., Nimptsch J., Wiegand C. Adaptation of freshwater mussels to cyanobacterial toxins : Response of the biotransformation and antioxidant enzymes // *Ecotox. Environ. Safety.* 2012. Vol. 78. P. 296 – 309.

Falfushinska H. I., Gnatyshyna L. L., Stoliar O. B., Dedourge-Geffard O., Geffard A. Application of multi-marker approach for assessment of stress syndrome in transplanted mussels *Dreissena polymorpha* // *Studia Biologica.* 2010. T. 4, № 1. C. 27 – 38.

Filho D. W., Tribess T., Gaspari C., Claudio F. D., Torres M. A., Magalhaes A. R. M. Seasonal changes in antioxidant defenses of the digestive gland of the brown mussel (*Perna perna*) // *Aquaculture.* 2001. Vol. 203. P. 149 – 158.

Habig W. H., Pabst M. J., Jacoby W. B. Glutathion-S-transferase : the first step in mercapturic acid formation // *J. Biol. Chem.* 1974. Vol. 249. P. 7130 – 7139.

Livingstone D. R. Contaminant – stimulated reactive oxygen species production and oxidative damage in aquatic organisms // *Marine Pollution.* 2001. Vol. 42, № 8. P. 656 – 666.

Mills E. L., Leac J. H., Carlto J. T., Secor C. L. Exotic species in the Great Lakes : A history of biotic crises and anthropogenic introductions // *J. of Great Lakes Research.* 1993. Vol. 19. P. 1 – 54.

Moron M. S., Depierre J. W., Mannervik B. Levels of glutathione, glutathione reductase and glutathione *s*-transferase activities in rat lung and liver // *Biochim. Biophys. Acta.* 1979. Vol. 582. P. 67 – 78.

Orlova M. I., Starobogov Ya. 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.* Copenhagen, 2000. P. 21 – 29.

Parolini M., Binelli A., Provini A. Assessment of the potential cyto-genotoxicity of the non-steroidal anti-inflammatory drug (NSAID) Diclofenac on the zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) // *Water Air Soil Pollut.* 2011. Vol. 217. P. 589 – 601.

Regoli F., Principato G. Glutathione, glutathione-dependent and antioxidant enzymes in mussel, *Mytilus galloprovincialis*, exposed to metals under field and laboratory conditions : implications for the use of biochemical biomarkers // *Aquat. Toxicol.* 1995. Vol. 31. P. 143 – 164.

Sole M., Porte C., Albaiges J. Seasonal variation in the mixed-function oxidase system and antioxidant enzymes of the mussel *Mytilus galloprovincialis* // *Environ. Toxicol. Chem.* 1995. Vol. 14, № 1. P. 157 – 164.

Viarengo A., Canesi L., Pertica M., Livingstone D. R. Seasonal variations in the antioxidant defence systems and lipid peroxidation of the digestive gland of mussels // *Comp. Biochem. Physiol.* 1991. Vol. 100, № 1/2. P. 187 – 192.

Viarengo A., Pertica M., Canesi L., Accometo R., Mancinelli G., Orunesu M. Lipid peroxidation and level of antioxidant compounds (GSH, vitamin E) in the digestive glands of mussels of three different age groups exposed to anaerobic and aerobic conditions // *Mar. Environ.* 1989. Vol. 28. P. 291 – 295.

УДК 594-134(28)+574.583(282.2):591

**ВЕЛИГЕРЫ ДРЕЙССЕНИД (BIVALVIA, DREISSENIDAE)
В ТРОФИЧЕСКОЙ СЕТИ ПЛАНКТОНА
РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА**

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

*Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН
Россия, 1525742, Ярославская обл., Некоузский р-н, пос. Борок
E-mail: lazareva_v57@mail.ru*

Поступила в редакцию 18.05.14 г.

Велигеры дрейссенид (*Bivalvia*, *Dreissenidae*) в трофической сети планктона Рыбинского водохранилища. – Лазарева В. И., Копылов А. И., Соколова Е. А., Пряничникова Е. Г. – По данным многолетних (2004 – 2013 гг.) наблюдений на Рыбинском водохранилище дан анализ динамики численности личинок и взрослых дрейссенид (*Dreissena polymorpha* (Pallas) и *D. bugensis* Andrusov)), а также пространственного распределения обилия велигеров и их роли в функционировании планктонного сообщества. Установлено, что велигеры дрейссенид наиболее многочисленны летом (июль – август), когда их количество сравнимо с таковым ракообразных-фильтраторов, а биомасса близка к таковой колероваток. До 2010 г. продукция велигеров за вегетационный период составляла около 5% продукции метазoopланктона, а рацион ~1% первичной продукции фитопланктона. Пелагические беспозвоночные хищники за вегетационный период потребляли почти 90% продукции велигеров. После 2010 г. количество велигеров и их функциональные характеристики снизились в 5 – 6 раз. Обсуждаются трофические взаимодействия между зоопланктоном и велигерами.

Ключевые слова: водохранилище, планктон, велигеры дрейссенид, обилие, продукция, пищевые потребности, трофические взаимодействия.

Veliger larvae of *Dreissena* (*Bivalvia*, *Dreissenidae*) in the plankton foodweb of the Rybinsk reservoir. – Lazareva V. I., Kopylov A. I., Sokolova E. A., and Pryanichnikova E. G. – The abundance dynamics of adult dreissenids (*Dreissena polymorpha* (Pallas) and *D. bugensis* Andrusov) and their larvae, the spatial distribution of the abundance of veligers and their role in functioning of the plankton community have been analyzed on the basis of the data of our long-term monitoring (2004 – 2013) in the Rybinsk reservoir. *Dreissena* veligers are most abundant in the summer (July – August) when their number is comparable with that of crustaceans filter feeders and their biomass is similar to that of rotifers. Before 2010 the production of veligers during the vegetation season was 5% of the production of metazooplankton, and the food intake was ~1% of the primary production of phytoplankton. Pelagic invertebrate predators consumed about 90% of the production of veligers for the vegetation period. After 2010, the abundance of dreissenid larvae and their functional characteristics decreased by 5 – 6 times. Trophic relationships between zooplankton and veligers are discussed.

Key words: reservoir, plankton, veliger larvae of *Dreissena*, abundance, production, food requirements, trophic interaction.

ВВЕДЕНИЕ

В пресноводных экосистемах моллюски дрейссениды (род *Dreissena*) способны влиять на структуру и функционирование донных и планктонных сообществ. Это мощные фильтраторы, которые осаждают и аккумулируют сестон в своих колониях, а также обогащают его продуктами своей жизнедеятельности (Дрейссена...,

ВЕЛИГЕРЫ ДРЕЙССЕНИД В ТРОФИЧЕСКОЙ СЕТИ ПЛАНКТОНА

1994). Личинка дрейссенид (велигер) обитает в толще воды и представляет временный компонент зоопланктона (меропланктон). Наличие планктонной личинки способствует расселению моллюсков, а также позволяет им использовать дополнительные пищевые ресурсы пелагиали.

Дрейссениды размножаются в теплое время года порционно. В планктоне водохранилищ р. Волги их велигеры присутствуют с конца мая – начала июня до конца октября, пик численности приходится на июль – август (Лазарева и др., 2013; Столбунова, 2013). Спектр питания велигеров близок к таковому микрозоопланктона, например, коловраток, поскольку сходен их образ жизни, размеры тела и потребляемых частиц сестона (Телеш, 2004). В принципе, личинки дрейссенид могут конкурировать за пищу со всеми активными потребителями пико- и нанопланктона (инфузории, коловратки, кладоцеры).

Однако до сих пор значение велигеров дрейссенид в сообществе зоопланктона пресноводных водохранилищ изучено недостаточно. Многие исследователи вообще не учитывают велигеров в сборах планктона, полагая их не существенным компонентом сообщества.

Цель нашей работы – проанализировать вклад велигеров в структуру зоопланктона и их значение в функционировании трофической сети пелагиали водохранилищ.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом послужили регулярные (каждые две недели) сборы планктона в мае – сентябре 2004 – 2010 гг. на шести «стандартных» станциях в пелагиали Рыбинского водохранилища, а также данные маршрутных съемок в июле – августе 2005 – 2013 гг. на 20 – 25 станциях по всей акватории. Пробы зоопланктона отбирали с экспедиционного судна большим (10 л) батометром системы Дьяченко – Кожевникова. В летних маршрутных экспедициях – малой сетью Джеди (диаметр входного отверстия 12 см, сито с диагональю ячеек 120 мкм) тотально от дна до поверхности. Численность велигеров подсчитывали в камере Богорова под микроскопом МБС-10 и МС-2, их биомассу рассчитывали по уравнению связи массы тела (w , мг) с длиной раковины (l , мм) (Методические рекомендации..., 1983): $w = 0.18 \times l^{2.85}$. Биомассу других видов метазоопланктона оценивали тем же способом по формулам (Балушкина, Винберг, 1979; Иванова, 1985; Ruttner-Kolisko, 1977). Всего проанализировано более 600 проб.

Первичную продукцию фитопланктона определяли радиоуглеродным методом, продукцию бактериопланктона оценивали по темновой ассимиляции углекислоты, меченой по ^{14}C (Романенко, Кузнецов, 1974). Гетеротрофных бактерий и нанофлагеллят учитывали методом эпифлуоресцентной микроскопии с использованием красителей DAPI и примулина на черных ядерных фильтрах с диаметром пор 0.2 мкм (Porter, Feig, 1980; Caron, 1983). В составе бактериопланктона отдельно учитывали одиночные клетки бактерий с диаметром <2 мкм, одиночные клетки диаметром >2 мкм ассоциированных с частицами детрита бактерий и клетки в составе микроколоний.

Численность автотрофного пико- и нанопланктона определяли тем же методом по автофлуоресценции пигментов в их клетках (MacIsaac, Stockner, 1993). При

этом учитывали только клетки размером <15 мкм, пригодные в пищу для велигеров. Количество детритных частиц (<15 мкм), заселенных бактериями, подсчитывали методом эпифлуоресцентной микроскопии с окраской флуорохромом DAPI (Mastajir et al., 1995). Препараты просматривали под микроскопом Olympus BX51 при увеличении 1000х.

Определяли численность и биомассу метазоопланктона, который распределяли по девяти трофическим группам. К мирным животным (фильтраторы и седиментаторы) относили гетеротрофных флагеллят, все виды кладоцер (кроме *Leptodora kindtii* Focke и *Bythotrephes longimanus* Leydig), науплиусов циклопов и все возрастные стадии калянид рода *Eudiaptomus*, всех коловраток (кроме рода *Asplanchna*), а также велигеров дрейссенид. Аспланхн (*Asplanchna priodonta* Gosse, *A. herricki* Guerne), а также копепоидов 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 копепоидов IV – V стадий Cyclopoida и *Heterocope appendiculata* Sars, а также кладоцер родов *Leptodora* и *Bythotrephes*. Пищевые взаимоотношения между компонентами сообщества анализировали по литературным данным (Крылов, 1989; Монаков, 1998; Телеш, 2004; Копылов и др., 2010; MacIsaac et al., 1992).

Оценивали суточную продукцию и рацион трофических групп метазоопланктона для разных сезонов вегетационного периода, а также значения этих показателей в столбе воды под 1 м^2 с учетом сезонных изменений глубины. Продолжительность вегетации планктона 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 кладоцеры, всеядные коловратки, велигеры дрейссенид) длительность вегетационного периода определяли по их фактическому присутствию в планктоне.

Расчеты элементов баланса вещества планктона проводили в единицах углерода. Принимали, что сухая (беззольная) масса организмов метазоопланктона составляет 10% сырой, для коловраток *Asplanchna* – 5% (Обозначения, единицы..., 1972). В сухой массе содержится 50% углерода (Dumont et al., 1975). Учитывали, что содержание органического углерода в сырой массе автотрофного пикопланктона составляет 20% (Weisse, 1993), автотрофного нанопланктона 14% (Rocha, Duncan, 1985), гетеротрофных нанофлагеллят 22% (Børshøj, Bratbak, 1987) и детрита 5%. Содержание углерода в сырой массе бактерий рассчитывали по уравнению, связывающему его с объемом (V , мкм³) бактериальной клетки (Norland, 1993; Копылов и др., 2010). При переходе от углерода к энергетическим эквивалентам считали, что $1 \text{ мг С} = 10 \text{ кал}$. При расчете функциональных характеристик, зависящих от температуры, вносили температурную поправку $h(T)$ (Ивлева, 1981). Значение Q_{10} принимали равным 2.25 (Винберг, 1983).

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}

ВЕЛИГЕРЫ ДРЕЙССЕНИД В ТРОФИЧЕСКОЙ СЕТИ ПЛАНКТОНА

(Алимов, 1981). Для мирных кладоцер – 0.16 сут.⁻¹ (Иванова, 1985; Андроникова, 1996), для копепод – 0.10–0.12 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 определяли по формуле: $C = P/k_1$. Коэффициенты использования потребленной пищи на рост (k_1) принимали для мирных животных, исключая велигеров, 0.22, для хищных и всеядных копепод – 0.16 (Hart et al., 2000). Для велигеров в водохранилище k_1 по нашим расчетам составил 0.13. Для всеядных *Asplanchna* принимали $k_1 = 0.28$ ($1/U = 0.7$) (Лазарева, Копылов, 2011). 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 $k_1 = 0.32$ ($1/U = 0.8$).

По материалам 2007 г., когда обилие и пищевые потребности велигеров были близки к среднемноголетним, рассчитывали суточный рацион велигеров для каждой даты наблюдений. Расчеты проводили исходя из средней скорости фильтрации и концентрации в воде водохранилища доступных пищевых частиц. Полученные данные о скорости потребления пищи велигерами использовали для оценки суточной скорости прироста их биомассы при $k_2 = 0.4$. Коэффициент усвояемости велигерами живых пищевых объектов принимали равным таковому прочих фильтраторов ($1/U = 0.6$) (Обозначения, единицы..., 1972), детрита – 0.15. Среднюю суточную скорость фильтрации для велигеров при температуре воды 20 – 21°C принимали 0.33 мл/экз. (MacJsaac et al., 1992), для коловраток – 0.11 мл/экз. (Телеш, 2004; Telesh et al., 1995).

Рацион каждого потребителя распределяли по пищевым объектам (частные рационы) пропорционально их биомассе в водоёме с учетом избирательности питания и доступности основных трофических ресурсов (Копылов и др., 2010; Лазарева, Копылов, 2011). Потребление (*G*) велигеров всеядными и хищными зоопланктонами рассчитывали как сумму частных рационов (Лазарева, Копылов, 2011; Лазарева и др., 2013).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Численность и биомасса. Первые находки *Dreissena polymorpha* (Pallas) в Рыбинском водохранилище отмечены в 1954 г., к концу 1960-х гг. она расселилась по всем плёсам водохранилища (Рыбинское водохранилище..., 1972). В 1997 г. в Волжском плёсе водохранилища впервые зарегистрирована (*D. bugensis* Andrusov) (Orlova et al., 2000). В его Главном плёсе *D. bugensis* отмечена с 2008 г., а в 2009 г. она уже присутствовала в количественных пробах и ее доля в общей численности дрейссенид достигала 25% (Перова, 2012). В Моложном плёсе водохранилища единичные особи *D. bugensis* в донных биоценозах были обнаружены в 2005 г. (Пряничникова и др., 2011). В Шекснинском плёсе до сих пор обнаружена лишь *D. polymorpha*. Таким образом, в трех из четырех плесов Рыбинского водохранилища с 2008 г. совместно обитают два вида – полиморфная и бугская дрейссены. В Волжском плёсе преобладала *D. bugensis* (в среднем 77% общей численности двух

видов), на остальной части акватории – *D. polymorpha* (70 – 100%). Поскольку определение видовой принадлежности велигеров дрейссенид затруднительно, в настоящей работе личинок обоих видов учитывали вместе. Летом велигеры образовывали 12 – 25% численности (N) мирного зоопланктона, весной и осенью их количество не превышало 5% (табл. 1). Летняя численность велигеров сравнима с таковой ракообразных-фильтраторов, а их биомасса близка к отмеченной для мирных коловраток.

Таблица 1

Сезонные изменения численности (N), биомассы (B), продукции (P) и рациона (C) основных групп мирного метазоопланктона и меропланктона (велигеров дрейссенид) в пелагиали Рыбинского водохранилища в 2004 – 2009 гг.

Показатель	Весна (40 сут.)		Лето-1 (35 сут.)		Лето-2 (60 сут.)		Осень (45 сут.)	
	1	2	1	2	1	2	1	2
N , тыс. экз./м ³ :								
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 ³ :								
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
P , кал/м ³ :								
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
C , кал/м ³ :								
C_{vel}	0.1	<0.1	2577	3	17185	19	131	1
C_{cl}	5877	58	67835	71	29431	36	12785	82
C_{cop}	2481	24	6163	6	17959	22	1046	7
C_{rot}	1865	18	20188	21	23663	29	1652	10

Примечание. Расчеты выполнены на среднюю глубину водохранилища 5.2 – 5.7 м; vel – Veliger, cl – Cladocera, cop – Copepoda, rot – Rotifera; 1 – абсолютные значения, 2 – доля (%) от суммы метазоопланктона и меропланктона.

Доля велигеров в биомассе (B) мирного зоопланктона во второй половине лета достигала 7%. В отдельные годы пиковая концентрация велигеров превышала численность остальных фильтраторов метазоопланктона. Так, в июле – августе 2006 г. регистрировали 164±52 тыс. экз./м³ велигеров, на отдельных станциях – >350 тыс. экз./м³. Доля велигеров в среднем для водохранилища составила ~70% N фильтраторов зоопланктона, максимально 90%. Это в 6 – 12 раз выше, чем в 2004 – 2005 и 2008 – 2009 гг.

Начиная с 2010 г. отмечено резкое снижение количества велигеров – <20 тыс. экз./м³, в отдельные годы <5 тыс. экз./м³. Вклад велигеров в показатели сообщества уменьшился в 5 – 6 раз. Основной причиной, вероятно, послужило уменьшение

ВЕЛИГЕРЫ ДРЕЙССЕНИД В ТРОФИЧЕСКОЙ СЕТИ ПЛАНКТОНА

плотности материнских поселений моллюсков, отмеченное с 2010 г. (рис. 1). Кроме того, в профундали Волжского плёса водохранилища зарегистрировано вытеснение полиморфной дрейссены бугской формой, которая размножается не каждый год (Пряничникова, 2012). С 2012 г. на фоне низкой плотности взрослых моллюсков отмечены периодические всплески пиковой численности (40 – 60 тыс. экз./м³) велигеров в пелагиали водоема. Это, по-видимому, связано с выносом личинок в открытое водохранилище из прибрежья и устьевых областей малых рек, где численность материнских популяций сохранилась достаточно высокой.

В 2012 – 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. Так, в Угличском водохранилище их количество варьировало в пределах 1 – 20 тыс. экз./м³, в Ивановском – <1 – 5 тыс. экз./м³ (Лазарева и др., 2013). Для сравнения, в июле 1991 – 1995 гг. в этих водоемах регистрировали до 1.3 – 1.5 млн экз./м³ велигеров (Столбунова, 2013). Снижение количества дрейссенид в профундали водохранилищ Верхней Волги вызвано катастрофическим ухудшением кислородного режима. Летом по руслу р. Волги в Ивановском и Угличском водохранилищах содержание кислорода <4 мг/л (<30 – 50% насыщения) отмечено в слое 1 – 5 м над дном, в метровом слое у дна на ряде станций отмечали полную аноксию (Лазарева и др., 2013). При этом в Рыбинском водохранилище до сих пор численность велигеров сохранялась в 2 – 7 раз выше, чем в других водохранилищах Верхней Волги.

Пищевые потребности, состав пищи и продукция велигеров. Средняя скорость фильтрации сестоны в расчете на единицу массы тела велигеров составляет 180 мл/мг сут., что близко к таковой мирных коловраток (120 мл/мг сут.) (расчет наш по: Телеш, 2004; MacIsaac et al., 1992; Telesh et al., 1995). Для велигеров, как и для других фильтраторов, не характерно селективное питание. В их пищевом спектре преобладают объекты размером 1 – 15 мкм. Такие же частицы (1 – 12 мкм) доступны для потребления мирным коловраткам (Телеш, 2004). Мирные ракообразные способны употреблять в пищу более крупные частицы 3 – 30 мкм (Монаков, 1998). В Рыбинском водохранилище пищей для личинок моллюсков могут служить: крупные одиночные бактериальные клетки, агрегированный бактериопланктон (бактерии, ассоциированные с мелкими детритными частицами, и в со-

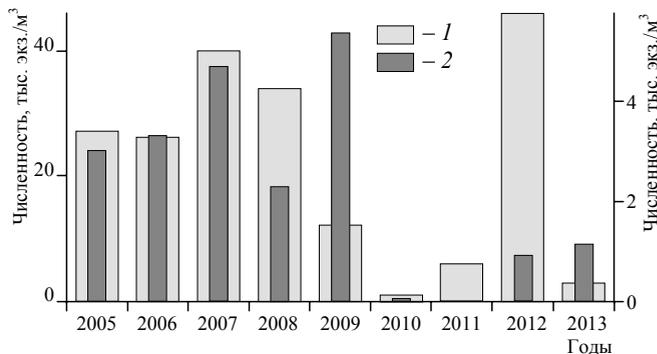


Рис. 1. Многолетняя динамика численности велигеров (1) и взрослых дрейссенид (2) в Волжском плёсе Рыбинского водохранилища. Левая ось ординат – велигеры, правая – взрослые моллюски *D. polymorpha* и *D. bugensis*

стае микроколоний), мелкий детрит растительного и животного происхождения, автотрофный пико- и нанопланктон, гетеротрофные нанофлагелляты. Общее количество пищи летом существенно не изменялось, к осени снижалось в 1.5 – 2 раза (табл. 2).

