

РАСПРОСТРАНЕНИЕ МОЛЛЮСКОВ РОДА *DREISSENA* В ВОДОЁМАХ И ВОДОТОКАХ СРЕДНЕГО И НИЖНЕГО ПОВОЛЖЬЯ

© 2015 Михайлов Р.А.

Институт экологии Волжского бассейна РАН, 445003, г. Тольятти;
roman_mihaylov_1987@mail.ru

Поступила в редакцию 18.03.2014

Показано современное распространение понто-каспийских моллюсков-вселенцев рода *Dreissena* (*Dreissena bugensis* и *D. polymorpha*) в водоёмах Среднего и Нижнего Поволжья. За двадцатилетний период после проникновения *D. bugensis* в водоёмы Среднего и Нижнего Поволжья соотношение встречаемости между этими понто-каспийскими видами-вселенцами остаётся на прежнем уровне, что не подтверждает предположение о вытеснении *D. polymorpha*. Ареал *D. polymorpha* расширяется за счёт проникновения в реки, где ранее этот вид не регистрировался.

Ключевые слова: виды-вселенцы, *Dreissena*, численность, биомасса, водохранилища, реки, расширение ареала.

Введение

Проблема биологических инвазий, связанная с проникновением видов из одного региона в другой и усилением их влияния на структурно-функциональную организацию экосистем, в последние десятилетия привлекает повышенное внимание [Invasive..., 2002; Биологические инвазии..., 2004; Дгебуадзе, 2011; и др.].

Моллюск *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771) является одним из древних понто-каспийских гидробионтов [Колесников, 1950] и впервые был описан П.С. Палласом [Паллас, 1773] на реках Урал и Волга. Исключительная способность *D. polymorpha* к расширению ареала, быстрая адаптация во вновь заселяемых водоёмах, высокая плодовитость даёт этому моллюску неограниченные возможности для массового распространения в водоёмах, и лишь отсутствие для них оптимальных биотопов ограничивает и регулирует этот процесс [Кирпиченко, Ляхов, 1976]. В настоящее время ареал моллюска *D. polymorpha* достиг водоёмов Северной Америки [Mills at al., 1993; и др.].

В 1980-х гг. в водоёмах Средней и Нижней Волги был обнаружен новый чужеродный вид рода *Dreissena* – *D. bugensis* (Andrussov, 1847) [Антонов, 1993], который широко расселился по Волжским водохранилищам, а с 1996 г. стал отмечаться в водоёмах Верхней Волги [Орлова, Щербина, 2001]. По данным Г.Х. Щербины [Щербина, 2009] за 2000 и 2003 гг., в Волжском плёсе Рыбинского водохранилища на долю *D. bugensis* приходилось более 95% общей численности и биомассы дрейссенид.

Существует мнение о том, что *D. bugensis* в северных и южных водоёмах Волжского бассейна полностью заместила *D. polymorpha*, а в некоторых местах, особенно в открытых частях водохранилищ, сместила её в менее благоприятные условия существования [Антонов, 2008]. В этом случае можно говорить о том, что между двумя видами моллюсков рода *Dreissena* складываются антагонистические взаимоотношения и один вид вытесняет другой. Вопрос о взаимоотношениях между двумя видами моллюсков рода *Dreissena* до конца не изучен.

