ПОВОЛЖСКИЙ ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ. 2015. № 1. С. 64 – 71

УДК 594.1(285.2)

ДРЕЙССЕНИДЫ (MOLLUSCA, DREISSENIDAE) 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: pryanichnikova_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 среднемноголетних 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.

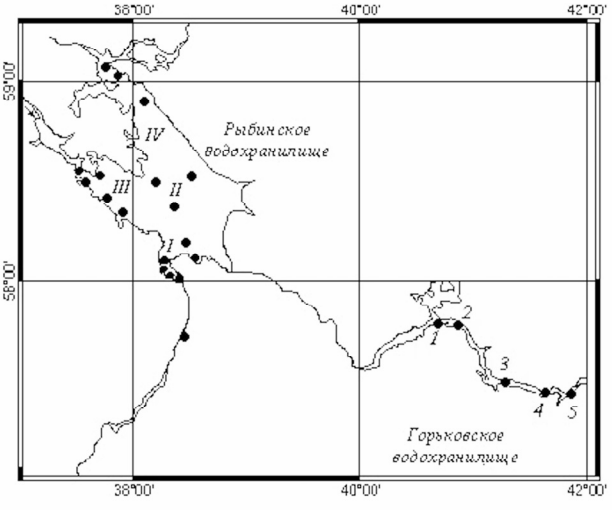
Цель работы – исследование изменений численности и соотношения *D. polymorpha* и *D. bugensis* Рыбинского и Горьковского водохранилищ в 2005 – 2012 гг.

© Пряничникова Е. Г., 2015

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 (г/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.



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

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 $n \geq 3$.

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./м^2, 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./м^2) 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 м^2 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.

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./м^2) 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/м^3) 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; Farr, Payne, 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-

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://mineco-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. матариалов докл. Всерос. конф. / отв. ред. А. В. Крылов. Ижевск : Издатель Пермяков С. А., 2012. С. 93 – 96.

Лазарева В. И., *Пряничникова 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., *Рощупко 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 биофильтратора 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. шк.-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.*, *Надиров 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 Пермяков 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., *Карпевич 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. шк.-конф. Ярославль : Ярославский печатный двор, 2008. С. 23 – 43.

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.