Таблица 2

Численность и биомасса потенциальных пищевых объектов для велигеров моллюсков и мирных коловраток в пелагиали Рыбинского водохранилища (данные 2007 г.)

Сезон	Вид пищи	Численность		Биомасса	
		тыс. экз./мл	%	мг С/м ³	%
Весна	Бактерии одиночные (>2 мкм)	133.7±18.4	7	11.0±3.7	2
	Бактерии в составе детрита	1671.1±54.1	86	28.1±7.0	6
	Бактерии в микроколониях	42.9±18.3	2	0.8±0.3	<1
	Детрит (<15 мкм)	20.5±1.9	1	331.8±59.3	65
	Пикофитопланктон	73.3±7.4	4	13.8±2.0	3
	Нанофитопланктон	3.4±0.4	<1	94.0±12.0	18
	Нанофлагелляты	3.5±0.6	<1	31.1±9.5	6
	Общее количество	1948.4	100	510.6	100
Лето-1	Бактерии одиночные (>2 мкм)	224.9±43.6	14	40.6±7.6	7
	Бактерии в составе детрита	1306.9±444.0	79	25.9±5.9	5
	Бактерии в микроколониях	43.5±16.8	3	2.9±1.9	<1
	Детрит (<15 мкм)	20.2±2.5	1	349.5±57.2	63
	Пикофитопланктон	48.4±8.0	3	9.3±2.7	2
	Нанофитопланктон	2.8±0.4	<1	104.7±9.4	19
	Нанофлагелляты	1.3±0.4	<1	20.0±4.8	4
	Общее количество	1648.0	100	552.9	100
Лето-2	Бактерии одиночные (>2 мкм)	139.3±35.3	9	18.7±3.9	4
	Бактерии в составе детрита	1190.7±331.9	78	22.4±11.6	4
	Бактерии в микроколониях	46.0±18.8	3	2.0±1.2	<1
	Детрит (<15 мкм)	19.0±2.8	1	332.7±54.1	64
	Пикофитопланктон	119.2±14.9	8	19.1±3.6	4
	Нанофитопланктон	3.5±0.8	<1	104.6±36.8	20
	Нанофлагелляты	1.8±0.5	<1	20.7±6.7	4
	Общее количество	1519.5	100	520.2	100
Осень	Бактерии одиночные (>2 мкм)	162.5±38.6	18	17.6±4.0	5
	Бактерии в составе детрита	596.2±125.4	67	12.7±3.6	3
	Бактерии в микроколониях	66.1±18.8	7	11.6±7.7	3
	Детрит (<15 мкм)	14.8±3.1	2	274.0±50.7	72
	Пикофитопланктон	51.6±8.4	6	7.3±1.2	2
	Нанофитопланктон	1.6±0.3	<1	27.8±6.8	7
	Нанофлагелляты	1.8±0.5	<1	30.8±18.3	8
	Общее количество	894.6	100	381.8	100

В течение всего вегетационного периода 60 – 70% биомассы потенциальных пищевых объектов составлял микродетрит, по численности преобладали одиночные и ассоциированные с детритом бактерии (85 – 90%). Концентрация доминирующих пищевых частиц в пелагиали водохранилища варьировала незначительно,

ВЕЛИГЕРЫ ДРЕЙССЕНИД В ТРОФИЧЕСКОЙ СЕТИ ПЛАНКТОНА

коэффициент вариации 16 – 28%. Среди доступных велигерам живых организмов в мае – августе преобладал (45 – 65%) нанофитопланктон, в конце сентября – октябре доминировал (35 – 48%) бактериопланктон. Между численностью автотрофного нанопланктона и велигеров обнаружена тесная положительная корреляция ($r = 0.70$, $p = 0.05$), по-видимому, она свидетельствует о значительной роли нанофитопланктона в питании личинок моллюсков.

Суммарное потребление велигерами потенциальных пищевых объектов существенно изменялось в течение вегетационного сезона, максимальные его значения наблюдали летом (см. табл. 1, 3, 4). Данные об интенсивности потребления пищи велигерами использовали для расчета скорости прироста их биомассы (P) при $k_2 = 0.4$, $1/U = 0.6$ для живых пищевых объектов и $1/U = 0.15$ для детрита (см. табл. 3).

Таблица 3

Сезонная динамика функциональных характеристик велигеров дрейссенид в Рыбинском водохранилище в 2007 г.

Дата	C , 10^{-6} мг С/экз. сут	C/w , %	A , 10^{-6} мг С/экз. сут	P , 10^{-6} мг С/экз. сут	P/w , сут. $^{-1}$
31.05	168.5	187	51.8	20.7	0.23
14.06	216.6	241	71.1	28.4	0.32
26.06	148.1	164	44.0	17.6	0.20
10.07	199.9	222	68.3	27.3	0.30
19.07	186.9	208	57.8	23.1	0.26
15.08	176.8	196	53.2	21.3	0.24
12.09	60.9	68	17.8	7.1	0.08
25.09	63.3	70	19.9	8.0	0.09
25.10	36.9	41	8.8	3.5	0.04
Среднее	139.7±22.6	155±25	43.6±7.6	17.4±3.0	0.20±0.03

Примечание. C – суточный рацион, 10^{-6} мг С/экз. сут.; C/w – рацион в процентах от массы велигера; A – усвоенное количество органического углерода, 10^{-6} мг С/экз. сут.; P – суточный прирост биомассы, 10^{-6} мг С/экз. сут.; P/w – удельная суточная скорость роста (суточный P/B -коэффициент); w – средняя масса велигера (90×10^{-6} мг С/экз.); расчеты выполнены для средней суточной скорости фильтрации воды велигерами 0.33 мл/экз. и концентрации пищевых объектов согласно табл. 2.

С конца мая до августа суточная P изменялась в пределах 17.6 – 28.4 (в среднем 23.1 ± 1.7) 10^{-6} мг С/экз. сут., в сентябре – октябре она снижалась до 3.5 – 8.0 (в среднем 6.2 ± 1.4) 10^{-6} мг С/экз. сут. Удельная скорость продукции (суточный P/B -коэффициент) велигеров летом составила 0.20 – 0.32 сут. $^{-1}$ (в среднем 0.26 ± 0.02), осенью – 0.04 – 0.09 сут. $^{-1}$ (в среднем 0.07 ± 0.02). Оценки значения велигеров дрейссенид в продуктивности зоопланктона сравнительно редки. Известно (Алимов, 1981; Шевцова и др., 1986; Hillbricht-Ilkowska, Stanczykowska, 1969), что удельная продукция велигеров на планктонной стадии ($0.23 - 0.29$ сут. $^{-1}$) сравнима с таковой планктонных коловраток и некоторых кладоцер, 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 составила в среднем 2.6 ккал/м² или 5% P метазоопланкто-

на. Это близко к данным польских исследователей для Мазурских озер и расчетам А. Ф. Алимова для Куршского залива Балтийского моря (Алимов, 1981; Hillbricht-Plkowska, Stanczykowska, 1969). Вклад велигеров в P фильтраторов (велигеры+метазоопланктон) заметно выше. Во второй половине лета он достигал 13%, в другое время – <2% (см. табл. 1).

Таблица 4

Сезонная динамика численности (N , тыс. экз./м²), продукции (P_{vel} , 10⁻³ мг С/м² сут.) и рациона (C_{vel} , мг С/м² сут.) велигеров, а также количества потребленного ими фитопланктона (G_{PH} , мг С/м² сут.) и бактериопланктона (G_B , мг С/м² сут.) в Рыбинском водохранилище в 2007 г.

Дата	N	P_{vel}	C_{vel}	G_{PH}	G_{PH}/P_{PH} , %	G_B	G_B/P_B , %
31.05	0.09	0.2	<0.1	<0.1	–	<0.1	<0.1
14.06	4.3	121.6	0.9	0.2	<0.1	0.1	<0.1
26.06	7.0	122.5	1.0	0.2	<0.1	0.1	<0.1
10.07	802.7	21912.9	160.5	49.5	7.5	15.4	5.5
19.07	239.5	5532.7	44.8	9.4	0.9	3.3	0.6
15.08	154.4	3289.0	27.3	6.2	0.4	2.3	0.3
12.09	11.1	78.6	0.7	0.1	<0.1	0.1	<0.1
25.09	2.8	22.4	0.2	<0.1	<0.1	<0.1	<0.1
25.10	0.5	1.8	<0.1	<0.1	<0.1	<0.1	<0.1
Среднее	135.8±88.2	3439.1±2401.3	26.2±17.6	7.3±5.4	1.1±0.9	2.4±1.7	0.7±0.6

Примечание. Условные обозначения см. табл. 1.

Вследствие низкой усвояемости детрита, преобладающего в рационе велигеров в водохранилище, коэффициент использования потребленной пищи на их рост ($k_1 = P/C$) оказался очень низким (0.13 ± 0.003). Он близок к значениям, указанным для хищных и всеядных копепоид ($k_1 = 0.16$) (Hart et al., 2000), в рационе которых также много детрита (Монаков, 1998). В течение вегетационного периода суточная продукция велигеров (P_{vel}) и их рацион (C_{vel}) различались на 5 – 6 порядков и достигали максимальных значений в июле–августе (табл. 4). Летом велигеры являлись важными потребителями фито- и бактериопланктона. В июле они выедали до 7.5% (49.5 мг С/м² сут.) суточной первичной продукции (ППФ) и до 5.5% (15.4 мг С/м² сут.) бактериальной продукции. Максимальное выедание детрита достигало 91.5 мг С/м² сут., в среднем за лето ~29 мг С/м² сут. Суммарный летний C_{vel} составил 19.8 ккал/м², в 2010 г. он снизился до <1.0 ккал/м². В июле велигеры, по-видимому, конкурировали за пищевые ресурсы с инфузориями, колдовратками и, возможно, кладоцерами. Однако в среднем за сезон участие личинок моллюсков в потреблении продукции автотрофных и гетеротрофных микроорганизмов было невысоким (<2% их суммарной P).

Год от года пищевые потребности велигеров варьировали в 3 – 15 раз. За вегетационный период они потребляли 4.4 – 68.1 ккал/м² (в среднем 19.9 ± 5.8 ккал/м²) или ~10% сестона, выедаемого мирным метазоопланктоном. Наибольшее выедание сестона отмечено в 2006 – 2007 гг. при высокой (летом 26 – 159 тыс. экз./м³) численности велигеров. В период исследований ППФ в водохранилище варьиро-

ВЕЛИГЕРЫ ДРЕЙССЕНИД В ТРОФИЧЕСКОЙ СЕТИ ПЛАНКТОНА

вала в пределах 875 – 1161 ккал/м² за сезон. Велигеры дрейссенид потребляли ~1% сезонной ППФ, что вдвое меньше по сравнению с коловратками (рис. 2). Однако в середине лета выедание велигерами водорослей было сравнимо с таковым инфузورий, которые наряду с кладоцерами представляют основных потребителей фитопланктона водохранилища (Копылов и др., 2010).

Полученные данные близки к расчетам А. Ф. Алимova (1981) и подтверждают его заключение о сопоставимости пищевых потребностей планктонных личинок дрейссенид и нехищных животных бентоса. В то же время мирный зоопланктон характеризуется гораздо большей величиной пищевых потребностей. Так, в умеренно эвтрофном Рыбинском водохранилище он потребляет ~30% ППФ (Копылов и др., 2010; Лазарева, Копылов, 2011), в эвтрофном Киевском водохранилище – до 64% (Алимов, 1981).

Оценка выедания велигеров разными группами планктонных хищников. 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 (роды *Chydorus*, *Bosmina*), которыми питаются хищные кладоцеры (Мордухай-Болтовская, 1958), циклопоидные копеподы (Крылов, 1989), а также крупные (>1 мм) виды всеядных коловраток *Asplanchna*. В желудках *Asplanchna hericki* сравнительно часто (>10% просмотренных особей) отмечают велигеров диаметром до 300 мкм (Лазарева, 2004).

При оценке выедания личинок дрейссенид хищниками мы принимали, что в водохранилище их потребляют коловратки *Asplanchna*, хищные кладоцеры *Bythotrephes* и *Leptodora*, копеподиты и взрослые особи массовых видов циклопов (роды *Cyclops*, *Mesocyclops*, *Thermocyclops*). Летом в пелагиали водохранилища выедание хищниками достигало 60 – 90% *P* велигеров (табл. 5).

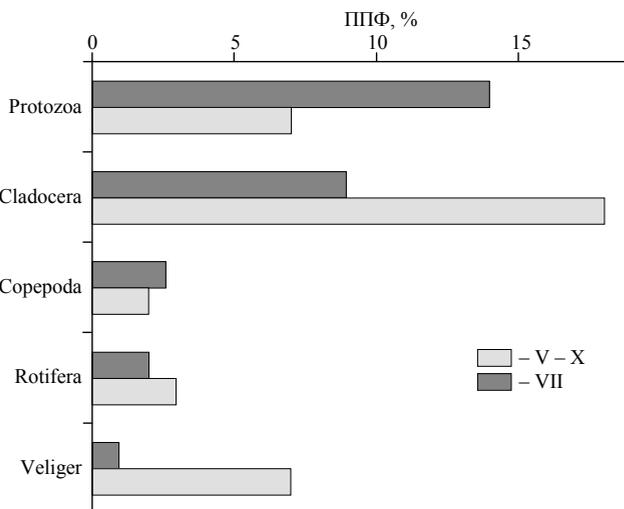


Рис. 2. Потребление первичной продукции фитопланктона (ППФ) различными группами фильтраторов в пелагиали Рыбинского водохранилища за вегетационный период (V – X) и летом (VII)

Таблица 5

Потребление велигеров дрейссенид (G , мг С/м²) разными группами хищного зоопланктона в пелагиали Рыбинского водохранилища летом 2004 – 2009 гг.

Группа планктона	Лето-1 (35 сут.)		Лето-2 (60 сут.)		Лето (95 сут.)	
	G	$G/P_{vel.}$ %	G	$G/P_{vel.}$ %	G	$G/P_{vel.}$ %
Rotifera (<i>Asplanchna</i>)	8.4	25	65.4	29	73.8	28
Cladocera	6.0	18	60.4	27	66.4	26
Cyclopoida	6.7	20	83.4	37	90.1	35
Общее потребление	21.1	63	209.2	93	230.3	89

Примечание. Условные обозначения см. табл. 1.

Все группы хищников фактически одинаково интенсивно потребляли личинок моллюсков. Поток энергии, проходящий за вегетационный сезон через меропланктон к консументам верхних уровней трофической цепи водохранилища, составил 2.3 ккал/м². Это сопоставимо с потоком энергии через некоторые другие группы мета-зоопланктона. Так, через мирных коловраток к хищникам всех уровней поступает 2.6 ккал/м², через мирных копепод – 3.0 ккал/м² (Лазарева, Копылов, 2011).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Велигеры дрейссенид играют существенную роль в функционировании трофической пелагической сети крупных водохранилищ. Продукция велигеров в Рыбинском водохранилище составляет около 5% P мета-зоопланктона за вегетационный период. Во второй половине лета вклад велигеров в P фильтраторов (велигеры+мета-зоопланктон) достигает 13%.

Рацион велигеров составляет ~1% сезонной первичной продукции фитопланктона, что близко к пищевым потребностям нехищных животных бентоса. Наибольшее потребление пищевых ресурсов велигерами наблюдается в середине лета (~7% продукции водорослей). Пелагические беспозвоночные хищники за сезон выедают почти 90% продукции велигеров. Поток энергии, проходящий через меропланктон к верхним трофическим уровням, сопоставим с таковым через коловраток и мирных копепод.

Велигеры дрейссенид наиболее многочисленны летом. Летняя их численность сравнима с таковой ракообразных-фильтраторов и до 2010 г. составляла 12 – 25% обилия мирного зоопланктона. С 2010 г. отмечена тенденция к снижению пиковой численности велигеров, их вклад в структурно-функциональные характеристики зоопланктона уменьшился в 5 – 6 раз. Количество взрослых дрейссенид в бентосе глубоководных участков водохранилища также существенно снизилось.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алимов А. Ф. Функциональная экология пресноводных двусторчатых моллюсков. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние, 1981. 248 с.
- Андроникова И. Н. Структурно-функциональная организация зоопланктона озерных экосистем. СПб. : Наука. С.-Петербург. отд-ние, 1996: 189 с.
- Балушкина Е. В., Винберг Г. Г. Зависимость между длиной и массой тела планктонных ракообразных // Экспериментальные и полевые исследования биологических основ продуктивности озер / Зоол. ин-т АН СССР. Л., 1979. С. 58 – 72.

ВЕЛИГЕРЫ ДРЕЙССЕНИД В ТРОФИЧЕСКОЙ СЕТИ ПЛАНКТОНА

- Винберг Г. Г. Температурный коэффициент Вант-Гоффа и уравнение Аррениуса в биологии // Журн. общ. биологии. 1983. Т. 44, № 1. С. 31 – 42.
- Дрейссена *Dreissena polymorpha* (Pallas) (Bivalvia, Dreissenidae). Систематика, экология, практическое значение. М. : Наука, 1994. 240 с.
- Иванова М. Б. Продукция планктонных ракообразных в пресных водах / Зоол. ин-т АН СССР. Л., 1985. 222 с.
- Ивлева И. В. Температура среды и скорость энергетического обмена у водных животных. Киев : Наук. думка, 1981. 232 с.
- 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 / Всесоюз. ин-т науч. техн. информации. М., 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., 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., Копылов А. И., Соколова Е. А., Пряничникова Е. Г. Велигеры дрейссенид в трофической сети планктона водохранилищ Волги // Дрейссениды : эволюция, систематика, экология : лекции и материалы докл. II Междунар. шк.-конф. Ярославль : Канцлер, 2013. С. 18 – 35.
- Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресноводных водоемах. Зообентос и его продукция / Гос. науч.-исслед. ин-т озерного и речного рыбного хоз-ва. Л., 1983. 52 с.
- Монаков А. В. Питание пресноводных беспозвоночных / Ин-т проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН. М., 1998. 320 с.
- Мордужай-Болтовская Э. Д. Предварительные данные по питанию хищных кладоцер *Leptodora* и *Vythotrepes* // Докл. АН 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.
- Перова С. Н. Таксономический состав и обилие макрозообентоса Рыбинского водохранилища в начале XXI века // Биология внутр. вод. 2012. № 2. С. 45 – 54.
- Петрович П. Г. Озеро Мясро. Озеро Нарочь. Озеро Баторино // Многолетние показатели развития зоопланктона озер. М. : Наука, 1973. С. 7 – 123.
- 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 // Биол. внутр. вод. 2011. № 2. С. 57 – 64.
- Пряничникова Е. Г. Структурно-функциональные характеристики дрейссенид Рыбинского водохранилища : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Борок, 2012. 21 с.
- Романенко В. И., Кузнецов С. И. Экология микроорганизмов пресных водоемов. Лабораторное руководство. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние, 1974. 194 с.
- Рыбинское водохранилище и его жизнь. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние, 1972. 364 с.
- Столбунова В. Н. Велигеры дрейссены в верхневолжских водохранилищах: многолетняя и сезонная динамика численности, распределение // Поволж. 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 мо-

ря) // Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах. М. : Т-во науч. изд. КМК, 2004. С. 268 – 274.

Тимохина А. Ф. Зоопланктон как компонент экосистемы Куйбышевского водохранилища / Ин-т экологии Волж. бассейна РАН. Тольятти, 2000. 193 с.

Шевцова Л. В., Жданова Г. А., Мовчан В. А., Примак А. Б. Взаимоотношения дрейссены с планктонными беспозвоночными в экспериментальных условиях // Гидробиол. журн. 1986. Т. 22, № 6. С. 36 – 40.

Børsheim K. Y., Bratbak G. Cell volume to carbon conversion factors for a bacterivorous *Monas* sp. enriched from seawater // Marine ecology. Progr. Ser. 1987. Vol. 36. P. 171 – 175.

Caron D. A. Technique for enumeration of heterotrophic and phototrophic nanoplankton, using epifluorescence microscopy and comparison with other procedures // Appl. Environ. Microbiol. 1983. Vol. 46, № 2. P. 491 – 498.

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. Vol. 16(29), № 2. P. 193 – 203.

MacIsaac 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. Vol. 92. P. 30 – 39.

MacIsaac E. A., Stockner J. G. Enumeration of phototrophic picoplankton by autofluorescence microscopy // Handbook of Methods in Aquatic Microbial Ecology / eds. P. Kemp, B. Sherr, E. Sherr, J. Cole. Boca Raton : Lewis Publ., 1993. P. 187 – 197.

Mastajir B., Dolan J. R., Rassoulzadegan F. A simple method for the quantification of a class labile marine pico- and nano-sized detritus. DAPI Yellow particles // Aquat. Microb. Ecol. 1995. Vol. 9. P. 259 – 266.

Norland S. The relationship between biomass and volume of bacteria // Handbook of Methods in Aquatic Microbial Ecology / eds. P. Kemp, B. Sherr, E. Sherr, J. Cole. Boca Raton : Lewis Publ., 1993. P. 303 – 308.