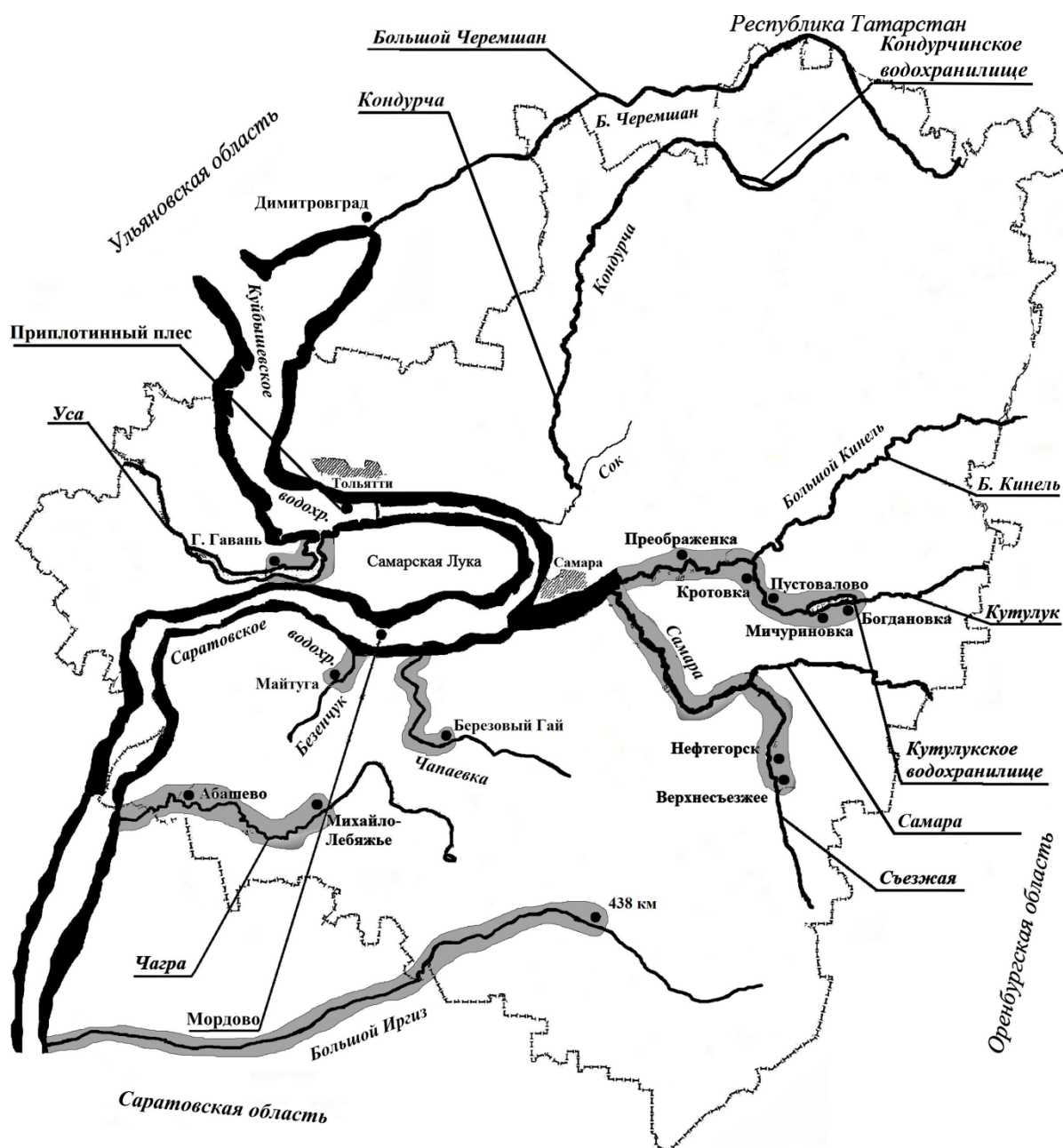


Рис. Карта-схема района исследований: ■ – распространение моллюска *D. polymorpha*; ■ – совместное обитание *D. polymorpha* и *D. bugensis*; - - - - - граница Самарской области. ● – станции обнаружения дрейссенид.

Цель работы – изучить современное распространение моллюсков рода *Dreissena* в водоёмах и водотоках бассейна Средней и Нижней Волги.

Материал и методика

Материалом для данной работы послужили исследования, проведённые в период с мая по октябрь 2012–2013 гг. в двух Волжских (Куйбышевском и Саратовском), двух малых (Кондурчинском и Кутулукском) водохрани-

лищах, притоках р. Волги I-го (Самара, Большой Черемшан, Уса, Чагра), II-го (Большой Кинель, Сызжя, Кондурча) и III-го (Кутулук) порядка (см. рис.).

При анализе малакофауны рек Большой Иргиз, Чапаевка, Базенчук, Чагра, Самара использованы данные П.И. Антонова [Антонов, 2001].

Основные физико-географические характеристики мест нахождения моллюска *D. polymorpha* представлены в таблице 1.