Orlova M. I., Starobogatov Ya. J., Biochino G. I. *Dreissena bugensis* Andr. range expansion in the Volga River and in the Northern Caspian Sea : further invasion perspectives for the Baltic Sea region // ASLO' 2000 Meeting. Book of Abstracts. Copenhagen, 2000. P. 21 – 29.

Porter K. G., Feig Y. S. The use DAPI for identifying and counting of aquatic microflora // Limnol. Oceanogr. 1980. Vol. 25, № 5. P. 943 – 948.

Rocha O., Duncan A. The relationship between cell carbon and cell volume in freshwater algal species used in zooplanktonic studies // J. Plankton Res. 1985. Vol. 7. P. 279 – 294.

Ruttner-Kolisko A. Suggestion for biomass calculation of planktonic rotifers // Arch. Hydrobiol. Ergebn. Limnol. 1977. Bd. 8. S. 71 – 78.

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. Vol. 33, № 3. P. 349 – 355.

Weisse T. Dynamics of autotrophic picoplankton in marine and freshwater ecosystems // Advances in microbial ecology / ed. J. G. Jones. New York : Plenum Press, 1993. P. 327 – 370.

УДК 594.1(282.247.413. 5)

ДРЕЙССЕНИДЫ (BIVALVIA, DREISSENIDAE) В УСТЬЕВЫХ ОБЛАСТЯХ МАЛЫХ ПРИТОКОВ РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

С. Н. Перова

*Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН
Россия, 1525742, Ярославская обл., Некоузский р-н, пос. Борок
E-mail: perova@ibiw.yaroslavl.ru*

Поступила в редакцию 18.05.14 г.

Дрейссениды (Bivalvia, Dreissenidae) в устьевых областях малых притоков Рыбинского водохранилища. – Перова С. Н. – Исследовалось распределение двух видов дрейссенид в устьевых областях рек – притоков Рыбинского водохранилища. Наибольшие численность и биомасса *Dreissena polymorpha* и *D. bugensis* зарегистрированы в устьевых створах рек и в водохранилище. Отмечено значительное снижение обилия дрейссенид в 2010 – 2011 гг., по сравнению с 2007 – 2008 гг.

Ключевые слова: дрейссениды, малые реки, устьевая область, водохранилище, притоки.

Dreissenids (Bivalvia, Dreissenidae) in the mouth areas of small tributaries of the Rybinsk reservoir. – Perova S. N. – The distribution of two dreissenids species in the river mouth areas of tributaries of the Rybinsk reservoir were studied. The highest abundance and biomass of *Dreissena polymorpha* and *D. bugensis* mussels were recorded in the river mouth ranges and in the reservoir. It is noted that the abundance of the dreissenids in 2010 – 2011 was significantly lower as compared with 2007 – 2008.

Key words: dreissenids, small river, mouth area, reservoir, tributary.

ВВЕДЕНИЕ

Моллюски-дрейссениды *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771) и *D. bugensis* (Andrusov, 1847) – виды-эдификаторы, являющиеся мощным фактором формирования сообществ макрозообентоса Рыбинского водохранилища. Благодаря своей фильтрационной деятельности, дрейссениды играют огромную роль в самоочищении водоёмов.

К настоящему времени получены данные о распределении дрейссенид в плёсах Рыбинского водохранилища (Рыбинское водохранилище..., 1972; Волга и ее жизнь, 1978; Перова, 2012 а; Пряничникова, 2012; Orlova, Shcherbina, 2002). Однако практически отсутствуют сведения о численности и биомассе моллюсков в устьевых областях малых рек притоков, которые в результате затопления водами водохранилища притоков рек Волги, Мологи и Шексны находятся в подпоре, распространяющемся на расстояние от 2 до >50 км (Рыбинское водохранилище..., 1972). Известно, что при взаимодействии речных вод с водами водохранилища в устьевой области образуются фронтальная и переходные зоны, отличающиеся по физико-химическим параметрам воды друг от друга и от граничащих с ними участков (Крылов и др., 2010; Болотов и др., 2012). В зоне смешения речных и водохранилищных вод происходит изменение содержания и состава растворенных веществ, формирование вод с новыми гидрохимическими показателями (Отюкова,

2012), изменяется режим осадконакопления (Законнов и др., 2010). Учитывая, что Рыбинское водохранилище имеет более 60 притоков, можно говорить о формировании обширной площади специфических пограничных участков (Рыбинское водохранилище..., 1972).

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 хирономид, олигохеты и моллюски (Перова, 2012 а). При этом значительно уменьшается видовое богатство и разнообразие макрозообентоса, а его численность и биомасса увеличиваются за счет массового развития доминирующих видов.

Цель работы – изучение распределения дрейссенид в устьевых областях малых рек – притоков Рыбинского водохранилища.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследовалась структура макрозообентоса малых рек – притоков Рыбинского водохранилища на участках нижнего течения и в зонах выклинивания подпора: в р. Ильдь – в вегетационные периоды 2007, 2008, 2010 и 2011 гг., в реках Себла, Ламь и Юхоть – в 2010 – 2011 гг. Станции сборов первичного материала 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). В пределах границ двух зон устьевой области р. Ильдь – ФЗ и ПЗП – располагалось 4 станции сборов проб макрозообентоса, по одной станции – в ЗСТП, переходной зоне притока и на глубоководном участке Волжского плёса (рисунок). Следует отметить, что исторически р. Ильдь была притоком р. Сутка, которая затем впадала в р. Волгу. Однако после

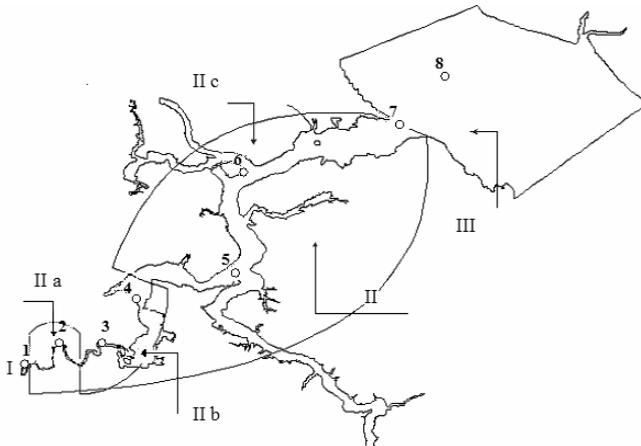


Схема исследованной акватории устьевой области р. Ильдь и Рыбинского водохранилища: I – зона свободного течения притока; II – устьевая область: IIa – переходная зона притока; IIb – фронтальная зона; IIc – переходная зона приемника; III – водохранилище (Крылов и др., 2010; Болотов и др., 2012). 1 – 8 – станции сбора проб макрозообентоса

зарегулирования р. Волги и создания Рыбинского водохранилища водная масса, расположенная выше и ниже места исторического слияния рек Ильдь и Сутка, –

после зарегулирования р. Волги и создания Рыбинского водохранилища водная масса, расположенная выше и ниже места исторического слияния рек Ильдь и Сутка, –

ДРЕЙССЕНИДЫ В УСТЬЕВЫХ ОБЛАСТЯХ МАЛЫХ ПРИТОКОВ

единая часть зоны выклинивания подпора речных вод. В этой зоне, обозначенной как устьевой створ (УС), была расположена станция 7 (см. рисунок). Подробное описание зон и станций содержится в работе С. Э. Болотова с соавторами (2012).

Пробы грунта отбирали дночерпателями 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 ячеек 200 – 220 мкм. Сбор, разборку, камеральную и статистическую обработку собранного материала проводили по стандартной методике (Методика..., 1975) с некоторыми уточнениями и дополнениями (Щербина, 1993).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В течение вегетационных периодов 2007 – 2008 гг. на исследованных участках р. Ильд дрейссениды распределялись следующим образом: в ЗСТП (ст. 1) и переходной зоне притока (ст. 2) они не были обнаружены, во ФЗ встречались редко и в небольшом количестве, в ПЗП и УС их встречаемость и количественное обилие существенно возрастали (табл. 1). Следует отметить, что в ЗСТП донные отложения были представлены в основном песком и камнями, а в устьевой области реки, где были обнаружены дрейссениды, дно было покрыто серым илом, иногда с примесью песка. Кроме того, в составе донных отложений устьевой области часто и в большом количестве встречались раковины отмерших моллюсков-дрейссенид, что позволяло характеризовать данный биотоп как «заиленный ракушечник». Моллюски *Dreissena polymorpha* и *D. bugensis* обычно встречались в совместных поселениях. Наиболее высокие количественные показатели дрейссенид отмечены в УС (табл. 1). Здесь же в конце мая 2007 г. было зарегистрировано максимальное количество молоди обоих видов дрейссенид размером 2 – 12 мм, которая составляла более половины (56 – 76%) от общей численности этих моллюсков. По данным Е. Г. Пряничниковой (2008), изучавшей динамику численности и биомассы двух видов дрейссенид на близлежащем участке Волжского плёса водохранилища, в течение вегетационного сезона 2007 г. эти показатели изменялись в широких пределах, однако средние значения были близки к таковым в устьевой области притока (табл. 1, 2). В 2008 г. в водохранилище отмечено возрастание количественного обилия бугской дрейссены, средняя численность и биомасса которой были выше по сравнению с отмеченными нами величинами в устьевом створе (см. табл. 1, 2).

По нашим наблюдениям, в 2007 г. в УС в составе совместных поселений дрейссенид преобладала *Dreissena polymorpha*, составлявшая 83% от общей численности и 60% от общей биомассы, а в 2008 г. резко увеличилось обилие *D. bugensis* и осенью ее доля составляла ~ 70% от общей численности дрейссенид и ~ 80% от биомассы (см. табл. 1). Аналогичные результаты получены Е. Г. Пряничниковой (2012) в Волжском плёсе Рыбинского водохранилища, где с 2005 по 2012 г. в смешанных поселениях дрейссенид значительно увеличивалась доля *D. bugensis* за счет сокращения численности *D. polymorpha*. Подобные изменения отмечены в последние десятилетия и в других водоёмах (Антонов, Козловский, 2003; Зинченко, Курина, 2012; Львова, 2013; Shcherbina, Buckler, 2006). Это объясняется тем, что бугская дрейссена менее, чем полиморфная, чувствительна к дефициту кислорода в придонных слоях воды (Журавель, 1965; Львова, 2013).

Таблица 1

Численность и биомасса дрейссенид на исследованных участках
устьевой области притоков и водохранилища

Дата	Зона, станция	Донные отложения	Глубина, м	N, экз./м ²		B, г/м ²	
				1	2	1	2
р. Ильдъ							
31.05.07	УС, 7	СИ, ЗР	6	10200	2050	3335.0	884.0
28.05.08	УС, 7	СПИ, ЗР, РО	5.4	660	660	264.0	700.0
10.07.08	УС, 7	ЗР	5.0	3680	5780	1789.0	4466.0
8.09.08	УС, 7	ЗР	4.0	1920	4440	891.0	3672.0
19.05.10	УС, 7	СИ, ЗР	5.0	0	320	0.0	276.0
28.06.07	ПЗП, 6	СИ, ЗР	9	300	0	260.6	0.0
6.09.07	ПЗП, 6	СИ, ЗР	8.5	1040	40	887.8	71.6
8.09.08	ПЗП, 6	ЗР	9.0	20	0	50.6	0.0
18.10.07	ПЗП, 5	ЗР	4.0	460	20	654.6	52.0
28.05.08	ПЗП, 5	ЗР	5.0	1800	300	2544.8	1.4
8.09.08	ПЗП, 5	ЗР	8.0	180	20	220.6	4.2
10.07.08	ПЗП, 5	ЗР	4.0	120	0	240.0	52.0
28.05.08	ФЗ, 4	ЗР	3.8	40	0	110.0	0.0
10.07.08	ФЗ, 4	ЗР	3.0	180	0	270	0.0
31.05.11	В, 8	ЗР	5.0	40	0	36.0	0.0
р. Юхоть							
20.07.11	В	ЗП	3.0	3850	2500	3775.0	975.0
р. Ламь							
15.09.11	ЗСТП	ЗП	2.0	0	200	0.0	1200.0
15.09.11	В	СИ, РО	1.5	0	1550	0.0	1460.0
р. Себла							
11.10.10	В	СИ	6	50	0	70.0	0.0
06.10.10	ПЗП	ЗР	5	480	0	587.0	0.0

Примечание. N – численность, B – биомасса; 1 – *D. polymorpha*, 2 – *D. bugensis*; ЗП – заиленный песок, ЗР – заиленный ракушечник, СИ – серый ил, СПИ – серый песчаный ил, РО – растительные остатки.

Анализ количественного обилия двух видов дрейссенид за сезон наблюдений 2008 г. показал, что в водохранилище средняя численность *D. bugensis* была в ~ 5 раз, а биомасса – в ~ 4 раза выше, чем средние в УС, для *D. polymorpha* эти величины были, соответственно, в 1.6 и в 1.3 раз выше, чем в УС (см. табл. 1, 2).

Таблица 2

Средняя численность и биомасса дрейссенид Волжского плёса
Рыбинского водохранилища*

Год	Вид	Численность, экз./м ²	Биомасса, г/м ²
2007	<i>Dreissena polymorpha</i>	4368±932	2530±238
	<i>Dreissena bugensis</i>	4226±555	3343±293
2008	<i>Dreissena polymorpha</i>	3387±364	1308.1±223
	<i>Dreissena bugensis</i>	14797±4566	5654.7±725

* Данные предоставлены Е. Г. Пряничниковой.

ДРЕЙССЕНИДЫ В УСТЬЕВЫХ ОБЛАСТЯХ МАЛЫХ ПРИТОКОВ

Среди других исследованных притоков наиболее высоким обилием дрейссенид отличался участок Волжского плёса водохранилища в районе впадения р. Юхоть, где общая численность двух видов составляла 6350 экз./м², а биомасса – 4750 г/м² (см. табл. 1). 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 районе впадения р. Ламь в Моложский плёс водохранилища (В) была обнаружена только *D. bugensis*, значения численности и биомассы которой были также высоки (см. табл. 1), при этом молодь размером 3 – 12 мм составляла 25.8% от общей численности. В ПЗП р. Себла была обнаружена *D. polymorpha*, представленная в основном взрослыми особями размером 16 – 29 мм. На станции, расположенной в районе впадения р. Себла в водохранилище, была отмечена единичная находка полиморфной дрейссены (см. табл. 1).

Распределение дрейссенид в исследованных зонах притоков водохранилища имело значительные межгодовые колебания, что могло определяться особенностями метеорологических характеристик, так как вегетационные периоды 2007 – 2008 гг. были близки к среднемуголетним, а периоды 2010 – 2011 гг. характеризовались как аномально жаркий и жаркий (Всероссийский..., 2012, Климатические..., 2012).

Наблюдения, проводившиеся Е. Г. Пряничниковой (2013) в Волжском плёсе водохранилища с 2005 по 2012 гг., показали, что обилие дрейссенид было наиболее высоким в 2008 г., затем последовало значительное снижение их численности и биомассы. По нашим данным, полученным на исследованных участках устьевой области р. Ильдь, в течение вегетационных сезонов 2010 – 2011 гг. дрейссениды не встречались, за исключением однократной находки нескольких особей *Dreissena bugensis* в УС, где в 2007 – 2008 гг. наблюдались наиболее высокие показатели обилия обоих видов (см. табл. 1). В Волжском плёсе водохранилища в течение 2010 г. дрейссениды также не были обнаружены, а в 2011 г. единожды за сезон было зарегистрировано небольшое количество моллюсков *D. polymorpha* (см. табл. 1).

Полученные данные интересно сравнить с результатами мониторинга донного населения на шести стандартных станциях, расположенных в Главном и Волжском плёсах Рыбинского водохранилища (Перова, 2012 б). В 2009 г. оба вида дрейссенид регулярно встречались и были доминирующими видами в составе сообществ макрозообентоса; максимальное обилие этих моллюсков зарегистрировано в июне на серых илах бывшего русла р. Молога – 1860 экз./м² и 1646 г/м² (Перова, 2012 б). При этом в совместных поселениях доминировала *D. bugensis*, доля которой составляла 69% от общей численности и 85% от общей биомассы двух видов. В сентябре 2009 г. обилие дрейссенид на этом участке было также высоким – 1506 экз./м² и 1807 г/м², однако преобладала *D. polymorpha*, составлявшая 86% по численности и 80% по биомассе.

В аномально жаркие годы дрейссениды стали встречаться в водохранилище значительно реже, и в период с июля 2010 г. по октябрь 2011 г. их численность и биомасса снизились в ~10 – 20 раз. В течение всего вегетационного периода 2012 г. и с весны до августа 2013 г. дрейссениды на стандартных станциях Рыбинского водохранилища не встречались. Они были вновь зарегистрированы в августе

2013 г. в Главном плёсе (глубина 15 м, серый ил), где было обнаружено небольшое количество сеголетков *D. polymorpha* (120 экз./м², 9,4 г/м²) размером 6 – 10 мм.

Причиной такого снижения численности и биомассы дрейссенид могла стать аномально высокая температура воды, наблюдавшаяся в июле и августе 2010 г., в период интенсивного размножения моллюсков, и провоцируемое этим снижение содержания кислорода (Лазарева и др., 2013; Пряничникова, 2013). В этот период по сравнению с аналогичными сезонами 2005 – 2009 гг. наблюдалось сокращение численности велигеров дрейссены в 8 – 25 раз (Соколова, 2008, 2012). По-видимому, такое значительное уменьшение численности велигеров наступило вследствие массовой гибели взрослых моллюсков из-за неблагоприятных условий среды (дефицита кислорода в придонных слоях воды) и может служить одной из причин снижения обилия дрейссенид в донных сообществах в дальнейшем.

Следует отметить, что в период наблюдений 2010 – 2011 гг., когда дрейссениды редко и в небольшом количестве встречались в Главном плёсе водохранилища, их численность и биомасса на участках, граничащих с устьями притоков Ламь и Юхоть, а также в устьевом створе р. Себла были относительно высокими (см. табл. 1). По-видимому, в аномально жаркие годы условия существования для этих моллюсков в устьевых областях притоков и прилежащих к ним участках водохранилища были более благоприятны, чем в глубоководной зоне водохранилища. Концентрация бентофауны, в том числе и моллюсков, в русловых и устьевых участках Рыбинского и других Волжских водохранилищ и ранее неоднократно отмечалась исследователями (Митропольский, Луферов, 1966; Рыбинское водохранилище..., 1972; Волга и ее жизнь, 1978). Причина этого – в сочетании усиленной аккумуляции донных отложений в бывших руслах и устьях рек с благоприятным кислородным режимом вследствие временной (особенно весенней) проточности (Митропольский, Луферов, 1966).

Как известно, фронтальная зона устьевой области реки характеризуется градиентом гидрофизических характеристик (Законнов и др., 2010; Крылов и др., 2010; Болотов и др., 2012; Отюкова, 2012). Кроме того, по результатам наших наблюдений, во фронтальной зоне происходят существенные изменения структуры сообществ макрозообентоса, а именно смена реофильной фауны на лимнофильную (Перова, 2012 а) и появление моллюсков-дрейссенид. В пределах устьевых областей притоков Рыбинского водохранилища наибольшей численности и биомассы дрейссениды достигают в переходных зонах приемников и в устьевых створах, сохраняя высокие показатели обилия в близлежащих участках водохранилища (см. табл. 1). По всей видимости, на нижних границах переходной зоны приемника, в устьевой области притока создаются наиболее благоприятные условия обитания моллюсков, оптимально сочетающие более высокое, чем в водохранилище, содержание аккумулируемых органических и биогенных веществ (Крылов и др., 2010; Отюкова, 2012), и большую степень водообмена с водохранилищем и, как следствие, высокое содержание кислорода. Во фронтальной зоне притока количество органических веществ больше (Крылов и др., 2010; Отюкова, 2012), однако замедленный водообмен и снижение содержания кислорода в придонных слоях в межженный период (Крылов и др., 2009) способствуют формированию альфа-мезо- и

ДРЕЙССЕНИДЫ В УСТЬЕВЫХ ОБЛАСТЯХ МАЛЫХ ПРИТОКОВ

полисапробных условий, регистрируемых по показателям структурной организации макрозообентоса и наибольшим по сравнению с другими зонами значениям индекса сапробности (Перова, 2012 а). По этим причинам во фронтальной зоне условия обитания для моллюсков-дрейссенид наименее благоприятны по сравнению с другими участками устьевой области притоков и глубоководной зоной водохранилища.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В зоне свободного течения рек – притоков Рыбинского водохранилища – дрейссениды, за редким исключением, практически не встречались. Появление их поселений зарегистрировано во фронтальной зоне устьевой области притоков. Численность и биомасса моллюсков *Dreissena polymorpha* и *D. bugensis* постепенно увеличивались вдоль продольного профиля устьевых областей рек. Наибольшее обилие дрейссенид наблюдалось в устьевых створах и на участках водохранилища, граничащих с устьями. В совместных поселениях моллюсков в различные сезоны наблюдений доминировал то один вид, то другой, при этом доля молодежи в общей численности у *Dreissena polymorpha* была значительно выше, чем у *D. bugensis*.

Распределение дрейссенид в исследованных зонах притоков и в водохранилище имело значительные межгодовые колебания. Резкое снижение численности и биомассы дрейссенид, наблюдавшееся в 2010 – 2011 гг., по-видимому, связано с неблагоприятными для них условиями существования, вызванными аномально высокой температурой и дефицитом содержания кислорода в придонных слоях воды.