Таблица 1. Физико-географические характеристики мест регистрации *D. polytricha* в изучаемых водоёмах и водотоках

Показатели	с. Верхнесвезжее (р. Свезжая)	г. Нефтегорск (р. Свезжая)	с. Преображенка (р. Б. Кинель)	с. Богдановка (Кутлуковское вдр.)	п. Минчуриновка (Кутлуковское вдр.)	с. Пустьоволово (р. Кутлук)	с. Кротовка (р. Кутлук)	с. Михайло-Лебяжье (р. Чара)	г. Гавань (р. Уса)	г. Димитровград (р. Б. Черемшан)
Координаты	52°43' с.ш. 51°13' в.д.	52°48' с.ш. 51°11' в.д.	53°17' с.ш. 50°44' в.д.	53°12' с.ш. 51°32' в.д.	53°11' с.ш. 51°32' в.д.	53°13' с.ш. 51°12' в.д.	53°17' с.ш. 51°09' в.д.	52°38' с.ш. 49°13' в.д.	53°16' с.ш. 49°0' в.д.	54°12' с.ш. 49°37' в.д.
Ширина, м	4	6	0.7	1000	2000	4	3	6	3000	
Глубина, м	1	3	2.5	0.7	7	1	0.7	0.5	0.7	6
Прозрачность, м	0.7	0.8	1	0.7	0.8	0.3	0.7	0.5	0.7	1.2
Скорость течения реки, м/с	<0.1	<0.1	0.3	<0.1	<0.1	<0.1	0.2	<0.1	<0.1	<0.1
Температура, °С	21	20	21	26	22	21	24	22	23	23
Грунт *	Илистый песок	Песчаный ил	Песчаный ил	Песчаный ил	Илистый песок	Песчаный ил	Илистый песок	Песчаный ил	Илистый песок	Песчаный ил
Макрофиты	<i>Niphar lutea</i> (L.) Sibth. & Sm., 1809; <i>Typha angustifolia</i> L., 1753	<i>Carex</i> sp.; <i>Potamogeton perfoliatus</i> L., 1753	<i>Najas major</i> All., 1785; <i>Typha angustifolia</i>	–	–	–	<i>Typha angustifolia</i>	<i>Typha angustifolia</i>	<i>Typha latifolia</i> L., 1753	<i>Typha angustifolia</i> ; <i>N. lutea</i>

Примечание.* – типы грунтов [по: Бреховских и др., 2006]; «→» – отсутствие данных.

Пробы отбирали в различных биотопах, отличающихся скоростями течения, глубиной и степенью зарастания высшими водными растениями. Сбор моллюсков проводили с использованием скребка (длина ножа 20 см) с площадью облова не менее 0.5 м² и драги с ножами (длина ножа 40 см), длина протаскивания по дну 2.5 м (1 м²) [Жадин, 1960; Абакумов, 1992]. Дополнительно просматривали искусственные субстраты: бутылки из стекла, пластмассы, опоры мостов, арматуру, остатки древесины, камни и другие твёрдые предметы. Фиксировали материал 96%-м спиртом. Всего за период исследования была отобрана и обработана 121 проба.

Камеральную обработку материала проводили после просушки на фильтровальной бумаге. Для взвешивания использовали торсионные весы, с точностью до 0.01 мг. Линейные размеры измеряли под биноклем окулярной линейкой с точностью до 0.1 мм. Виды, размеры которых превышали 10 мм – с помощью штангенциркуля. С учётом этих показателей рассчитывали плотность (экз./м²) и биомассу (г/м²) моллюсков. Для оценки возрастной структуры дрейссенид у каждой особи учитывали годовые кольца роста, формирующиеся на внешней поверхности раковины [Методы изучения..., 1990]. При определении таксономического состава моллюсков использовали традиционные отечественные определители [Жадин, 1952; Определитель пресноводных..., 1977; Старобогатов и др., 2004]. При систематическом анализе пользовались общепринятой классификацией, предложенной Старобогатовым и др., в 2004.

Для определения доли отдельного вида моллюска в биотопе проводили сравнение процентного соотношения численности *D. polymorpha* и *D. bugensis* в пробах.

Математическая обработка данных и их графическое представление выполнены в программах Microsoft

Excel, Adobe Photoshop. Географические координаты определяли при помощи GPS прибора марки Garmin GPS 72H.

Результаты исследования

Волжские водохранилища. До зарегулирования Волги и образования каскада водохранилищ *D. polymorpha* являлась обычным компонентом донных биоценозов [Волга и её жизнь, 1978]. При этом показатели количественного развития вида в Волге были невелики, а в Верхней Волге он совершенно отсутствовал. После создания каскада водохранилищ условия для существования *D. polymorpha* улучшились, и она в огромных количествах начала развиваться на затопленных лесах и кустарниках [Ляхов, Михеев, 1964].