Автор выражает благодарность сотрудникам Института биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН С. Э. Болотову, А. И. Цветкову и М. И. Малину за помощь в сборе материала, а также Е. Г. Пряничниковой за любезно предоставленные данные по численности и биомассе дрейссенид в Волжском плёсе водохранилища.

Исследования выполнены при финансовой поддержке Программы фундаментальных исследований Президиума РАН «Живая природа: современное состояние и проблемы развития», Подпрограмма «Биоразнообразие: состояние и динамика» и Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 07-05-00470).

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 Рос.-Амер. симп. по инвазийным видам. Борок : Рыбинский Дом печати, 2003. С. 18 – 20.

Болотов С. Э., Цветков А. И., Крылов А. В. Гидроэкологическое районирование и гидробиологический режим устьевой области малого притока Рыбинского водохранилища // Бассейн Волги в XXI веке : структура и функционирование экосистем водохранилищ : сб. материалов докл. Всерос. конф. Ижевск : Издатель Пермьяков С. А., 2012. С. 22 – 26.

Волга и ее жизнь. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние, 1978. 348 с.

Всероссийский научно-исследовательский институт гидрометеорологической информации – Мировой центр данных [Электрон. ресурс]. М., 2012. URL: <http://www.meteo.ru> (дата обращения: 28.04.2012).

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. М. ; Л. : Наука, 1965. С. 63 – 64.

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.

Зинченко Т. Д., Курина Е. М. Макрозообентос Саратовского и Куйбышевского водохранилищ: динамика расселения чужеродных видов // Бассейн Волги в XXI веке : структура и функционирование экосистем водохранилищ : сб. материалов докл. Всерос. конф. Ижевск : Издатель Пермьяков С. А., 2012. С. 93 – 96.

Климатические рекорды прошедшего пятилетия на территории Ярославской области (Электронный ресурс) // Ярославский центр по гидрометеорологии и мониторингу окружающей среды [Электрон. ресурс]. Ярославль, 2012. URL: <http://www.yacgms.ru/-2006-2010> (дата обращения: 28.04.2012).

Крылов А. В., Цветков А. И., Малин М. И. Вертикальное распределение зоопланктона малой реки // Поволж. экол. журн. 2009. № 1. С. 47 – 53.

Крылов А. В., Цветков А. И., Малин М. И., Романенко А. В., Поддубный С. А., Отюкова Н. Г. Сообщества гидробионтов и физико-химические параметры устьевой области притока равнинного водохранилища // Биол. внутренних вод. 2010. № 1. С. 65 – 75.

Лазарева В. И., Копылов А. И., Соколова Е. А., Пряничникова Е. Г. Велигеры дрейссенид в трофической сети планктона водохранилищ Волги // Дрейссениды : эволюция, систематика, экология : лекции и материалы докл. II Междунар. шк.-конф. Ярославль : Канцлер, 2013. С. 18 – 35.

Львова А. А. Межгодовые изменения размерного состава дрейссенид Строгинской поймы реки Москвы // Дрейссениды : эволюция, систематика, экология : лекции и материалы докл. II Междунар. шк.-конф. Ярославль : Канцлер, 2013. С. 74 – 77.

Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М. : Наука, 1975. 254 с.

Митропольский В. И., Луферов В. П. Распределение бентоса в Волжском плесе Рыбинского водохранилища // Планктон и бентос внутренних водоемов. М. : Наука, 1966. С. 10 – 15.

Отюкова Н. Г. Гидрохимическая характеристика устьевой области малой реки Ильдь бассейна Рыбинского водохранилища // Бассейн Волги в XXI веке : структура и функционирование экосистем водохранилищ : сб. материалов докл. Всерос. конф. Ижевск : Издатель Пермьяков С. А., 2012. С. 209 – 210.

Перова С. Н. Структура и пространственное распределение макрозообентоса устьевых областей притоков Рыбинского водохранилища // Бассейн Волги в XXI веке : структура и функционирование экосистем водохранилищ : сб. материалов докл. Всерос. конф. Ижевск : Издатель Пермьяков С. А., 2012 а. С. 220 – 223.

Перова С. Н. Таксономический состав и обилие макрозообентоса Рыбинского водохранилища в начале XXI века // Биол. внутренних вод. 2012 б. № 2. С. 1 – 10.

Перова С. Н., Щербина Г. Х. Влияние массовых видов вселенцев на продуктивность макрозообентоса Горьковского водохранилища // Инвазии чужеродных видов в Голарктике : материалы Рос.-Амер. симп. по инвазийным видам. Борок : Рыбинский Дом печати, 2001. С. 165 – 167.

Рыбинское водохранилище и его жизнь. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние, 1972. 364 с.

Пряничникова Е. Г. Динамика размерно-весовой структуры дрейссенид Волжского плеса Рыбинского водохранилища // Дрейссениды : эволюция, систематика, экология : лекции и материалы докл. I Междунар. шк.-конф. Ярославль : Ярославский печатный двор, 2008. С. 116 – 119.

ДРЕЙССЕНИДЫ В УСТЬЕВЫХ ОБЛАСТЯХ МАЛЫХ ПРИТОКОВ

Пряничникова Е. Г. Структурно-функциональные характеристики дрейссенид Рыбинского водохранилища : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Борок, 2012. 21 с.

Пряничникова Е. Г. Многолетний анализ структуры поселений двух видов дрейссенид (Mollusca, Dreissenidae) // Дрейссениды : эволюция, систематика, экология : лекции и материалы докл. II Междунар. шк.-конф. Ярославль : Канцлер, 2013. С. 91 – 94.

Соколова Е. А. Сезонная и многолетняя динамика численности велигеров дрейссены в Рыбинском водохранилище // Дрейссениды : эволюция, систематика, экология : лекции и материалы докл. I Междунар. шк.-конф. Ярославль : Ярославский печатный двор, 2008. С. 136 – 139.

Соколова Е. А. Влияние аномально высокой температуры на зоопланктон Рыбинского водохранилища // Бассейн Волги в XXI веке : структура и функционирование экосистем водохранилищ : сб. материалов докл. Всерос. конф. 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 верхне-волжских водохранилищ // Актуальные проблемы водохранилищ : тез. докл. Всерос. конф. / Ин-т биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН. Ярославль, 2002. С. 333 – 335.

Orlova M. I., Shcherbina G. Kh. On Distribution of *Dreissena bugensis* (Dreissenidae, Bivalvia) in Reservoirs of the Upper Volga River Basin // Зоол. журн. 2002. Т. 81, № 5. С. 515 – 520.

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 Intern. 2006. Vol. 3, № 4. P. 1 – 11.

УДК 594.1(285.2)

ДРЕЙССЕНИДЫ (MOLLUSCA, DREISSENIIDAE) ВЕРХНЕВОЛЖСКИХ ВОДОХРАНИЛИЩ

Е. Г. Пряничникова

*Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН
Россия, 1525742, Ярославская обл., Некоузский р-н, пос. Борок
E-mail: pryanychnikova_e@mail.ru*

Поступила в редакцию 18.05.14 г.

Дрейссениды (Mollusca, Dreissenidae) верхневолжских водохранилищ. – Пряничникова Е. Г. – Приведен анализ результатов многолетних исследований популяций двух видов дрейссенид (*Dreissena polymorpha* Pallas, 1771 и *D. bugensis* Andrusov, 1897) в Рыбинском и Горьковском водохранилищах. Выявлены новые места обитания *D. bugensis* в Рыбинском водохранилище.

Ключевые слова: моллюски, *Dreissena polymorpha*, *Dreissena bugensis*.

Dreissenid species (Mollusca, Dreissenidae) in the Upper Volga reservoirs. – Pryanichnikova E. G. – The results of our long-term studies of populations of two dreissenid species (*Dreissena polymorpha* Pallas, 1771 and *D. bugensis* Andrusov, 1897) in the Rybinsk and Gorky reservoirs are analyzed. New habitats of *D. bugensis* in the Rybinsk reservoir were disclosed.

Key words: mollusks, *Dreissena polymorpha*, *Dreissena bugensis*.

ВВЕДЕНИЕ

В Рыбинском водохранилище *Dreissena polymorpha* Pallas, 1771 встречается с 1947 г. (Жадин, Герд, 1961). В 1997 г. в Волжском плёсе Рыбинского водохранилища впервые обнаружены взрослые особи *D. bugensis* Andrusov, 1897 (Orlova et al., 2000). В настоящее время Рыбинское водохранилище является северной границей ареала *D. bugensis*, образующей массовые поселения в Волжском плёсе (Пряничникова и др., 2011). В 2000 г. бугская дрейссена была обнаружена в Угличском и Горьковском водохранилищах (Орлова, Щербина, 2002; Orlova et al., 2005).

В конце 1990-х – начале 2000-х гг. в этих водохранилищах для развития *D. polymorpha* и вселения *D. bugensis* складывались благоприятные климатические, гидрологические и гидрохимические условия (Экологические проблемы..., 2001; Литвинов, Рощупко, 2010). Основная масса работ по изучению распространения и количественных характеристик дрейссенид в Рыбинском и Горьковском водохранилищах проводилась именно в эти годы (Щербина, 2008; Перова, 2010). Однако в указанных водоёмах метеорологические условия вегетационных периодов 2010 – 2011 гг. резко отличались от среднесезонных и характеризовались аномально жарким и жарким летом (Всероссийский научно-исследовательский..., 2012; Лазарева, Пряничникова, 2013), что могло изменить условия обитания моллюсков и спровоцировать изменение их количественного развития и соотношения.

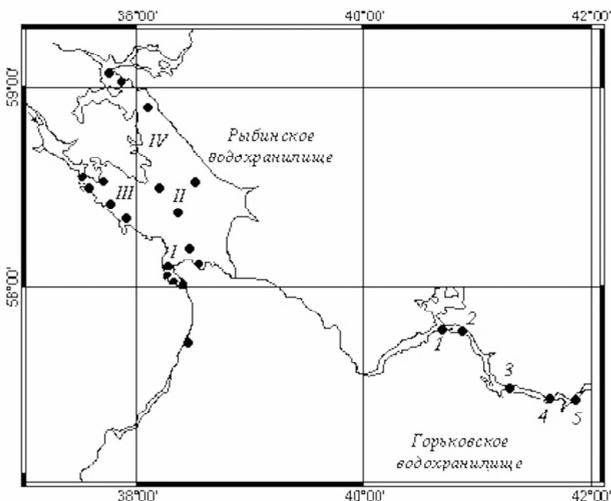
Цель работы – исследование изменений численности и соотношения *D. polymorpha* и *D. bugensis* Рыбинского и Горьковского водохранилищ в 2005 – 2012 гг.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материал для исследования собирали в 2005 – 2012 гг. в различных плёсах Рыбинского водохранилища. В Горьковском водохранилище пробы собирали в 2005, 2007 и 2009 гг. в среднем и нижнем участках речной части (рисунок).

Количественные пробы отбирали при помощи модифицированного дночерпателя ДАК-100 (площадь захвата 0.01 м^2) и дночерпателя ДАК-250 (площадь захвата 0.025 м^2) (по 2 выемки). У всех особей дрейссенид в пробе проводили видовую идентификацию, определяли сырую массу и измеряли длину раковины. В дальнейшем рассчитывали плотность (экз./ м^2) и биомассу ($\text{г}/\text{м}^2$) моллюсков. Для выявления новых мест обитания и уточнения соотношения между двумя видами дрейссенид проводили качественные сборы моллюсков с помощью драги, а также исследовали твердые субстраты с обрастаниями, попадавшие в донный трал при отловах рыбы. В Рыбинском водохранилище было собрано и проанализировано > 200 количественных и 20 качественных проб дрейссенид, в Горьковском – 44 и 10 проб соответственно.

Представление данных в графическом виде и статистическая обработка были выполнены на ПК с использованием рекомендаций, изложенных в основополагающих работах (Методика..., 1975; Песенко, 1982). Ошибка среднего арифметического $M \pm SE$ приведена при $n \geq 3$.



Карта расположения точек сбора проб дрейссенид в Рыбинском и Горьковском водохранилищах. Римскими цифрами обозначены плёсы Рыбинского водохранилища, арабскими – номера станций в Горьковском водохранилище

РЕЗУЛЬТАТЫ

Рыбинское водохранилище. В Волжском плёсе водохранилища с 1997 г. совместно обитают два вида дрейссенид: *D. polymorpha* и *D. bugensis* (Orlova et al., 2000). В период с 2005 по 2012 г. их численность сократилась более чем в пять (*D. polymorpha*) и три (*D. bugensis*) раза (табл. 1).

Первый этап снижения численности дрейссенид, и особенно *D. polymorpha* (более чем в 3 раза), был зарегистрирован в 2009 г. Второй этап снижения численности обоих видов до наименьших за исследуемый период значений отмечен в 2010 г., который отличался аномально высокой температурой воздуха и воды (Ла-

зарева, Пряничникова, 2013). Численность полиморфной дрейссены составила < 10 экз./м², что в > 100 раз меньше, чем в 2005 г. (Пряничникова и др., 2011), численность бугской дрейссены сократилась в > 30 раз. К 2012 г. наметилась положительная динамика численности обоих видов дрейссенид (см. табл. 1). Несмотря на снижение плотности дрейссенид в исследуемый период, основу их численности составляет *D. bugensis* (в среднем 77% от общей, на отдельных участках – до 99%).

Таблица 1

Численность дрейссенид (тыс. экз./м²) в Рыбинском водохранилище в 2005 – 2012 гг.

Плёс	2005		2006		2007		2008	
	DP	DB	DP	DB	DP	DB	DP	DB
В	1.1±0.6	1.9±0.6	1.6±1.0	1.7±0.7	1.3±1.0	3.4±0.5	2.3±1.1	8.3±3.8
Г	1.1	0	–	–	–	–	–	–
М	1.3±0.8	ед. экз.	–	–	3.9	0	4.1±0.6	0
Ш	0.2	0	–	–	0.2	0	0.5±0.4	0
Плёс	2009		2010		2011		2012	
	DP	DB	DP	DB	DP	DB	DP	DB
В	0.6±0.2	4.8±2.3	ед. экз.	0.06±0.03	ед. экз.	0.3	0.2	0.7
Г	0.6±0.3	0.4±0.2	0.5±0.4	0.1±0.09	ед. экз.	0.3±0.1	–	–
М	–	–	–	–	–	–	ед. экз.	0
Ш	–	–	–	–	–	–	0.2±0.1	0

Примечание. В – Волжский, Г – Главный, М – Моложский, Ш – Шекснинский плёсы; DP – *Dreissena polymorpha*, DB – *D. bugensis*, «прочерк» – нет данных, ед. экз. – единичные экземпляры (≤ 3 в пробе).

В Главном плёсе оба вида дрейссенид встречаются с 2008 г., когда в качественных пробах впервые была отмечена *D. bugensis*. Ее доля была относительно невелика и составляла 1.3% от общей численности дрейссенид. В 2009 г. в Главном плёсе Рыбинского водохранилища *D. bugensis* уже присутствовала в количественных пробах, где она составляла около 25% общей численности дрейссенид (Перова, 2012). В 2009 – 2011 гг. численность бугской дрейссены не изменилась, но к 2011 г. произошло увеличение ее доли в общей численности дрейссенид до 93% за счет сокращения плотности *D. polymorpha*.

В Моложском плёсе в донных биоценозах отмечалась *D. polymorpha*, лишь в 2005 г. были обнаружены единичные особи *D. bugensis* (Пряничникова и др., 2011), а в 2012 г. – несколько пустых створок. Численность *D. polymorpha* варьировала от нескольких тысяч на м² в 2008 г. до единичных экземпляров в пробе в 2012 г. (см. табл. 1).

В Шекснинском плёсе обнаружена лишь *D. polymorpha*, численность которой была меньше, чем в других плёсах, и практически не изменялась в период 2005 – 2012 гг. (см. табл. 1).

Таким образом, к концу 2012 г. на большей части акватории Рыбинского водохранилища произошло сокращение численности полиморфной и бугской дрейссены в моно- и двувидовых поселениях.

ДРЕЙССЕНИДЫ ВЕРХНЕВОЛЖСКИХ ВОДОХРАНИЛИЩ

Горьковское водохранилище. В 2005 – 2009 гг. на всех исследованных станциях речного участка совместно обитали оба вида дрейссенид, но основу составляла *D. polymorpha* (56 – 98% общей численности) (табл. 2). В течение исследованного периода средняя численность дрейссенид практически не изменялась, лишь в 2007 г. зарегистрировано ее повышение, что связано с увеличением количества молодых моллюсков (≤ 15 мм) с 42% в 2005 г. до 55% в популяциях *D. polymorpha* и с < 1 до 63% в популяциях *D. bugensis*.

Таблица 2

Численность дрейссенид (экз./м²) речного участка Горьковского водохранилища
в исследованные годы

Станция	2005		2007		2009	
	DP	DB	DP	DB	DP	DB
1	4.5±0.1	3.5±0.4	12.1±1.4	1.8±0.1	5.9±1.8	3.8±1.1
2	1.7±0.3	ед. экз.	3.0±0.3	0.3±0.1	3.6±0.7	0.7±0.1
3	3.1±0.4	0.9±0.04	4.4±0.7	4.7±0.7	3.1±0.6	2.4±1.3
4	3.1±0.4	1.1±0.6	7.8±0.5	1.3±0.6	ед. экз.	ед. экз.
5	2.7±1.1	0.7±0.4	0	0	0	0

Примечание. Условные обозначения см. табл. 1.

Снижение численности дрейссенид на станциях 4 и 5 связано, скорее всего, с особенностями воздействия подогретых вод Костромской ГРЭС, поступающих по отводящим каналам через устьевые заливы рек Кешки и Шачи. Помимо этого, вода в заливе р. Шачи отличается высоким содержанием ОВ и взвесей (Былинкина, 2000). Высокие концентрации взвеси (> 20 г/м³) действуют угнетающе на фильтрационную активность дрейссены (Михеев, 1966), что также могло привести к гибели моллюсков.

В целом за период исследования в Горьковском водохранилище не отмечены значительные изменения средней численности как полиморфной, так и бугской дрейссены.

ОБСУЖДЕНИЕ

В течение последнего десятилетия в большинстве водоёмов наблюдается рост численности и доли *D. bugensis* (Shcherbina, Buckler, 2006) и снижение численности *D. polymorpha* (Антонов, Козловский, 2001; Зинченко, Курина, 2012; Фагг, Раупе, 2010). Подобные ситуации описаны также для водохранилищ, где оба вида дрейссенид совместно обитают длительное время. Так, на Запорожском и Днепровском водохранилищах 80 – 90% численности моллюсков составляет *D. bugensis* (Журавель, 1965; Лубянов, Золотарева, 1976).

Известно, что *D. bugensis* менее чем *D. polymorpha* требовательна к содержанию растворенного кислорода и способна обитать на илах (Журавель, 1965; Шкорбатов, 1973; Лубянов, Золотарева, 1976; Мороз, 1980; Шкорбатов и др., 1994; Jones et al., 2005; Orlova et al., 2005). Кроме того, показано, что скорость фильтрации дрейссены бугской выше, чем у полиморфной (Пряничникова, Щербина, 2005).

Следовательно, популяции *D. bugensis* по сравнению с *D. polymorpha* как в южных, так и в северных водоёмах менее чувствительны к ухудшению кислородного режима, заиливанию водоёмов, более устойчивы при их эвтрофировании и крайне редко после первичной вспышки численности уступают свои позиции в смешанном поселении (Shcherbina, Buckler, 2006).

Однако, несмотря на эти преимущества, в Рыбинском водохранилище рост численности бугской дрейссены наблюдался лишь до 2008 г., а с 2009 г. ее плотность стала уменьшаться, а увеличение доли *D. bugensis* в общей численности дрейссенид происходило за счет сокращения количества *D. polymorpha*.

Возможно, одной из причин колебаний численности бугской дрейссены в Рыбинском водохранилище является изменение концентрации катионов кальция в водоёме. Показано (Мартемьянов, 2013), что по сравнению с дрейссеной полиморфной *D. bugensis* более требовательна к содержанию ионов кальция в воде и лимитирующей является концентрация 25 мг/л. Очевидно, по этой причине она первой успешно освоила Волжский плёс Рыбинского водохранилища, где уровень ионов кальция выше, чем в других участках водоёма и менее подвержен сезонным колебаниям (Былинкина, 2001). С 2009 г. в Волжском плёсе наблюдается снижение содержания ионов кальция в весенний период (Цельмович, Отюкова, 2012), что могло способствовать сокращению численности *D. bugensis*.

Причина уменьшения плотности *D. polymorpha* в Рыбинском водохранилище, которое особенно ярко проявилось в 2010 – 2011 гг., могла заключаться в изменении кислородного режима, спровоцированного аномальными метеорологическими условиями (Лазарева, Пряничникова, 2013). Ранее кислородный режим на большей части акватории водохранилища в течение практически всего года был благоприятным, дефицит кислорода в придонных слоях наиболее глубоких и малопроточных участков мог возникать лишь в феврале – марте (Былинкина, 2001). С 2010 г. в придонном слое Рыбинского водохранилища регистрируется снижение содержания кислорода до критических величин и в вегетационный период (Лазарева, Пряничникова, 2013). Именно это могло отрицательно воздействовать на оседающих велигеров и взрослых особей *D. polymorpha*, которая более чем *D. bugensis* требовательна к содержанию кислорода в воде (Шкорбатов, 1973; Мороз, 1980; Шкорбатов и др., 1994).