Куйбышевское водохранилище. В Куйбышевском водохранилище дрейссены появились в массе через 3–4 года после его заполнения [Кирпиченко, Антонов, 1977]. На седьмом году существования Куйбышевского водохранилища численность *D. polymorpha* в водоёме достигала 3150 экз./м², биомасса – около 2 тыс. г/м² [Ляхов, Михеев, 1964]. К началу XXI в. численность вида в волжских водохранилищах снижалась в 10 раз [Волга и её жизнь, 1978; Яковлева, Яковлев, 2010].

Опубликованные работы по динамике численности и биомассы *D. polymorpha* за длительный период времени (с начала 1970-х и до конца 1980-х гг.) в условиях меняющегося экологического состояния Куйбышевского водохранилища отсутствуют. Поэтому оценить степень её развития до вселения *D. bugensis* сложно. По литературным данным, в первые годы после заполнения водохранилища *D. polymorpha* встречалась в разных биотопах (открытое мелководье, закрытое мелководье, русло, заливы), где показатели её численности и биомассы значительно различались [Куйбышевское..., 1983]. В последующие годы существования

водоёма произошли существенные изменения в структуре донных биоценозов, которые связаны с исчезновением ранее затопленных кустарников, остатков лесов, процессом активного заиления и т. п. Логично предположить, что эти факторы могли оказать определённое влияние на показатели «естественной» численности и биомассы *D. polymorpha*. Изменения придонного слоя Куйбышевского водохранилища повлияли на развитие и других систематических групп моллюсков. Так, по данным Е.П. Загорской [2009], за период с 1975 по 2005 г. отмечено постепенное исчезновение представителей сем. Sphaeriidae, падение общей численности моллюсков отряда Lucicniformes в 16 раз (с 603 до 38 экз./м²), биомассы – в 128 раз (с 12.8 до 0.1 г/м²), и снижение их вклада в общую биомассу макрозообентоса с 34 до 2%. Кроме того, при сборе материала исследователи использовали различные орудия отбора. При отборе проб способом донного траления показатели количественного развития моллюсков при пересчёте на 1 м² были высоки. Высокие показатели их численности и биомассы отмечались также при сборе материала при помощи погружения с применением водолазной техники на заросших участках, где не было возможности использовать трал. Современные исследователи чаще применяют дночерпатель или драгу. Дночерпатель хорошо использовать, зная дно водоёма и участки распространения по ним моллюсков дрейссенид, в противном случае дночерпателем будет невозможно взять пробу (он не закроется). При использовании этого орудия лова многое зависит от того куда попал прибор: в центр их биоценоза (даёт максимальные количественные показатели) или на край (даёт минимальные количественные показатели). Использовать драгу проще, однако она даёт не совсем точные показатели, в связи с её плохой

уловистостью (часто проходит над раковинами, собирая лишь малую часть). Таким образом, при использовании различных орудий отбора проб можно получить несопоставимые данные, которые не позволяют объективно оценить динамику изменения численности и биомассы дрейссены.

D. bugensis впервые в Куйбышевском водохранилище была зарегистрирована в 1992 г. П.И. Антоновым [1993]. На тот момент соотношение численности двух видов (*D. bugensis* и *D. polymorpha*) в пробах составляло соответственно 69:31%. По результатам наших исследований 2012 г., проведённых в Приплотинном плёсе водохранилища, это соотношение было приблизительно таким же и составило на русловой станции (глубина 12 м) 71:29%. Средний возраст моллюсков практически не отличался. Для бугской дрейссены он составлял 5+, а для полиморфной 4+, что говорит об одинаковом уровне развития обоих видов на русловом участке водохранилища. В литоральной зоне Приплотинного плёса (глубина станции 4–5 м) также отмечалось совместное обитание моллюсков обоих видов при соотношении численности 52:48%, т. е., по сравнению с русловым участком, разница в численности видов практически нивелировалась. Это позволяет сделать предположение, что условия мелководья более благоприятны для развития *D. polymorpha*. При этом в литоральной зоне средний возраст *D. polymorpha* составил 4+, а у *D. bugensis* встречались в основном сеголетки и особи, возраст которых не превышал 2+. Такая разница в возрасте видов способствовала тому, что соотношение их было обратным, по сравнению с численностью и составило 37:63%.

Подробное изучение особенностей экологии дрейссенид в верхних плёсах Куйбышевского водохранилища [Яковлева, 2010] также свидетельствует о том, что вытеснение одного вида

дрейссены другим не наблюдается. Однако обнаруживается разница в количественном развитии этих видов в отдельных биотопах.

Саратовское водохранилище. В Саратовском водохранилище срок появления дрейссен в массе составил всего 2–3 года после его заполнения и относится к началу 1970-х гг. [Кирпиченко, Антонов, 1977]. Затем длительный промежуток времени наблюдения за развитием этой группы моллюсков в водоёме практически отсутствуют, за исключением научных отчётов ИЭВБ РАН. По данным сотрудников ИЭВБ РАН, в 2006 г. *D. bugensis* доминировала по численности на всём протяжении Саратовского водохранилища [Зинченко, Курина, 2011]. В 2012 г. на русловой станции в районе с. Мордово отмечалось совместное обитание двух видов дрейссенид (*D. bugensis* и *D. polymorpha*). При этом соотношение показателей их количественного развития (численности и биомассы) было практически одинаковым и составляло 67:33% и 66:34% соответственно. Возрастной состав моллюсков разных видов на этой станции отличался незначительно и в среднем составлял 5+.

Таким образом, как показали наши исследования, вывод о том, что *D. bugensis* вытесняет *D. polymorpha* в Куйбышевском и Саратовском водохранилищах, делать преждевременно. Соотношение их численности на русловом участке Куйбышевского водохранилища на сегодняшний день осталось таким же, как и 20 лет назад (приблизительно 70:30%). В его мелководной зоне численность этих видов практически одинакова, а биомасса *D. polymorpha* значительно превышает этот показатель у *D. bugensis*. Хочется отметить, что подобная тенденция отмечается и в других водоёмах. Так, в оз. Эри [Adrian et al., 1994], после вселения *D. bugensis* её численность резко увеличилась, при этом численность *D. polymorpha*

уменьшилась. Однако полного исчезновения второго вида не произошло, и спустя некоторое время его численность составила 39% от численности моллюсков этих двух видов.

Малые водохранилища.
Кондурчинское водохранилище расположено в верхнем течении р. Кондурча, которая впадает в р. Сок – левый приток Саратовского водохранилища. Водоём введён в эксплуатацию в 1976–1977 гг. Его площадь 0.74 га, объём 0.03 км³. На предмет нахождения моллюсков рода *Dreissena* нами впервые были проведены исследования в 2013 г., при этом ни одного представителя этого рода зарегистрировано не было.

Кутулукское водохранилище. Первые исследования бентоса левобережного притока р. Б. Кинеля – р. Кутулук и созданного на нём в 1939 г. Кутулукского водохранилища, площадь которого 2.15 га и объём 0.1 км³, были проведены в 1946–1947 гг. С.М. Ляховым [1950]. Представителей рода *Dreissena* в этих водоёмах он не отмечал. В 2013 г. в среднем течении реки, на станции, находящейся на верхнем участке Кутулукского водохранилища в 50 км от впадения в р. Б. Кинель в районе с. Богдановка (табл. 2) был обнаружен моллюск *D. polymorpha*. В качестве субстрата *D. polymorpha* использовала раковины моллюсков семейства Unionidae, а также живые и мёртвые раковины представителей своего вида, образуя друзы (табл. 1). Численность *D. polymorpha* составляла 382 экз./м², биомасса – 893.5 г/м². Длина раковин моллюсков изменялась от 15 до 30.1 мм, а возраст от 2+ до 6+. В момент исследования макрофиты располагались на расстоянии 20 м от кромки воды. При этом берег был покрыт раковинами дрейссены и моллюсков семейства Unionidae на расстоянии от уреза воды более чем 10 м, что позволяет нам сделать предположение о значительном колебании уровня воды в водохранилище.

Таблица 2. Водоёмы и водотоки Среднего и Нижнего Поволжья, где был найден моллюск *D. polymorpha*, с указанием предположительного года проникновения и расстояние от устья

Водоёмы и водотоки	Расстояние от устья	Год исследования	Возраст (max)	Предположительный год проникновения (по max возрасту моллюсков)
Б. Кинель	25 км	2012	4+	2008
Уса (Усинский залив)	40 км	2012	3+	2010
Съезжая	60 км	2013	6+	2007
Кутулук	28 км	2013	6+	2007
Кутулукское вдхр.	50 км	2013	6+	2007
Чагра*	100 км	1997	8+	1989
Самара*	44 км	2003	4+	1999
Б. Иргиз*	438 км	1997	7+	1990
Безенчук*	21 км	1997	6+	1991
Чапаевка*	91 км	1992	–	–

Примечание. * – данные [по: Антонов, 2001]; «–» – отсутствие данных.