Очевидно, что в речной части Горьковского водохранилища, где наблюдаются более высокие, чем в Рыбинском, скорости течения (Литвинов, Поддубный, 2001), снижения содержания растворенного кислорода не происходит, а вода характеризуется концентрацией ионов кальция выше лимитирующего значения, для бугской дрейссены (25 мг/л) каких-либо значимых межгодовых колебаний численности обоих видов дрейссенид не наблюдалось (Былинкина 2001; Биологическое обоснование..., 2012).

Способствовать сокращению численности дрейссенид в водохранилищах может выедание молодых моллюсков (< 20 мм) рыбами-бентофагами, которые, как показано в Учинском водохранилище, потребляют до 80% особей *D. polymorpha* размером до 15 мм (Львова, 1978). В Рыбинском водохранилище, единственном из водоёмов Волжского каскада, в промысловом количестве обитает крупная моллю-

ДРЕЙССЕНИДЫ ВЕРХНЕВОЛЖСКИХ ВОДОХРАНИЛИЩ

скоядная форма плотвы (Стрельникова и др., 2001). Вероятно, фактор выедания дрейссенид рыбами-бентофагами совместно с вышеизложенными, также мог повлиять на изменение численности дрейссенид в Рыбинском водохранилище по сравнению с Горьковским.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В период с 2008 – 2012 гг. в Рыбинском водохранилище отмечено снижение численности *D. polymorpha* и *D. bugensis*. Наиболее вероятные причины для *D. polymorpha* – это дефицит растворенного кислорода в придонных слоях, а для *D. bugensis* – длительное весеннее снижение концентрации катионов кальция.

В Горьковском водохранилище значительных изменений численности дрейссенид в исследуемый период не зарегистрировано в связи с более благоприятным гидрохимическим режимом. Однако остается вопрос о влиянии аномальной жары на количество дрейссенид в условиях проточности и воздействия подогретых вод.

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 Рос.-Амер. симп. по инвазийным видам. Борок : Рыбинский Дом печати, 2003. С. 18 – 20.

Биологическое обоснование к прогнозу на 2013 год по Горьковскому водохранилищу, Галичскому и Чухломскому озерам, объектам промысла, субъектам РФ // Нижегородская лаборатория ФГБНУ «ГосНИОРХ» [Электронный ресурс]. Н. Новгород, 2012. URL: <http://minesco-nn.ru/prognoz-odu-na-2013-g/, file.pdf> (дата обращения: 20.02.2014).

Былинкина А.А. Гидрохимический режим // Современная экологическая ситуация в Рыбинском и Горьковском водохранилищах: состояние биологических сообществ и перспективы рыборазведения / отв. ред. Н. М. Минеева. Ярославль : Изд-во Ярослав. гос. техн. ун-та, 2000. С. 26 – 40.

Былинкина А. А. Гидрохимическая характеристика // Экологические проблемы Верхней Волги / под ред. А. И. Копылова. Ярославль : Изд-во Ярослав. гос. техн. ун-та, 2001. С. 26 – 36.

Всероссийский научно-исследовательский институт гидрометеорологической информации – Мировой центр данных [Электрон. ресурс]. М., 2012. URL: <http://www.meteo.ru> (дата обращения: 28.04.2012).

Жадин В. И., Герд С. В. Реки, озера и водохранилища СССР, их фауна и флора. М. : Учпедгиз, 1961. 599 с.

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. 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 веке : структура и функционирование экосистем водохранилищ : сб. материалов докл. Всерос. конф. / отв. ред. А. В. Крылов. Ижевск : Издатель Пермьяков С. А., 2012. С. 93 – 96.

Лазарева В. И., Прянничникова Е. Г. Отклик экосистем водохранилищ верхней волги на потепление климата: изменение кислородного режима и его влияние на гидробионтов // Формирование и реализация экологической политики на региональном уровне : материалы VI Всерос. с междунар. участием науч.-практ. конф. / под науч. ред. Г. А. Фоменко. Ярославль : Изд-во Академии Пастухова, 2013. С. 35 – 39.

Литвинов А. С., Поддубный С. А. Течения, волнение // Экологические проблемы Верхней Волги / под ред. А. И. Копылова. Ярославль : Изд-во Ярослав. гос. техн. ун-та, 2001. С. 11 – 18.

Литвинов А. С., Роуцунко В. Ф. Многолетние изменения элементов гидрометеорологического режима Рыбинского водохранилища // Метеорология и гидрология. 2010. № 7. С. 75 – 84.

Лубянов И. П., Золотарева В. И. Особенности биологии *Dreissena bugensis* (Andr.) – важного биофильтра Запорожского водохранилища // Гидробиологические исследования самоочищения водоемов. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние, 1976. С. 129 – 133.

Львова А. А. Продукция *Dreissena polymorpha* (Pall.) Учинского водохранилища // Комплексные исследования водохранилищ. М. : Наука, 1978. Вып. 4. С. 208 – 215.

Мартемьянов В. И. Пороговые концентрации катионов во внешней среде определяющие границы распространения *Dreissena polymorpha* и *Dreissena bugensis* в пресных водоемах // Дрейссениды : эволюция, систематика, экология : лекции и материалы докл. II Междунар. shk.-конф. Ярославль : Канцлер, 2013. С. 80 – 83.

Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М. : Наука, 1975, 254 с.

Михеев В. П. О скорости фильтрации воды дрейссеной // Планктон и бентос внутренних водоемов. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние, 1966. С. 134 – 138.

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. Структура макрозообентоса Горьковского водохранилища в начале XXI века // Биол. внутренних вод. 2010. № 2. С. 44 – 50.

Перова С. Н. Таксономический состав и обилие макрозообентоса Рыбинского водохранилища в начале XXI века // Биол. внутренних вод. 2012. № 2. С. 45 – 54.

Песенко Ю. А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М. : Наука, 1982. 287 с.

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 // Биол. внутренних 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 / отв. ред. И. К. Ривьер. Рыбинск : Рыбинский дом печати, 2005. С. 278 – 290.

Стрельникова А. С., Герасимов Ю. В., Надилов С. Н. Структура и состояние популяций основных промысловых видов рыб Рыбинского водохранилища // Экологические проблемы Верхней Волги / под ред. А. И. Копылова. Ярославль : Изд-во Ярослав. гос. техн. ун-та, 2001. С. 179 – 186.

Цельмович О. Л., Отюкова Н. Г. Солевой состав Рыбинского водохранилища в начале XXI века // Бассейн Волги в XXI веке : структура и функционирование экосистем водохранилищ : сб. материалов докл. Всерос. конф. / отв. ред. А. В. Крылов. Ижевск : Издатель Пермьяков С. А., 2012. С. 334 – 335.

Шкорбатов Г. Л. Эколого-физиологические аспекты микроэволюции водных животных. Харьков : Изд-во Харьк. ун-та, 1973. 200 с.

Шкорбатов Г. Л., Карневич А. Ф., Антонов П. И. Экологическая физиология // Дрейссена *Dreissena polymorpha* (Pallas) (Bivalvia, Dreissenidae). Систематика, экология, практическое значение / под ред. Я. И. Старобогатова. М. : Наука, 1994. С. 67 – 108.

Щербина Г. Х. Современное распространение, структура и средообразующая роль дрейссенид // Дрейссениды : эволюция, систематика, экология : лекции и материалы докл. I Междунар. shk.-конф. Ярославль : Ярославский печатный двор, 2008. С. 23 – 43.

ДРЕЙССЕНИДЫ ВЕРХНЕВОЛЖСКИХ ВОДОХРАНИЛИЩ

Экологические проблемы Верхней Волги. Ярославль : Изд-во Ярослав. гос. техн. ун-та, 2001. 427 с.

Farr M. D., Payne B. S. Environmental Habitat Conditions Associated with Freshwater Dreissenids // Aquatic Nuisance Species Research Program. 2010. 32 p.

Jones L. A., Riccardi 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. Vol. 62, № 9. P. 1953 – 1962.

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. Copenhagen, 2000. P. 194.

Orlova M. I., Therriault T. W., Antonov P. I., Shcherbina G. Kh. Invasion ecology of quagga mussels (*Dreissena rostriformis bugensis*) : a review of evolutionary and phylogenetic impacts // Aquatic Ecology. 2005. Vol. 39, № 4. P. 401 – 418.

Shcherbina G. Kh., Buckler D. R. Distribution and Ecology of *Dreissena polymorpha* (Pallas) and *D. bugensis* (Andrusov) in the Upper Volga Basin // J. of ASTM International. 2006. Vol. 3, № 4. P. 1 – 11.

УДК 574.587(285.2):591+594.1

**МАКРОЗООБЕНТОС СОВМЕСТНЫХ ПОСЕЛЕНИЙ
ДВУХ ВИДОВ ДРЕЙССЕНИД (MOLLUSCA, DREISSENIIDAE)
В РЫБИНСКОМ ВОДОХРАНИЛИЩЕ**

Е. Г. Пряничникова

*Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН
Россия, 1525742, Ярославская обл., Некоузский р-н, пос. Борок
E-mail: pryanychnikova_e@mail.ru*

Поступила в редакцию 18.05.14 г.

Макрозообентос совместных поселений двух видов дрейссенид (Mollusca, Dreissenidae) в Рыбинском водохранилище. – Пряничникова Е. Г. – Приведены результаты исследований структуры макрозообентоса в совместных поселениях двух видов дрейссенид (*Dreissena polymorpha* Pallas, 1771 и *D. bugensis* Andrusov, 1897) в Рыбинском водохранилище. Максимальное видовое богатство и обилие макрозообентоса характерны для биоценоза с преобладанием *D. polymorpha*. При увеличении доли *D. bugensis* эти показатели достоверно снижаются. В макрозообентосе биоценозов поселений обоих видов дрейссенид наибольшую роль играют детритофаги-глотатели, представленные олигохетами с доминирующим видом *Potamothrix moldaviensis* Vejdovsky et Mrazek, 1902.

Ключевые слова: макрозообентос, *Dreissena polymorpha*, *Dreissena bugensis*, Рыбинское водохранилище.

Macrozoobenthos of joint communities of two dreissenid species (Mollusca, Dreissenidae) in the Rybinsk reservoir. – Pryanychnikova E. G. – The results of our studies of the macrozoobenthos structure in joint communities of two dreissenid species (*Dreissena polymorpha* Pallas, 1771 and *D. bugensis* Andrusov, 1897) in the Rybinsk reservoir are presented. The maximum species richness and macrozoobenthos abundance are typical for a biocenosis where *D. polymorpha* predominates. With the increase of *D. bugensis* these values reliably reduce. In both types of dreissenid biocenoses the most important role is played by oligochaetes with the predominance of *Potamothrix moldaviensis* Vejdovsky et Mrazek, 1902.

Key words: macrozoobenthos, *Dreissena polymorpha*, *Dreissena bugensis*, Rybinsk reservoir.

ВВЕДЕНИЕ

Изучение макрозообентоса в сообществах, формируемых двумя видами дрейссенид (*Dreissena polymorpha* Pallas, 1771 и *D. bugensis* Andrusov, 1897), имеет сравнительно небольшую историю. Это связано с тем, что второй вид – *D. bugensis* – до недавнего времени в Европе был характерен только для лиманов и искусственных водоёмов Черноморского бассейна (Харченко, 1995; Mills et al., 1996). В бассейне Средней Волги (Куйбышевское водохранилище) дрейссена бугская впервые была обнаружена в 1992 г. (Антонов, 1993), в бассейне Верхней Волги (Рыбинское водохранилище) *D. bugensis* обитает с 1997 г. (Orlova et al., 2000).

По результатам исследований различных авторов (Каратаев, Ляхнович, 1988; Перова, Щербина, 1998; Щербина, 2001; Пряничникова, 2007; Яковлева, Яковлев, 2011), дрейссениды в благоприятных для них условиях выступают как доминирующий элемент донных и перифитонных сообществ макробеспозвоночных, а так-

МАКРОЗООБЕНТОС СОВМЕСТНЫХ ПОСЕЛЕНИЙ ДВУХ ВИДОВ ДРЕЙССЕНИД

же как мощный биотический фактор формирования всего облика экосистемы. Совместно с дрейссенидами встречается до 100 видов и форм других макробеспозвоночных, в том числе моллюски, ракообразные, олигохеты, пиявки, личинки насекомых и пр. (Каратаев и др., 1994). В зависимости от различных абиотических и биотических факторов в комплекс доминантов сообществ, формируемых дрейссенидами, входят различные виды макробеспозвоночных. Развитие биоценоза полиморфной дрейссены на затопленных руслах рек, особенно в речных пелагиальных водохранилищах, способствует обогащению грунтов органическим веществом (Каратаев и др., 1994). В результате жизнедеятельности этого моллюска-фильтратора в донные отложения поступают агглютинаты и фекалии, которые служат пищей и строительным материалом для домиков многих донных беспозвоночных.

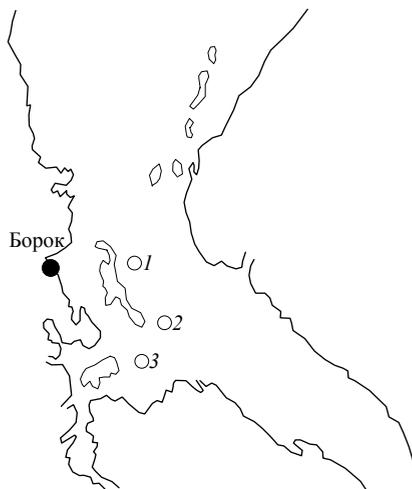
Большая часть исследований была посвящена изучению биоценозов донных макробеспозвоночных, сформированных *D. polymorpha*. В настоящее время в связи с возрастающей ролью вселившегося моллюска *D. bugensis* весьма актуально проведение сравнительного анализа структуры макрозообентоса в зависимости от преобладания одного или другого вида дрейссенид.

Цель работы – изучение характеристик сообществ макрозообентоса Рыбинского водохранилища, формирующихся в совместных поселениях дрейссенид и в зависимости от преобладания *D. polymorpha* или *D. bugensis*.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Совместные поселения двух видов дрейссенид в Рыбинском водохранилище были обнаружены только в Волжском плёсе (Пряничникова и др., 2011). Сбор макрозообентоса производили на трех станциях (рисунок). Глубина отбора проб изменялась от 4 до 6 м и зависела от колебаний уровня воды в водохранилище. Тип биотопа на всех станциях был сходным – заиленный ракушечник. Основную часть материала собирали через каждые 2 недели с мая по октябрь 2005 – 2007 гг. дночерпателем ДАК-100 с площадью захвата 0.01 м² (по 2 выемки). Грунт промывали в мешке из газа с ячейей 220 мкм непосредственно на водоёме.

Последующую обработку собранного материала проводили по стандартной методике, принятой в ИБВВ РАН (Методика изучения..., 1975), с некоторыми дополнениями (Щербина, 1993). Для оценки состояния сообществ макрозообентоса использовались следующие показатели: численность N , экз./м², биомасса B , г/м², частота встречаемости P , %, число видов S , индекс видового разнообразия Шеннона – Уивера H , бит/экз.



Карта-схема расположения станций отбора проб макрозообентоса в Волжском плёсе Рыбинского водохранилища в 2005 – 2007 гг.

При выявлении комплексов доминирующих видов применялся модифицированный индекс плотности Арнольди (Арнольди, 1949) в модификации Г. Х. Щербина (1993), рассчитанный по формуле

$$d = \sqrt[3]{P_{\%} N_{\%} B_{\%}}$$

где d – индекс плотности, %; $P_{\%}$ – встречаемость, %; $N_{\%}$ – процентное отношение средней численности вида в анализируемой выборке проб к средней численности всего сообщества, %; $B_{\%}$ – процентное отношение средней биомассы вида в анализируемой выборке проб к средней биомассе всего сообщества, %. Доминантами считали представителей с $d > 10\%$.

Для выявления степени сходства видового состава между станциями был применен коэффициент видового сходства Сьеренсена (Sørensen, 1948).

Более подробно методика изложена в предыдущих работах (Пряничникова, 2007, 2012). Всего собрано и проанализировано > 260 проб макрозообентоса.

Биоценоз с доминированием *D. polymorpha* или *D. bugensis* выделяли по доле вида > 50% от общей численности дрейссенид.

РЕЗУЛЬТАТЫ

В 2005 – 2007 гг. в Волжском плёсе Рыбинского водохранилища в составе сообществ макрозообентоса биоценозов, формируемых двумя видами дрейссенид, обнаружено 103 таксона беспозвоночных, из них 97 в ранге вида. Наиболее широко представлена фауна хирономид – 40 видов и форм, несколько меньше моллюсков – 27 таксонов, олигохет – 12 видов и пиявок – 5. Кроме того, в поселениях дрейссенид обнаружены полихеты – 1 вид, ракообразные – 2, личинки поденок – 3, ручейников – 6 и мокрецов – 4 вида.

Индекс фаунистического сходства между изученными станциями Волжского плёса был достаточно высоким, наибольшее значение (0.75) отмечено между биотопами с доминированием *D. polymorpha* (станции 1 и 3), наименьшие (0.62 и 0.71) – зарегистрированы между станциями 1 и 2 и станциями 2 и 3 соответственно.

Наибольшее количество таксонов (101) обнаружено в биоценозах с доминированием *D. polymorpha* (ст. 1 и ст. 3) (табл. 1). Большинство из них представлены хирономидами (39), моллюсками (27) и олигохетами (15). В биоценозе с доминированием *D. bugensis* выявлено 55 таксонов. Основу видового богатства здесь формировали хирономиды (23) и олигохеты (11). Среднее число видов в пробе в биоценозе *D. polymorpha* (12 ± 0.38) выше, чем в биоценозе *D. bugensis* (6 ± 0.31).

К постоянным видам макробеспозвоночных (частота встречаемости $\geq 50\%$) биоценоза *D. polymorpha* относились 4 вида: *Potamothrix moldaviensis* (Vejdovsky et Mrazek, 1902), *Cryptochironomus obreptans* (Walker, 1856), *Helobdella stagnalis* (Linnaeus, 1758) и *Limnodrilus hoffmeisteri* Claparede, 1862. Последние два вида также являются постоянными для биоценоза полиморфной дрейссены в оз. Плещеево (Щербина, 2008). В биоценозе с доминированием *Dreissena bugensis* выделены только два постоянных вида олигохет – *Limnodrilus hoffmeisteri* и *Potamothrix moldaviensis*.

Таблица 1

Средняя численность (*N*) и биомасса (*B*) дрейссенид в 2005 – 2007 гг.

Вид	2005 г.		2006 г.		2007 г.	
	<i>N</i> , экз./м ²	<i>B</i> , г/м ²	<i>N</i> , экз./м ²	<i>B</i> , г/м ²	<i>N</i> , экз./м ²	<i>B</i> , г/м ²
Станция 1						
<i>D. bugensis</i>	<u>489±92</u> 167–966	<u>1172±218</u> 205–2292	<u>2473±503</u> 23–4717	<u>1319±4376</u> 145–4715	<u>4226±555</u> 917–6167	<u>3343±293</u> 1541–4723
<i>D. polymorpha</i>	<u>2679±397</u> 883–387	<u>3023±400</u> 1246–472	<u>3187±709</u> 152–7950	<u>2773±299</u> 1729–508	<u>4368±932</u> 1383–11567	<u>2530±238</u> 1787–4240
Станция 2						
<i>D. bugensis</i>	<u>1831±290</u> 467–3667	<u>4944±793</u> 1155–8971	<u>2039±376</u> 67–3350	<u>6953±661</u> 3462–9447	<u>2023±165</u> 1350–2850	<u>5864±407</u> 4017–7993
<i>D. polymorpha</i>	<u>105±36</u> 0–300	<u>428±267</u> 0–364	<u>77±34</u> 17–367	<u>171±68</u> 22–657	<u>115±62</u> 0–617	<u>80±39</u> 0–342
Станция 3						
<i>D. bugensis</i>	<u>363±122</u> 15–443	<u>446±182</u> 108–885	<u>1773±428</u> 20–3483	<u>1174±215</u> 233–2682	<u>3578±329</u> 1767–4783	<u>4693±462</u> 2735–6443
<i>D. polymorpha</i>	<u>2533±226</u> 175–2900	<u>2755±131</u> 2483–3028	<u>4723±1200</u> 313–12800	<u>2882±314</u> 1057–4515	<u>4372±161</u> 3517–5167	<u>2221±108</u> 1923–2948

Примечание. В числителе – среднее значение показателя и ошибка средней, в знаменателе – минимальная и максимальная величина показателя.

В биоценозе с доминированием *Dreissena polymorpha* выше не только видовое богатство, но и видовое разнообразие (табл. 2). Между биоценозами двух видов дрейссенид существуют достоверные отличия ($p < 0.05$) по величине индекса Шеннона.

Несмотря на сходную сезонную динамику численности и биомассы, в 2005 – 2007 гг. количественные показатели макрозообентоса биоценозов при доминировании того или другого вида дрейссенид различались (табл. 3). Наибольшая численность и биомасса бентоса были в биоценозах с преобладанием *D. polymorpha*. Основную часть донных беспозвоночных в них по численности и по биомассе составляли олигохеты.

В биоценозе с доминированием *D. bugensis* олигохеты также формировали значительную долю численности макрозообентоса, но наибольший вклад в биомассу вносили хирономиды (см. табл. 3).

В сообществах обоих видов дрейссенид наибольшая встречаемость отмечена для олигохеты *Potamothrix moldaviensis*. Это связано с тем, что в Рыбинском водохранилище олигохеты *P. moldaviensis* и *Limnodrilus hoffmeisteri* характеризуются высокой встречаемостью и за пределами биоценозов дрейссенид (Перова, 2004).

Таблица 2
Количественные характеристики макрозообентоса биоценозов дрейссенид в 2005 – 2007 гг.

Год	Биоценоз с доминированием	
	<i>D. polymorpha</i>	<i>D. bugensis</i>
2005	<u>2347±390</u>	<u>802±105</u>
	11.1±0.86	4.7±0.55
2006	<u>2434±234</u>	<u>818±152</u>
	8.0±0.28	4.1±0.46
2007	<u>1873±297</u>	<u>688±111</u>
	7.8±0.50	3.2±0.17

Примечание. В числителе – численность, экз./м²; в знаменателе – биомасса, г/м².

Таблица 3

Многолетние изменения основных характеристик макрозообентоса биоценозов дрейссенид

Показатель	Биоценоз <i>D. polymorpha</i> *	Биоценоз с доминированием	
		<i>D. polymorpha</i>	<i>D. bugensis</i>
H_N	<u>3.25±0.12</u> 2.87–3.51	<u>2.66±0.06</u> 2.51–2.77	<u>2.12±0.09</u> 2.02–2.18
H_B	<u>3.14±0.14</u> 2.70–3.46	<u>2.41±0.06</u> 2.29–2.49	<u>1.68±0.08</u> 1.61–1.74
S (в пробе)	25±1.70	12±0.38	6±0.31
N (общая)	<u>17542±3885</u> 5825–29800	<u>2214±178</u> 988–4867	<u>768±71</u> 225–2017
N (хириномиды)	<u>3483±990</u> 1625–7525	<u>400±46</u> 50–1933	<u>175±21</u> 33–417
N (олигохеты)	<u>13171±4006</u> 3850–27300	<u>1271±106</u> 75–3350	<u>461±55</u> 50–1333
B (общая)	<u>60.00±10.95</u> 21.40–82.50	<u>8.92±0.79</u> 2.90–22.50	<u>3.96±0.53</u> 0.91–12.10
B (хириномиды)	<u>43.47±9.03</u> 13.43–63.03	<u>1.72±0.28</u> 0.04–13.88	<u>1.54±0.36</u> 0.04–9.20
B (олигохеты)	<u>10.04±2.31</u> 3.18–18.25	<u>3.77±0.32</u> 0.31–10.98	<u>1.41±0.21</u> 0.17–4.31

Примечание. * 1990 – 1993 гг., данные Г. Х. Щербины, ИБВВ РАН. В числителе – средние, в знаменателе – минимальные и максимальные значения.

В трофической структуре макрозообентоса биоценозов дрейссенид преобладали детритофаги-глутатели за счет значительного развития олигохет. Они составляли > 50% численности и ~ 40% биомассы обоих биоценозов. Это объясняется тем, что дрейссениды осаждают большое количество взвешенного органического вещества в виде фекалий и агглютинатов, составляющих основу питания олигохет (Монаков, 1998). Большое значение (до 19% численности и 44% биомассы) в биоценозах дрейссенид имели фитодетритофаги-фильтраторы+собиратели (в основном представленные личинками хирономид и некоторыми видами моллюсков). Представители данной трофической группы предпочитают питаться в биоценозе дрейссенид (Львова-Качанова, Извекова, 1973; Монаков, 1998).

ОБСУЖДЕНИЕ

Повышение плотности поселений дрейссенид приводит к увеличению продуктов их жизнедеятельности, которые, оседая на дно, положительно влияют на развитие макрозообентоса, особенно олигохет и хищных беспозвоночных. Преимущество агглютинированных дрейссеной кормов может быть объяснено тем, что, ослизнясь в мантийной полости моллюсков, взвесь обогащается бактериями и становится более усвояемой, благодаря пищеварительному действию экзоферментов мукоцитов моллюска (Львова-Качанова, Извекова, 1973). Например, в 1990 г. в Рыбинском водохранилище, когда плотность друз *Dreissena polymorpha* возросла в 2.3 раза относительно 1980 г., доля олигохет в биоценозе увеличилась в 6.3 раза (Перова, Щербина, 1998). Рост биомассы донных сообществ (более чем на

порядок) был отмечен при вселении *D. polymorpha* в оз. Лукомское (Ляхнович и др., 1983).

При изучении фильтрационной активности двух видов дрейссенид в местах их совместного обитания в Волжском плёсе Рыбинского водохранилища было высказано предположение, что *D. bugensis* предпочитает более мелкие фракции сес-тона и лучше усваивает пищу, чем *D. polymorpha* (Пряничникова, Щербина, 2005). Возможно, по этой причине качество продуктов жизнедеятельности дрейссены бугской (агглютинаты и фекалии) менее привлекательно для макробеспозвоночных. Как следствие, в биоценозе *D. bugensis* видовой состав макробеспозвоночных достоверно беднее, а количество макрозообентоса ниже, чем таковые в биоценозе *D. polymorpha*. В Куйбышевском водохранилище биоценозы с доминированием *D. polymorpha* также более благоприятны для других беспозвоночных, чем биоценозы с преобладанием *D. bugensis* (Яковлева, Яковлев, 2011).

Также следует отметить видов-вселенцев, чьи максимальные показатели сопряжены с биоценозом дрейссенид – *Gmelinoides fasciatus* и *Hypania invalida* (Щербина, 2001; Перова, Щербина, 2002; Перова, 2004). Наибольшие встречаемость и биомасса *H. invalida* были отмечены в биоценозе дрейссенид с преобладанием *Dreissena bugensis* (ст. 2), а *Gmelinoides fasciatus* – в биоценозе с преобладанием *Dreissena polymorpha* (ст. 1 и 3). В Куйбышевском водохранилище, наоборот, *Hypania invalida* предпочитает в основном друзы, сформированные *Dreissena polymorpha*, и в меньшей степени – друзы, сформированные *D. bugensis* (Яковлев, Яковлева, 2010). Гипания – пелофил (Иоффе, 1958), максимальное ее обилие зарегистрировано на заиленных песках в биоценозе *D. polymorpha* при численности последней 1550 – 2800 экз./м² (Щербина, 2009). По данным Ц. И. Иоффе (1958), два фактора существенно влияют на выбор места обитания полихеты – питание и возможность образовывать трубки-домики. Следовательно, продукты жизнедеятельности дрейссены являются источником пищи и материалом для строительства трубок-домиков.

В целом видовое богатство и обилие макробеспозвоночных в биоценозах полиморфной дрейссены Волжского плёса Рыбинского водохранилища до вселения бугской дрейссены были значительно выше (см. табл. 3). После формирования двувидовых сообществ дрейссенид уменьшилось видовое богатство и количественные показатели основных групп макрозообентоса – олигохет и хирономид.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В составе макрозообентоса биоценозов дрейссенид Волжского плеса водохранилища обнаружено 103 таксона беспозвоночных, среди которых наибольшим богатством отличались хирономиды (40 видов и форм). Максимальное видовое богатство и обилие макрозообентоса характерны для биоценоза с преобладанием *Dreissena polymorpha*. При увеличении доли *D. bugensis* эти показатели достоверно снижаются. В макрозообентосе биоценозов обоих видов дрейссенид наибольшую роль играют детритофаги-глотатели, представленные олигохетами с доминирующим видом *Potamothrix moldaviensis*.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Антонов П. И. О проникновении двустворчатого моллюска *Dreissena bugensis* (Andr.) в Волжские водохранилища // Экологические проблемы бассейнов крупных рек : тез докл. Междунар. конф. / Ин-т экологии Волж. бассейна РАН. Тольятти, 1993. С. 52 – 53.
- Арнольди Л. В. Материалы по количественному изучению зообентоса Черного моря. П. Каргинитский залив // Тр. Севастопольской биол. станции. М.; Л. : Изд-во АН СССР, 1949. Т. 7. С. 127 – 192.
- Иоффе Ц. И. Обогащение донной фауны Цымлянского водохранилища // Изв. Всесоюз. науч.-исслед. ин-та озерного и речного рыбного хозяйства. 1958. Т. 45. С. 272 – 316.
- Каратаев А. Ю., Ляхнович В. П., Афанасьев С. А., Бурлакова Л. Е., Закутский В. П., Ляхов С. М., Мирошниченко М. П., Мороз Т. Г., Некрасова М. Я., Нечваленко С. П., Скальская И. А., Харченко Т. Г., Протасов А. А. Место вида в биоценозах // Дрейссена : Систематика, экология, практическое значение / под ред. Я. И. Старобогатова. М. : Наука, 1994. С. 180 – 195.
- Каратаев А. Ю., Ляхнович В. П. Роль *Dreissena polymorpha* Pallas в сообществах макробеспозвоночных и водных экосистемах // Вид и его продуктивность в ареале : материалы 5-го Всесоюз. совещ. / Ин-т зоологии и паразитологии АН ЛитССР. Вильнюс, 1988. С. 242 – 244.
- Львова-Качанова А. А., Извекова Э. И. Осаждение дрейссеной взвеси и использование ее личинками хирономид // Комплексные исследования водохранилищ. М. : Изд-во МГУ, 1973. Вып. 2. С. 130 – 135.
- Ляхнович В. П., Каратаев А. Ю., Мухрамович П. А. Влияние *Dreissena polymorpha* Pallas на экосистему евтрофного озера // Биол. внутренних вод : Информ. бюл. Л., 1983. № 60. С. 25 – 28.
- Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М. : Наука, 1975. 254 с.
- Монаков А. В. Питание пресноводных беспозвоночных. М. : Изд-во Россельхозакадемии, 1998. 318 с.
- Перова С. Н. Современное состояние структуры сообществ донных макробеспозвоночных Рыбинского и Горьковского водохранилищ : дис. канд. биол. наук. Борок, 2004. 157 с.
- Перова С. Н., Щербина Г. Х. Многолетняя динамика структуры донных макробеспозвоночных Горьковского водохранилища // Биол. внутренних вод. 2002. № 1. С. 62 – 65.
- Перова С. Н., Щербина Г. Х. Сравнительный анализ структуры макрозообентоса Рыбинского водохранилища в 1980 и 1990 гг. // Биол. внутренних вод. 1998. № 2. С. 52 – 61.
- Пряничникова Е. Г. Структурно-функциональные характеристики дрейссенид Рыбинского водохранилища : дис. ... канд. биол. наук. Борок, 2012. 179 с.
- Пряничникова Е. Г. Сезонная динамика донных макробеспозвоночных в биоценозе дрейссенид Волжского плеса Рыбинского водохранилища // Экология водных беспозвоночных / отв. ред. А. В. Крылов. Н. Новгород : Вектор ТиС, 2007. С. 223 – 240.
- Пряничникова Е. Г., Щербина Г. Х. Сравнение скоростей фильтрации моллюсков *Dreissena polymorpha* (Pall.) и *D. bugensis* (Andr.) // Биологические ресурсы пресных вод : беспозвоночные / под ред. И. К. Ривьер. Рыбинск : Рыбинский дом печати, 2005. С. 278 – 290.
- Пряничникова Е. Г., Тотин А. В., Щербина Г. Х. Сравнительный анализ структуры сообществ двух видов дрейссенид (Mollusca, Dreissenidae) и фауны их эндосимбионтов в условиях верхневолжских водохранилищ // Биол. внутренних вод. 2011. № 2. С. 57 – 64.
- Харченко Т. А. Дрейссена : ареал, экология, биопомехи // Гидробиол. журн. 1995. Т. 31, № 3. С. 3 – 20.
- Щербина Г. Х. Современное распространение, структура и средообразующая роль дрейссенид в водоемах Северо-Запада России и значение моллюсков в питании рыб-

МАКРОЗООБЕНТОС СОВМЕСТНЫХ ПОСЕЛЕНИЙ ДВУХ ВИДОВ ДРЕЙССЕНИД

бентофагов // Дрейссениды : эволюция, систематика, экология : лекции и материалы докл. I Междунар. шк.-конф. Ярославль : Ярославский печатный двор, 2008. С. 23 – 43.

Щербина Г. Х. Влияние моллюска *Dreissena polymorpha* (Pall.) на структуру макрозообентоса экспериментальных мезоэкосистем // Биол. внутренних вод. 2001. № 1. С. 63 – 70.

Щербина Г. Х. Годовая динамика макрозообентоса открытого мелководья Волжского плеса Рыбинского водохранилища // Тр. Ин-та биологии внутренних вод РАН. 1993. Вып. 69 (72). Зооценозы водоемов бассейна Верхней Волги в условиях антропогенного воздействия. С. 108 – 144.

Щербина Г. Х. Изменение видового состава и структурно-функциональных характеристик макрозообентоса водных экосистем Северо-Запада России под влиянием природных и антропогенных факторов : дис. ... д-ра биол. наук. СПб., 2009. 468 с.

Яковлев В. А., Яковлева А. В. Современная фауна и количественные показатели инвазионных беспозвоночных в зообентосе верхних плесов Куйбышевского водохранилища // Рос. журн. биол. инвазий. 2010. № 2. С. 97 – 111.

Яковлева А. В., Яковлев В. А. Влияние *Dreissena polymorpha* и *Dreissena bugensis* на структуру зообентоса верхних плесов Куйбышевского водохранилища // Рос. журн. биол. инвазий. 2011. № 3. С. 105 – 117.

Mills L., Rosenberg G., Spiedle A. P., Ludyanskiy M., Pligin Y. A review of the Biology and ecology of the Quagga mussel (*Dreissena bugensis*), a second species of freshwater Dreissenidae introduced to North America // Amer. Zool. 1996. Vol. 36. P. 271 – 286.

Orlova M. I., Starobogatov Ya. J., Biochino G. I. *Dreissena bugensis* Andr. range expansion in the Volga River and in the Northern Caspian Sea : further invasion perspectives for the Baltic Sea region // ASLO' 2000 Meeting. Book of Abstracts. Copenhagen, 2000. P. 21 – 29.

Sørensen T. A method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species content // Kongelige Danske Videnskabernes Selskab. Biol. Skrifter. 1948. Bd. 5, № 4. S. 1 – 34.

УДК [(594.125:574.587:574.586):(621.311.25)]

МНОГОЛЕТНЯЯ ДИНАМИКА ПОПУЛЯЦИЙ И СООБЩЕСТВ ДРЕЙССЕНИД (*DREISSENIDAE*, *BIVALVIA*) В БЕНТОСЕ И ПЕРИФИТОНЕ ВОДОЁМА-ОХЛАДИТЕЛЯ ЧЕРНОБЫЛЬСКОЙ АЭС

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

*Институт гидробиологии НАН Украины
Украина, 04210, Киев, просп. Героев Сталинграда, 12
E-mail: labtech-hb@ukr.net*

Поступила в редакцию 18.05.14 г.

Многолетняя динамика популяций и сообществ дрейссенид (*Dreissenidae*, *Bivalvia*) в бентосе и перифитоне водоёма-охладителя Чернобыльской АЭС. – Силаева А. А., Протасов А. А., Морозовская И. А. – Представлены результаты многолетних исследований сообществ дрейссены полиморфной и бугской в водоёме-охладителе Чернобыльской АЭС (Украина). Рассмотрены особенности последовательной инвазии этих двух видов и формирование ими сообществ консортивного типа.

Ключевые слова: дрейссениды, *Dreissena polymorpha*, *Dreissena bugensis*, перифитон, бентос, популяция, сообщества, водоём-охладитель, Чернобыльская АЭС.

Perennial dynamics of dreissenid (*Dreissenidae*, *Bivalvia*) populations and communities in the benthos and periphyton of the cooling pond of the Chernobyl NPS. – Silayeva A. A., Protasov A. A., and Morozovskaya I. A. – The results of our long-term research of the communities of Zebra mussel and Quagga mussel in the cooling pond of the Chernobyl nuclear power plant (Ukraine) are presented. Peculiarities of the sequential invasion of these two Dreissenid species and the formation of consortium-type communities by them are considered.

Key words: Dreissenids, *Dreissena polymorpha*, *Dreissena bugensis*, periphyton, benthos, population, community, cooling pond, Chernobyl nuclear power plant.

ВВЕДЕНИЕ

Для экосистем многих как естественных, так и технических водоёмов 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.

Как показали многочисленные исследования процессов инвазии и формирования дрейссеновых сообществ, в различные по своим характеристикам водные объекты первой вселяется *Dreissena polymorpha* Pall., а затем – второй вид – *D. bugensis* Andr., причем последний, как правило, замещает первый как доминанта (Антонов, Козловский, 2003; Zhulidov et al., 2010). Однако сведений об изменениях, происходящих в сообществах при смене доминантов, очень мало. Поэтому цель данной работы – провести сравнительный анализ структуры популяций двух видов дрейссенид и сообществ с доминированием этих моллюсков в разные периоды существования водоёма.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Водоём-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 объём 149 млн м³. После аварии 1986 г. станция работала в нестабильном режиме, и влияние подогрева значительно снизилось, в конце 2000 г. ЧАЭС была остановлена полностью.

В средней части водоёма в продольном направлении сооружена направительная дамба, которая делит в настоящее время водоём на бывшую «теплую» (юго-западную), куда при работе АЭС поступали подогретые воды, и «холодную» (северо-восточную) части. В соответствии с этапами строительства и эксплуатации в водоёме 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.

В доаварийный период исследования дрейссеновых сообществ водоёма-охладителя проводили в 1979 – 1986 гг. (Протасов, Силаева, 2012). В дальнейшем наши исследования были продолжены в 2002 и 2013 гг. Зооперифитон на каменных субстратах направительной и струераспределительной дамб отбирали в основном с глубины 0.4 и 2.0 м, а также на больших глубинах – с использованием легководолазной техники. Зообентос отбирали с помощью дночерпателя СДЧ-250. При отборе проб использовали общепринятые методы (Методи..., 2006). Названия сообществ даны по видам, которые составляли более 50% биомассы и численности. Для изучения размерной структуры популяции дрейссен раковины моллюсков измеряли с шагом 5 мм – от размерной группы 1 – 5 мм до 26 – 30 мм.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

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

В доаварийный период в перифитоне и бентосе ВО ЧАЭС обитал только один вид дрейссенид – *D. polymorpha*. Было отмечено, что устойчивая популяция этого вида обитала в зоне водоёма, 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).

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 водоёма и каналов. На глубине 0.5 – 1.5 м одним из важных цено-

зообразующих элементов в сообществах выступали нитчатые водоросли *Lyngbya* sp. и *Cladophora* sp. Глубже были локализованы сообщества, в которых в доминирующий комплекс по численности входили беспозвоночные – в основном олигохеты сем. Naididae, личинки хирономид *Cricotopus silvestris* Fabr.

Количество низших определяемых таксонов (НОТ) 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 0.05 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 подводном канале большая часть дрейссены была представлена поселениями типа агрегатов друз, что и определяло более высокую биомассу, а на каменной отсыпке она формировала поселения типа щёток (Афанасьев, Протасов, 1987). Эти сообщества существовали в течение всего года, в основном не изменяя свою структуру. Значительное влияние на показатели обилия оказывала и температура – на «теплом» откосе направительной дамбы биомасса дрейссены была всего 4.0 г/м², т.е. 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 впервые была отмечена *D. bugensis*, а после 2000 г. на большей части водоёма этот моллюск стал доминировать (Лукашев, 2001; Протасов и др., 2003). В р. Припять, откуда происходит подкачка воды в ВО, *D. bugensis* не зарегистрирована, а ближайшее её 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 водоёма в 1999 г. показал, что *D. bugensis* встречалась в «холодной» части, а *D. polymorpha* – как в «тёплой», так и в «холодной», а доминировала – только в «тёплой» (Балан та ін., 2002).

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

Дрейссенное сообщество I, локализованное на мелководных участках (глубина 0.5 м), и сообщество II (глубина 2 м) характеризовались одинаковым количеством НОТ (табл. 1). 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. Субдоминантами в сообществе I, как и ранее при доминировании *D. polymorpha*, выступали наидиды, а также разноногие раки.

МНОГОЛЕТНЯЯ ДИНАМИКА ПОПУЛЯЦИЙ И СООБЩЕСТВ ДРЕЙССЕНИД

Таблица 1

Структурно-функциональные характеристики сообществ зооперифитона и зообентоса в водоёме-охладителе ЧАЭС

Сообщества	Кол-во НОТ	$N \pm m$	$B \pm m$	$R \pm m$	$P \pm m$	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
Зооперифитон, июль 2013 г.								
VII	<i>D. bugensis</i> + <i>C. silvestris</i> + <i>N. bretscheri</i>	26	51173±13488	6169.7±869.4	5087.1±692.5	42.88±5.83	3.227	0.481
VIII	<i>D. bugensis</i> + <i>N. bretscheri</i>	28	78474±19651	12762.3±1132.8	9489.8±1590.9	79.94±13.40	3.004	0.247
Зообентос, май 2013 г.								
IX	<i>D. bugensis</i>	53	36920±4805	4876.6±758.8	2956.7±417.5	24.91±3.52	2.882	0.574
Зообентос, июль 2013 г.								
X	<i>D. bugensis</i> + <i>Ch. ischnus</i>	48	39250±7427	4725.2±1298.2	3933.8±1023.1	33.14±8.62	3.128	0.455

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. Локализованы сообщества были практически по всему периметру водоёма, 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 водоёма.

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 беспозвоночных – видов-консортов. Так, в сообществе III биомасса консортов (без двусторчатых 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, т.е. выравненность по биомассе была 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 выравненность по численности была на среднем уровне (0.68), а по биомассе – очень низкой (0.03).

Обследования, проведенные в 2013 г., показали, что общий габитус дрейссенных сообществ перифитона на каменном субстрате практически не изменился, они характеризовались высокими показателями обилия (см. табл. 1). Сообщества на глубине 0.5 м (VI, VII) отличались более выраженной полидоминантностью, чем на глубине 2 м (сообщество VIII).

В бентосе сообщества с доминированием *D. bugensis* как по численности, так и по биомассе было локализовано в «теплой» зоне на глубине 5 м (с локальными поселениями на глубине до 1 м), в «холодной» – на глубине 3 и 5 м. Сообщества отличались монодоминантностью. Как и ранее, дрейссенные сообщества характеризовались достаточно высокими продукционно-деструкционными показателями при преобладании фильтраторов (по деструкции), а также высоким разнообразием по численности и низким – по биомассе.

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* отме-

чалось 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 водоёма преобладание *D. bugensis* по показателям обилия было более 90%. На современном этапе такое соотношение двух видов дрейссен сохраняется.

Структуру сообществ дрейссены в значительной степени определяет как обилие, так и размерная структура вида-доминанта. Размерная структура отражает пространственную сложность поселений дрейссены как своеобразного биотопа. Как показало исследование в доаварийный период, в популяции *D. polymorpha* были отмечены размерные группы от 2 до 25 мм. Наиболее подвержены негативному влиянию высоких температур были моллюски первой размерной группы. При этом отмечались периоды, когда эта группа на подогреваемых участках практически отсутствовала (Афанасьев, Протасов, 1987).

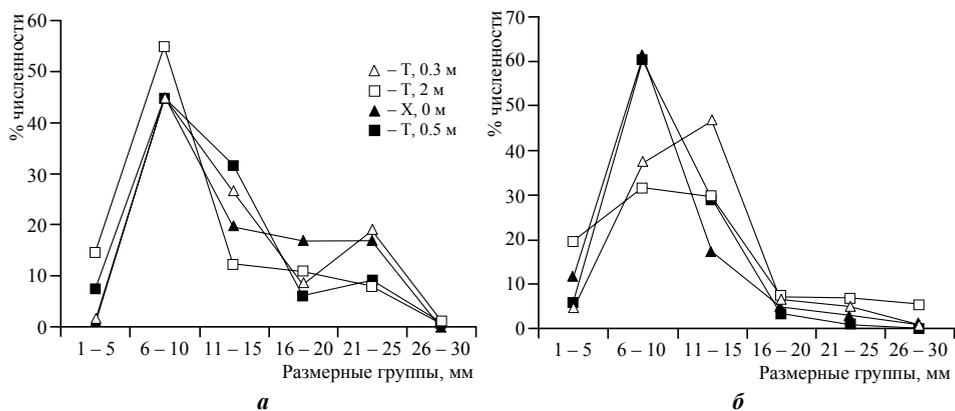
Размерную структуру популяции *D. bugensis* в 1998 г. определяли особи средней длиной 17.5 мм. В 1999 и 2000 гг. в поселениях преобладали моллюски длиной 21.5 мм, а в октябре 2001 г. были отмечены моллюски, длина раковины которых достигала 23.5 мм (Лукашев, 2003). Таким образом, снижение температуры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

В летний период 2002 г. в бентосе и перифитоне *D. bugensis* была отмечена во всех размерных группах. Размерная структура перифитонной части популяции *D. bugensis* в «холодной» и «теплой» зонах на двух глубинах была сходной – отмечено преобладание групп 6 – 10 и 21 – 25 мм. В бентосе размерная структура популяции *D. bugensis* «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.

В перифитоне в весенний период (май 2013 г.) в размерной структуре *D. bugensis* преобладала размерная группа 16 – 20 мм – 41.9% численности («теплая» часть) и 6 – 10 мм – 46.5% («холодная» часть). В популяции *D. polymorpha* преобладали моллюски размерной группы 6 – 10 мм как в «теплой» (60.4%), так и в «холодной» (53.9%) частях водоёма. Кроме того, в «теплой» части были отмечены моллюски размерной группы 1 – 5 мм. Максимальный размер *D. bugensis* был 28.0 мм, *D. polymorpha* – 22.0 мм. В бентосе «теплой» части ВО в популяции *D. bugensis* преобладала размерная группа 6–10 мм – 40.7%, в «холодной» – 11 – 15 мм (44.2%). В популяции *D. polymorpha* не было отмечено крупных моллюсков (26 – 30 мм), в «теплой» части водоёма преобладали моллюски размерной группы 1 – 5 мм (65.5%), в «холодной» – 11 – 15 мм (63.6%). Максимальный размер моллюсков двух видов в бентосе был подобным таковому в перифитоне.

В перифитоне в летний период (июль 2013 г.) наблюдали сходную картину. Преобладающее большинство моллюсков было отмечено в следующих группах: 6–10, 11 – 15 и 21 – 25 мм, при этом размерная группа 6 – 10 мм доминировала как в «теплой» так и в «холодной» частях водоёма – 49.7 и 44.8% соответственно (рисунок). Моллюски *D. polymorpha* были отмечены в четырёх размерных группах с преобладанием группы 6 – 10 мм – 64.3% («теплая» часть) и 74.1% («холодная»

часть). Кроме этого, доля моллюсков размерной группы 1 – 5 мм в «теплой» части водоёма была выше, чем в «холодной». Максимальные размеры моллюсков были сходными с таковыми в весенний период – *D. bugensis* – 27.5 мм, *D. polymorpha* – 19.5 мм.



Размерный состав популяции *Dreissena bugensis* в перифитоне (а) и бентосе (б) водоёма-охладителя Чернобыльской АЭС (% численности), июль 2013 г.

В бентосе (июль 2013 г.) в «теплой» части водоёма в размерной структуре популяции *D. bugensis* преобладали размерные группы 6 – 10 и 11 – 15 мм – 34.4 и 38.2% соответственно, а в «холодной» части – лишь 6 – 10 мм – 60.6%. Как в «теплой», так и в «холодной» частях водоёма *D. polymorpha* преобладала в размерной группе 6 – 10 мм – 52.4 и 80.0% соответственно. Важно отметить, что в «холодной» части водоёма были отмечены моллюски *D. polymorpha* размерной группы 1 – 5 мм.

Таким образом, в весенний и летний период 2013 г. размерная структура двух видов дрейссены была достаточно сходной. Дрейссена бугская была отмечена во всех размерных группах как в бентосе, так и в перифитоне. Наиболее часто были представлены моллюски размерных групп 6 – 10 мм и 11 – 15 мм как в бентосе, так и в перифитоне.

Фенотипические исследования *D. bugensis* показали, что моллюски подогретаемой зоны имеют более уплощенную и вытянутую вверх форму раковины (Балан та ін., 2002). 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 сходным по этим параметрам (Протасов, 2004).

В послеаварийный период (1988 – 1989 гг.) были проведены фенотипические исследования раковин моллюсков, отмечено изменение соотношения светлого фо-

МНОГОЛЕТНЯЯ ДИНАМИКА ПОПУЛЯЦИЙ И СООБЩЕСТВ ДРЕЙССЕНИД

на и темного рисунка раковины *D. bugensis* (табл. 2). Коэффициент меланизации (Км) закономерно увеличивался от зоны СХ к зоне СРД (Протасов, 2004).

Таблица 2

Изменчивость степени меланизации раковин *Dreissena bugensis* (%)
в перифитоне водоёма-охладителя Чернобыльской АЭС

Район	C2	C2G	C2D1	C1D1	C1D2	D2G	D2	Км
СХ	–	3.09	14.43	45.36	26.80	10.31	0.94	55.42
НХ	–	5.15	13.40	50.52	20.62	10.31	–	52.07
НТ	2.02	9.09	8.08	43.43	29.29	8.08	–	52.26
СТ	–	6.06	3.03	37.37	31.31	21.21	1.01	60.31
СРД	–	–	–	24.49	36.73	38.78	–	69.04

В «холодной» зоне водоёма наибольшей представленностью характеризовались моллюски с одинаковым соотношением белого и черного тона (C_1D_1) – до 50.5% и с сочетанием светлого рисунка на темном фоне (C_1D_2) – до 20.6%. В «теплой» зоне моллюски со степенью меланизации C_1D_1 достигали 43.4%, C_1D_2 – 31.3%. На струераспределительной дамбе моллюски со степенью меланизации C_1D_1 составляли 24.5%, C_1D_2 – 36.7%. Кроме этого, в «теплой» части водоёма доля моллюсков с малозаметным темным рисунком ($D2G$) была 10.3%, в «холодной» – достигала 21.2%, а в зоне СРД – 38.8%.

Таким образом, по степени меланизации как в «теплой», так и в «холодной» зонах водоёма преобладающими были моллюски с сочетанием фенотипов по степени меланизации C_1D_1 и, в меньшей мере, C_1D_2 .

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Для водоёма-охладителя Чернобыльской АЭС было характерным существование популяции *Dreissena polymorpha* с начала функционирования водоёма. В дальнейшем в водоёме появилась популяция второго вида дрейссены – *D. bugensis*. 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 дрейссеновых сообществ бентоса и перифитона определяют олигохеты и личинки хирономид, в показателях обилия доминирующая роль принадлежит дрейссене, а в показателях обилия видов-консорттов – разногим 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 с доминированием дрейссены 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 водоёме сформировались сообщества с доминированием дрейссены бугской.

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

В целом структурные характеристики дрейссенных сообществ перифитона и бентоса не изменились со сменой вида-доминанта. Характерной особенностью дрейссенных сообществ перифитона и бентоса на современном этапе является то, что среди видов-консортов по показателям обилия отмечено значительное преобладание представителей сем. Gammaridae – более 35% по численности и более 70% биомассы. Однако увеличение обилия гаммарид не связано со сменой доминанта, а, вероятно, произошло за счет изменения абиотических условий, в частности снижения температуры.

Последовательное вселение двух видов дрейссенид, как в водоёме-охладителе ЧАЭС, наблюдается и в других водоёмах-охладителях Украины. Так, до 2002 г. водоём-охладитель Хмельницкой АЭС (расположен в северо-западной части Украины) был единственным на Украине, в котором более 15 лет не было зарегистрировано ни одного вида дрейссены, хотя водоём находится в пределах ареала *D. polymorpha*. После вселения этого вида (Протасов, Юришинец, 2005), вследствие вспышки развития этого моллюска в 2005 – 2006 гг., общие показатели численности и биомассы перифитона и бентоса резко возросли, хотя сообщества оставались относительно бедными в таксономическом отношении (Протасов, Силаева, 2012). Через 10 лет после вселения *D. polymorpha*, в 2012 г. в перифитоне впервые была обнаружена *D. bugensis*, которая уже в 2013 г. заняла доминирующее по показателям обилия положение в перифитонных и бентосных сообществах. Основу субсообщества видов-консортов как при одном, так и другом доминанте составляли в основном тубифициды и личинки хирономид.

На основании полученных данных можно сделать заключение, что каких-либо существенных изменений в составе и структуре сообществ перифитона и бентоса при смене доминанта-инвайдера не произошло.

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 Рос.-Амер. симп. по инвазийным видам. Борок : Рыбинский Дом печати, 2003. С. 18 – 20.

Афанасьев С. А., Протасов А. А. Особенности популяции дрейссены в перифитоне водоема-охладителя АЭС // Гидробиол. журн. 1987. Т. 23, № 6. С. 44 – 51.

Балан П. Г., Веклярський Р. В., Вєрвєс Ю. Г., Войціцький В. М., Ірклєнко С. П., Лукашов Д. В., Орлов О. О. Моделні групи безхребетних тварин як індикатори радіоактивного забруднення екосистем. Київ : Фітосоціоцентр, 2002. 204 с.

МНОГОЛЕТНЯЯ ДИНАМИКА ПОПУЛЯЦИЙ И СООБЩЕСТВ ДРЕЙССЕНИД

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., Калининко Р. А., Виноградская Т. А., Ленчина Л. Г., Кошелева С. И., Новиков Б. И., Афанасьев С. А., Синецкина О. О., Мовчан Н. В., Панькова Н. Г. 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 : Опцион ТМ-Холдинг, 2003. С. 38 – 39.

Методи гідроекологічних досліджень поверхневих вод / за ред. В. Д. Романенка. Київ : Логос, 2006. 408 с.

Протасов А. А. Некоторые особенности фенотипической структуры популяции *Dreissena bugensis* Andr. в водоеме-охладителе Чернобыльской АЭС // Эколого-функциональні та фауністичні аспекти дослідження моллюсків, 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. Ленингр. отд-ние, 1983. С. 120 – 122.

Протасов А. А., Силаева А. А. Контурные группировки гидробионтов в техно-экосистемах ТЭС и АЭС / Ин-т 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 // Биоразнообразии и роль зооценозов в естественных и антропогенных экосистемах : материалы II Междунар. конф. Днепропетровск : Изд-во Днепропетров. ун-та, 2003. С. 73 – 75.

Протасов А. А., Юришинец В. И. О вселении *Dreissena polymorpha* Pallas в водоем-охладитель Хмельницкой АЭС // Вестн. зоологии. 2005. Т. 39, № 5. С. 74.

Zhulidov A. V., Kozhara A. V., Scherbina G. H., Nalepa T. F., Protasov A. 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, № 7. P. 1923 – 1940.

УДК [594.1:591.543.1](282.247.413.5)

**ВЛИЯНИЕ АНОМАЛЬНО ВЫСОКОЙ ТЕМПЕРАТУРЫ
НА ЧИСЛЕННОСТЬ ВЕЛИГЕРОВ ДРЕЙССЕН (BIVALVIA, DREISSENIDAE)
В ПЛАНКТОНЕ РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА**

Е. А. Соколова

*Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН
Россия, 1525742, Ярославская обл., Некоузский р-н, пос. Борок
E-mail: sokol@ibiw.yaroslavl.ru*

Поступила в редакцию 18.05.14 г.

Влияние anomalously high температуры на численность велигеров дрейссен (Bivalvia, Dreissenidae) в планктоне Рыбинского водохранилища. – Соколова Е. А. – Определяли численность велигеров дрейссен в планктоне Рыбинского водохранилища в годы с различными температурными условиями. Показано, что при anomalously 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 уменьшение велигеров дрейссен и их доли в общей численности зоопланктона. Причем снижение было более значительным в 2010 г.

Ключевые слова: велигеры дрейссен, численность, зоопланктон, Рыбинское водохранилище, anomalously высокая температура.

Effect of anomalously high temperatures on the abundance of dreissenid veligers (Bivalvia, Dreissenidae) in plankton of the Rybinsk reservoir. – Sokolova E. A. – The abundance of dreissenid veligers in the plankton of the Rybinsk reservoir was estimated during several years with different temperature conditions. The abundance of dreissenid veligers and their fraction in the total zooplankton abundance decreased significantly at an extremely high water temperature in 2010 and at temperatures higher than the average one in 2011, when the species richness and abundance of zooplankton increased. The decrease in the dreissenid veligers abundance was most significant in 2010.

Key words: dreissenid veligers, abundance, zooplankton, Rybinsk reservoir, anomalously high temperature.

ВВЕДЕНИЕ

Dreissena polymorpha Pallas, 1771 – широко распространенный и один из наиболее изученных гидробионтов внутренних водоёмов. Впервые упоминание о единичных находках *D. polymorpha* в Волжском плёсе Рыбинского водохранилища появилось в работе Н. К. Дексбаха (1935). К 1961 г. она расселилась по Волжскому и Главному плёсам (Митропольский, 1963), а в 1968 г. заняла весь водоём (Рыбинское водохранилище, 1972). С 1997 г. в Рыбинском водохранилище зарегистрирована *Dreissena bugensis* Andrusov, 1897 (Orlova et al., 2000). Дрейссены играют важную средообразующую роль в водных экосистемах, как фильтраторы участвуют в самоочищении водоёмов, служат пищей для многих рыб-бентофагов.

В заселении дрейссеной огромных пространств способствует планктонная личинка – велигер, которая быстро распространяется в толще воды благодаря тече-

ВЛИЯНИЕ ТЕМПЕРАТУРЫ НА ЧИСЛЕННОСТЬ ВЕЛИГЕРОВ ДРЕЙССЕН

ниям и активным движениям. Расселению содействует непрерывное развитие дрейссены в течение вегетационного периода и огромная численность велигеров, достигающая в отдельные годы сотен тысяч экз./м³. В период массового отрождения велигеры временно становятся одним из основных компонентов планктона (Кирпиченко, 1961, 1963; Столбунова, 2008; Лазарева и др., 2013).

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 синезелёными водорослями (Корнева и др., 2012), повышение видового богатства и обилия зоопланктона (Соколова, 2012).

Цель работы – оценить влияние аномально высокой температуры на численность велигеров дрейссены в планктоне Рыбинского водохранилища.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом для данной работы послужили пробы зоопланктона, собранные на 6 стандартных станциях Рыбинского водохранилища (рис. 1) 2 раза в месяц с мая по октябрь 2009 – 2011 гг. Описание станций приведено ранее (Лазарева и др., 2001). Пробы отбирали с помощью планктоботометра 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. – с температурами, близкими к средним многолетним за вегетационный период, 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, в 2010 г. – 25.6 – 27.9, в 2011 г. – 21.0 – 24.2°C, прозрачность – 133.0±4.1, 118.7±4.7, 97.8±3.7 см соответственно.

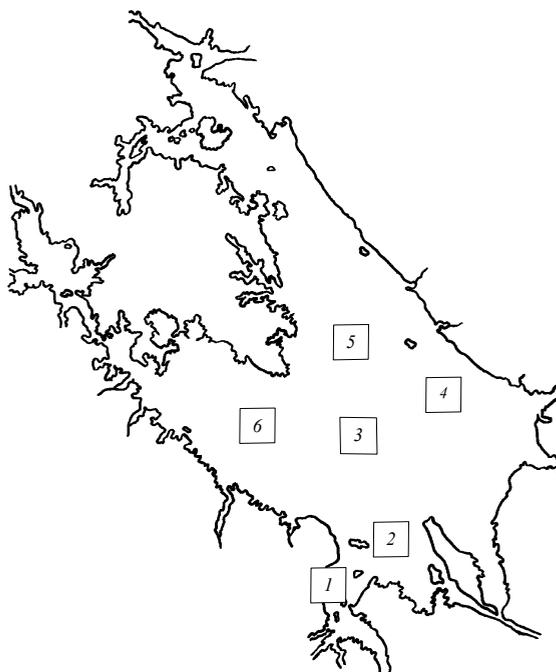


Рис. 1. Карта-схема расположения стандартных гидробиологических станций в Рыбинском водохранилище: 1 – Коприно, 2 – Молога, 3 – Наволок, 4 – Измайлово, 5 – Средний Двор, 6 – Брейтово

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

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). 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 южных водоёмов (Качанова, 1961; Кирпиченко, 1964; Шевцова, 1968) и в заливах Балтийского моря (Семенова, 2008) наблюдаются два, в оз. Плещеево – один (Столбунова, 2008) пик численности велигеров.

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 0.01 до 4.13 тыс. экз./м³ (табл. 1).

Таблица 1

Температура воды (*T*) и численность велигеров дрейссен (тыс. экз./м³)
в Рыбинском водохранилище в 2009 – 2011 гг.

Дата	<i>T</i> , °C	Станция						Среднее
		1	2	3	4	5	6	
1	2	3	4	5	6	7	8	9
2009								
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
2010								
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

ВЛИЯНИЕ ТЕМПЕРАТУРЫ НА ЧИСЛЕННОСТЬ ВЕЛИГЕРОВ ДРЕЙССЕН

Окончание табл. 1

1	2	3	4	5	6	7	8	9
2011								
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	21.0–22.1	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

Примечание. 1 – Коприно, 2 – Молога, 3 – Наволок, 4 – Измайлово, 5 – Средний Двор, 6 – Брейтово; прочерк – отсутствие данных.

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. пик численности составлял 82.3 тыс. экз./м³, в 2011 г. был значительно ниже – 15.1 тыс. экз./м³. В 2010 г. (см. табл. 1) наибольшее количество велигеров, 5.2 тыс. экз./м³, зарегистрировали в конце июня. При аномально высокой температуре воды в августе 2010 г. численность личинок снизилась до 0.7 тыс. экз./м³ и оставалась низкой до конца вегетационного сезона. В октябре 2009 и 2010 гг. при температуре воды 4.8 – 8.6°C велигеры встречались на всех станциях Рыбинского водохранилища в количестве от 0.03 до 0.9 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°C. Для сравнения, в 2005 – 2008 гг. пик численности велигеров в пелагиали Рыбинского водохранилища регистрировали в июле (рис. 2) точно так же, как и в Ивановском и Угличском водохранилищах (Столбунова, 2008).

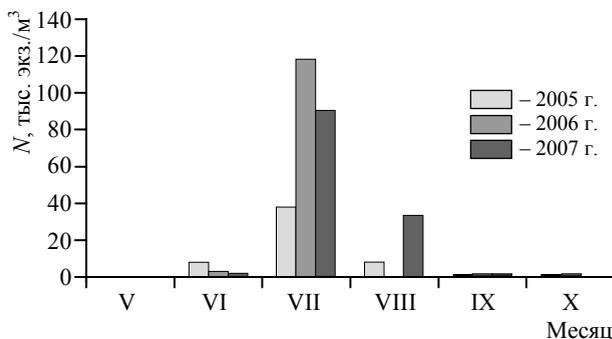


Рис. 2. Сезонная динамика численности (N) велигеров дрейссен в Рыбинском водохранилище в 2005 – 2007 гг.

Таким образом, календарные сроки появления первых велигеров могут колебаться. В течение всего вегетационного периода в планктоне присутствовали парящие и оседающие велигеры размером 100 – 300 мкм. Одновременное существование различных стадий развития дрейссены свидетельствует о непрерывном ее размножении и создает большие преимущества в заселении новых пространств (Жирниченко, 1961).

Динамика численности велигеров определяется гидрометеорологическими условиями среды, которые в одно и то же время отличаются в различных участках водохранилища.

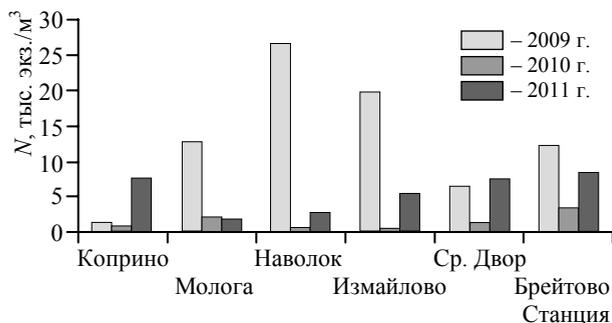


Рис. 3. Численность (N) велигеров дрейссен на разных станциях Рыбинского водохранилища в 2009 – 2011 гг.

90-е гг. – от 5.4 до 21 тыс. экз./м³ (Соколова, 2008), в 2005 – 2009 гг. – от 10.8 до 34.4 тыс. экз./м³, а в 2010 и 2011 гг. существенно уменьшилась (рис. 4). Максимальная численность велигеров, достигающая в отдельные годы 220 – 400 тыс.

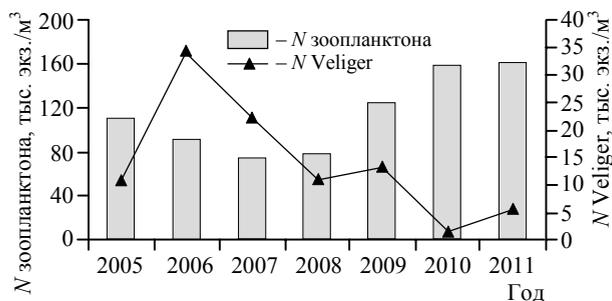


Рис. 4. Динамика общей численности (N) зоопланктона и численности велигеров в 2005 – 2011 гг.

30 – 70% от его численности, а в период массового отрождения превышали количество зоопланктона в 2 – 3, а иногда в 5 раз.

По стандартным станциям велигеры распределены неравномерно (рис. 3). Но каких-то закономерностей выявить не удалось: в разные годы максимум численности регистрировали на различных станциях.

В 60-е гг. прошлого века средняя за вегетационный сезон численность велигеров варьировала от 5 до 10 тыс. экз./м³ воды, в 2005 – 2009 гг. – от 10.8 до 34.4 тыс. экз./м³, а в 2010 и 2011 гг. существенно уменьшилась (рис. 4). Максимальная численность велигеров, достигающая в отдельные годы 220 – 400 тыс. экз./м³, в 2010 г. была на порядок, а в 2011 г. – в 3.5 раза меньше, чем в 2009 г. (табл. 2).

В среднем за вегетационный период 2010 и 2011 гг. доля велигеров в общей численности зоопланктона значительно снизилась, тогда как в предыдущие годы велигеры были одним из основных компонентов планктона, составляя

Таблица 2

Количественные показатели развития велигеров дрейссен в Рыбинском водохранилище

Показатели	2005 ($n = 30$)	2006 ($n = 42$)	2007 ($n = 60$)	2008 ($n = 42$)	2009 ($n = 53$)	2010 ($n = 53$)	2011 ($n = 54$)
Средняя численность, тыс. экз./м ³	10.8±3.5	34.4±13.7	22.3±7.1	11.0±3.5	13.1±5.0	1.4±0.5	5.6±1.6
Максимальная численность, тыс. экз./м ³	78.6	396.7	310.8	106.5	220.5	21.6	63.0
Средняя доля в общей численности зоопланктона, %	11.9±2.6	76.4±31.2	41.4±11.4	30.5±11.8	7.1±1.1	1.9±0.7	5.3±1.6

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

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 наблюдалось значительное уменьшение количества велигеров дрейссен и их доли в общей численности зоопланктона. Наиболее значительное снижение зарегистрировано в аномально жаркий 2010 г., что связано, прежде всего, с существенным снижением численности взрослых дрейссенид, которое наблюдается в последние годы (Перова, 2013; Пряничникова, 2013). Одной из возможных причин этого является уменьшение содержания кислорода в гипolimнии: заметный дефицит кислорода у дна регистрируется, начиная с июля 2010 г. (Лазарева и др., 2013, 2014). Вполне вероятно отрицательное воздействие высокой температуры на личинок, температурный оптимум развития которых нам не известен. Кроме того, вследствие увеличения обилия зоопланктона могло возрасти выедание велигеров беспозвоночными хищниками.

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 *Dreissena polymorpha* (Pallas) (Bivalvia, Dreissenidae). Систематика, экология, практическое значение. М. : Наука, 1994. 240 с.

Качанова А. А. Некоторые данные о размножении *Dreissena polymorpha* Pallas в Учинском водохранилище // Тр. Всесоюз. Гидробиол. о-ва. 1961. Т. XI. С. 117 – 121.

Кирпиченко М. Я. Изучение биологии моллюска *Dreissena polymorpha* (Pall.) в Куйбышевском водохранилище // Тр. зонального совещания по типологии и биологическому освоению рыбохозяйственного использования внутренних (пресноводных) водоемов южной зоны СССР. Кишинев : Штиинца, 1961. С. 139 – 143.

Кирпиченко М. Я. Особенности расселения дрейссены в условиях зарегулированной реки // Тр. Ин-та биологии внутренних 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 биологии внутренних вод. Л. : Наука. Ленингр. отделение, 1964. Вып. 7 (10). С. 19 – 30.

Копылов А. И., Масленникова Т. С., Микрякова И. С. Первичная продукция фитопланктона и продукция бактериопланктона в Рыбинском водохранилище в современный период // Бассейн Волги в XXI веке : структура и функционирование экосистем водохранилищ : материалы докл. Всерос. конф. Ижевск : Издатель Пермьяков С. А., 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. // Бассейн Волги в XXI веке : структура и функционирование экосистем водохранилищ : материалы докл. Всерос. конф. Ижевск : Издатель Пермьяков С. А., 2012. С. 138 – 141.

Лазарева В. И., Жданова С. М. Велигеры дрейссен в планктоне Рыбинского водохранилища: распределение и значение в сообществе // Дрейссениды : эволюция, систематика, экология : лекции и материалы докладов I Междунар. шк.-конф. Ярославль : Ярославский печатный двор, 2008. С. 86 – 89.

Лазарева В. И., Лебедева И. М., Овчинникова Н. К. Изменения в сообществе зоопланктона Рыбинского водохранилища за 40 лет // Биол. внутренних вод. 2001. № 4. С. 62 – 73.

Лазарева В. И., Копылов А. И., Соколова Е. А., Пряничникова Е. Г. Велигеры дрейссенид в трофической сети планктона водохранилищ Волги // Дрейссениды : эволюция, систематика, экология : лекции и материалы докл. II Междунар. shk.-конф. Ярославль : Канцлер, 2013. С. 18 – 35.

Лазарева В. И., Соколова Е. А., Столбунова В.Н. Велигеры дрейссенид в зоопланктоне водохранилищ Верхней Волги // Самарская Лука : проблемы региональной и глобальной экологии. 2014. Т. 23, № 2. С. 40 – 49.

Митропольский В. И. К распределению бентоса Рыбинского водохранилища // Материалы по биологии и гидрологии Волжских водохранилищ. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1963. С. 68 – 75.

Перова С. Н. Дрейссениды в составе макрозообентоса устьевой области притоков Рыбинского водохранилища // Дрейссениды : эволюция, систематика, экология : лекции и материалы докл. II Междунар. shk.-конф. Ярославль : Канцлер, 2013. С. 87 – 90.

Пряничникова Е. Г. Многолетний анализ структуры поселений двух видов дрейссенид (Mollusca, Dreissenidae) в Рыбинском водохранилище // Дрейссениды : эволюция, систематика, экология : лекции и материалы докл. II Междунар. shk.-конф. Ярославль : Канцлер, 2013. С. 91 – 94.

Рыбинское водохранилище и его жизнь / под ред. Б. С. Кузина. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние, 1972. 364 с.

Семенова А. С. Личинки *Dreissena polymorpha* (Pallas) в планктоне Куршского залива Балтийского моря // Дрейссениды : эволюция, систематика, экология : лекции и материалы докладов I Междунар. shk.-конф. Ярославль : Ярославский печатный двор, 2008. С. 124 – 128.

Соколова Е. А. Сезонная и многолетняя динамика численности велигеров дрейссены в Рыбинском водохранилище // Дрейссениды : эволюция, систематика, экология : лекции и материалы докладов I Междунар. shk.-конф. Ярославль : Ярославский печатный двор, 2008. С. 136 – 139.

Соколова Е. А. Влияние аномально высокой температуры на зоопланктон Рыбинского водохранилища // Бассейн Волги в XXI веке : структура и функционирование экосистем водохранилищ : материалы докл. Всерос. конф. Ижевск : Издатель Пермьяков С. А., 2012. С. 274 – 276.

Столбунова В. Н. Личинки дрейссены как компонент зоопланктона водоемов бассейна Верхней Волги // Дрейссениды : эволюция, систематика, экология : лекции и материалы докл. I Междунар. shk.-конф. Ярославль : Ярославский печатный двор, 2008. С. 142 – 146.

Шевцова Л. В. Изучение роста дрейссены в канале Днепр – Кривой Рог // Моллюски и их роль в экосистемах : совещ. по изучению моллюсков. Л. : Наука. Ленингр. отд-ние, 1968. С. 77 – 78.

Orlova M. I., Starobogatov Ya. J., Biochino G. I. *Dreissena bugensis* Andr. range expansion in the Volga River and in the Northern Caspian Sea : further invasion perspectives for the Baltic Sea region // ASLO' 2000 Meeting. Book of Abstracts. Copenhagen, 2000. P. 21 – 29.

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

УДК 574.587

К МЕТОДИКЕ РЕКОНСТРУКЦИИ МАССЫ *DREISSENA POLYMORPHA* (PALLAS) (DREISSENIIDAE, BIVALVIA), ПОТРЕБЛЕННОЙ РЫБАМИ

В. В. Безматерных

*Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН
Россия, 1525742, Ярославская обл., Некоузский р-н, пос. Борок
E-mail: valebezma@live.com*

Поступила в редакцию 18.05.14 г.

К методике реконструкции массы *Dreissena polymorpha* (Pallas) (Dreissenidae, Bivalvia), потребленной рыбами. – Безматерных В. В. – Выяснена форма и параметры уравнения связи сырой массы и размера умбо-миофорной структуры (верхушки раковины с септой) *Dreissena polymorpha* некоторых водохранилищ Волжского бассейна. Параметры уравнения описанной связи отличаются между исследуемыми водоёмами, при этом обобщенно уравнение связи имеет вид $W = 71.37 \times U^3$ и обладает достаточно высоким коэффициентом детерминации (0.9).

Ключевые слова: *Dreissena polymorpha*, трофология, уравнения, масса, восстановление.

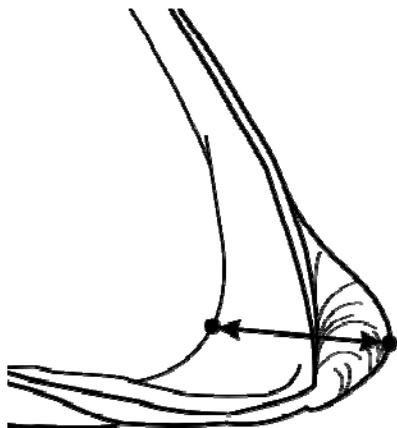
Some issues of weight reconstruction of *Dreissena polymorpha* (Pallas) (Dreissenidae, Bivalvia) consumed by fish. – Bezmaternykh V. V. – The form and parameters of the equation relating the fresh weight and the size of the umbo-myophorous structure (i.e. the umbo thickness plus the septa median size) for the Kama, Votkinsk, Karman and Rybinsk reservoirs *Dreissena polymorpha* (Pall.) were revealed. The parameters of the said relation differ between the water bodies studied, the generalized equation being $W = 71.37 \times U^3$ and having a high determination coefficient (0.9).

Key words: *Dreissena polymorpha*, fish trophology, equation, weight, reconstruction.

Влияние полиморфной дрейссены *Dreissena polymorpha* (Pall.) на бентоценозы и на экосистемы водоёмов в целом было неоднократно показано. Известно 176 видов, потребляющих этого моллюска во взрослом (прикрепленном) состоянии – пиявки, крабы, раки, рыбы, грызуны и птицы (Molloy et al., 1997).

Потребление полиморфной дрейссены отмечено, как минимум, для 38 видов рыб из 13 семейств, включая 14 видов в Северной Америке и 27 видов в Европе. Для трех видов – сазана *Cyprinus carpio* L., обыкновенной солнечной рыбы (*Lepomis gibbosus* (L.)) и бычка-кругляка (*Neogobius melanostomus* (Pallas)) – потребление этого моллюска отмечено на обоих континентах (Molloy et al., 1997). Обычными потребителями дрейссены в Европе являются карповые: плотва (*Rutilus rutilus* (L.)) (Щербина, 2008), густера (*Blicca bjoerkna* (L.)) и лещ (*Abramis brama* (L.)) (Molloy et al., 1997). Наиболее интенсивно этим видом двустворчатых питается плотва, старшие возрастные группы которой могут потреблять исключительно полиморфную дрейссену (Щербина, 2008; Molloy et al., 1997).

При количественных исследованиях питания рыб-бентофагов очень важно корректно оценить уровень потребления отдельных компонентов, для чего требуется применение методов восстановления исходной сырой массы отдельных организмов по сохранившимся в желудочно-кишечных трактах остаткам. Сохранившиеся фрагменты должны отвечать требованиям – диагностической пригодности и принципу соответствия одного фрагмента одной особи. В кишечниках некоторых карповых, использующих глоточные зубы для измельчения поедаемых моллюсков, раковины остаются в раздробленном состоянии. В таком случае подходящим для реконструкции массы фрагментом раковины является ее верхушка (умбо) с расположенной с этой части септой (миофорной пластинкой), прочность которых, по-



Расположение точек привязки размера примакушечного уголка раковины *Dreissena polymorpha*

видимому, связана с функциональным назначением этого комплекса – точки скрепления створок раковины и места прикрепления смыкающего их переднего аддуктора.

При этом доступным для измерения остается расстояние между апикальной точкой верхушки и такой точкой на свободном крае септы, чтобы искомое расстояние было минимальным (наиболее роstralная точка на септе, расположенная, как правило, посередине свободного края септы) (рисунок). Методика восстановления массы дрейссены с использованием описанного размера кратко описана и применена Г. Х. Щербиной (2009). В упомянутой работе описанный размер именован «примакушечным уголком раковины» (сокращенно ПУР), чего в дальнейшем мы и будем придерживаться.

Цель работы: установление связей сырой массы и двух линейных размеров – длины раковины и ПУР – *Dreissena polymorpha* Камского, Воткинского, Кармановского и Рыбинского водохранилищ.

Все исследованные водохранилища находятся в Волжском бассейне. Камское и Воткинское водохранилища расположены в среднем течении р. Камы, Кармановское водохранилище – на левом притоке Камы в её нижнем течении – р. Буй. Рыбинское водохранилище расположено в верхнем течении р. Волги.

На Камском водохранилище материал собран в сентябре 2012 г. (место сбора – 59°17'50.51" с. ш., 56°21'23.68" в. д.), на Кармановском водохранилище (56°16'01.06" с. ш., 54°35'27.69" в. д.) – в октябре 2012 г., на Воткинском водохранилище (57°04'31.79" с. ш., 54°55' 03.35" в. д.) – в июне 2013 г., на Рыбинском водохранилище (58°02'44.26" с. ш., 38°15'13.48" в. д.) – в конце ноября 2013 г. Всего исследовано 936 особей, размеры выборок в отдельных водоёмах приведены в табл. 1, 2.

Линейные размеры измерялись с точностью до 0.1 мм, масса измерялась на торсионных весах с точностью до 1 мг.

Таблица 1

Параметры степенного уравнения связи длины раковины и сырой массы *Dreissena polymorpha*

Водный объект	Выборка, экз.	q	b	R^2
Кармановское водохранилище	468	0.109±0.001	3.030±0.001	0.9925
Камское водохранилище	59	0.127±0.038	3.001±0.012	0.9526
Воткинское водохранилище	107	0.146±0.014	2.943±0.005	0.9718
Рыбинское водохранилище	302	0.138±0.003	2.992±0.001	0.9870
Озеро Лукомское (Каратаев, 1983)		0.120±0.012	2.795±0.039	–

Примечание. Для собственных данных коэффициенты приводятся со стандартной ошибкой при уровне надежности 95%.

Оценка параметров уравнения рассматриваемых зависимостей и определение степени детерминированности массы линейными параметрами проводили с использованием регрессионного анализа. Для оценки влияния величины раковины на размер ПУР рассчитывалась множественная регрессия с использованием статистического пакета StatSoft Statistica 6.0.

Таблица 2

Параметры степенного уравнения связи ПУР и сырой массы *Dreissena polymorpha* исследованных водоёмов

Водоохранилище	Выборка, экз.	q	b	R^2
Кармановское	201	47.506±0.002	2.86±0.002	0.9775
Камское	58	197.984±0.026	2.30±0.022	0.7673
Воткинское	107	217.982±0.007	2.15±0.011	0.7892
Рыбинское	284	76.730±0.002	2.89±0.003	0.9341

В результате проведенных измерений выявлена степенная форма зависимости массы тела от размера ПУР:

$$W = q \times U^b,$$

где W – масса, U – размер ПУР, q и b – параметры уравнения. Выяснены параметры зависимости сырой массы от длины раковины моллюска (также, выражаемой степенным уравнением $W = q \times L^b$, где L – длина раковины) (см. табл. 1) и зависимости сырой массы от размера ПУР (см. табл. 2) исследованных водоёмов.

Достоверные различия коэффициента q в уравнении связи длины раковины и массы отмечены между выборками Кармановского и Воткинского, Кармановского и Рыбинского, Рыбинского и Воткинского водохранилищ. От опубликованных для дрейссены из оз. Лукомское (Каратаев, 1983) отличаются коэффициенты b , рассчитанные для Кармановского и Рыбинского водохранилищ. Описанные различия, как отмечалось ранее (Дрейссена..., 1994), могут быть обусловлены физиологическим состоянием моллюсков.

Обнаружены достоверные различия обоих коэффициентов связи ПУР и массы дрейссены из разных водоёмов. Исключение составили выборки из Камского и Воткинского водохранилищ, достоверно не отличающиеся по указанным коэффициентам. При одном и том же размере ПУР масса дрейссены из среднекамских

водохранилищ будет больше, чем из Рыбинского, и существенно больше, чем из Кармановского. При обобщении данных из разных водоёмов уравнение имеет вид:

$$W = 71.371 \pm 0.05 \times U^{3.00 \pm 0.063}, \text{ степень детерминации } 0.90.$$

Масса тела моллюсков более тесно связана с длиной раковины, чем с ПУР. Это явилось основанием для выяснения степени зависимости этого размера от линейных размеров раковины. Уравнение такой зависимости имеет вид:

$$U = 0.023 + 0.098 \times L + 0.073 \times H - 0.030 \times B,$$

где U – ПУР; L – длина раковины; H – высота раковины; B – ширина (также называемая в разных источниках выпуклостью или толщиной) раковины. Выяснено, что на этот размер достоверно влияют длина ($p < 0.001$) и высота ($p = 0.005$) раковины. Ширина раковины влияет на размер ПУР незначительно ($p = 0.153$). Доля дисперсии этого признака, объясненная через размеры раковины, составляет 0.9416.

Таким образом, в тех случаях, когда оценить параметры уравнения в условиях конкретного водоёма не представляется возможным, считаем допустимым применение ПУР в качестве реперного размера при реконструкции исходной сырой массы моллюска по формуле $W = 71.37 \times U^3$, поскольку она выражает связь с высокой степенью детерминации. Выяснение причин различий параметров уравнения в разных водоёмах представляется интересной задачей для дальнейшего исследования.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Дрейссена *Dreissena polymorpha* (Pallas) (Bivalvia, Dreissenidae). Систематика, экология, практическое значение. М. : Наука, 1994. 240 с.

Каратаев А. Ю. Экология *Dreissena polymorpha* Pallas и ее значение в макрозообентосе водоема-охладителя тепловой электростанции : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Минск, 1983. 19 с.

Щербина Г. Х. Структура биоценоза *Dreissena polymorpha* (Pallas) и роль моллюска в питании плотвы *Rutilus rutilus* (Linnaeus) озера Плещеево // Биол. внутренних вод. 2008. № 4. С. 89 – 97.

Щербина Г. Х. Изменение видового состава и структурно-функциональных характеристик макрозообентоса водных экосистем Северо-Запада России под влиянием природных и антропогенных факторов : дис. ... д-ра биол. наук. СПб., 2009. 468 с.

Molloy D. P., Karatayev A. Y., Burlakova L. E., Kurandina D. P., Laruelle F. Natural enemies of zebra mussel : predators, parasites, and ecological competitors // Reviews in Fisheries Science. 1997. Vol. 5, iss. 1. P. 27 – 97.