На станции, расположенной в 38 км от устья реки, возле пос. Мичуриновка (табл. 2), на песчаном грунте была зарегистрирована небольшая друза *D. polymorpha* (табл. 1).

Здесь их численность была ниже, чем на предыдущей станции, и составляла 86 экз./м², с биомассой 134.1 г/м². Возраст составлял от 1+ до 5+, длина раковин – от 9.7 до 24 мм. В этом районе урез воды был расположен значительно ближе к берегу, чем на предыдущей станции (макрофиты были расположены на расстоянии 3 м от уреза воды). Вероятно, это связано с характером берегов – здесь они более обрывистые (нагорные).

Водотоки. Данные о распространении *D. polymorpha* и *D. bugensis* вверх по течению рек Среднего и Нижнего Поволжья незначительны, и представлены только в работах П.И. Антонова [Антонов, 2001; Козловский и др., 2003]. *D. polymorpha* была обнаружена им в следующих реках: Самара, Большой Кинель, Большой Иргиз, Чагра, Безенчук, Чапаевка. В р. Самара и в устьевом участке р. Большой Кинель совместно с поселениями *D. polymorpha* была найдена и *D. bugensis*. Хотелось бы отметить, что данные пробы были отобраны при помощи «кошки-драги» [Методы изучения..., 1990].

В 2012–2013 гг. нами были проведены исследования по обнаружению и распространению представителей рода *Dreissena* в 8 малых и средних реках региона. Из них 4 являются притоками Куйбышевского и Саратовского водохранилищ первого порядка, 3 – второго и 1 – третьего.

Притоки первого порядка. Река Самара. Левый приток Саратовского водохранилища. Относится к средним рекам. Ее длина – 594 км, площадь бассейна – 46 500 км². Моллюски рода *Dreissena* найдены были в районе с. Алексеевка, расположенном в 44 км от её устья, в зоне подпора Саратовского водохранилища (табл. 2). На других участках моллюски рода *Dreissena* не обнаружены.

Река Чагра. Левый приток первого порядка Саратовского водохранилища. Относится к средним рекам. Длина реки 251 км, площадь бассейна – 3440 км². Впервые *D. polymorpha* была зарегистрирована в р. Чагра П.И. Антоновым в 1997 г. в 100 км от её устья (табл. 2) [Антонов, 2001]. Нами вид был обнаружен на станции, расположенной в 120 км от устья, возле с. Михайло-Лебяжье. Субстратом для моллюсков служили древесные остатки, а также основания макрофитов *Typha angustifolia* (табл. 1). Численность

дрейссены на данном участке составляла 28 экз./м², биомасса – 21.6 г/м². Найденные моллюски имели возраст от 3+ до 5+, длину раковин от 15.2 до 25.4 мм. В месте его регистрации отмечалось снижение скорости течения воды до <0.1 м/с за счёт создания насыпной дамбы ниже по течению. Выше с. Михайло-Лебяжье река летом частично пересыхает, образуя цепь прудов. Вероятно, именно этот факт мешает распространению моллюска *Dreissena polymorpha* выше по течению реки.

Река Уса. Впадает в Куйбышевское водохранилище, являясь его правым притоком первого порядка. Относится к малым рекам. Длина реки составляет 143 км, площадь бассейна – 3390 км². Впервые *D. polymorpha* была зарегистрирована в месте впадения р. Усы в Куйбышевское водохранилище в 1959 г. С.М. Ляховым в массовом количестве. Численность вида была практически такой же, как и в водохранилище – около 5 тыс. экз./м² [Ляхов, Михеев, 1964]. Нами *D. polymorpha* была зарегистрирована в зоне подпора – в Усинском заливе Куйбышевского водохранилища, в 40 км от устья (табл. 2) в районе базы отдыха «Голубая гавань».

Дрейссена была встречена на песчано-илистом грунте (табл. 1). Численность моллюска составила 3 экз./м², биомасса – 0.3 г/м², возраст – от 1+ до 3+, длина раковин – от 10.8 до 14.2 мм.

Река Большой Черемшан. Левый приток Куйбышевского водохранилища. Средняя река, длина которой 336 км, а площадь бассейна – 11 500 км². Вид *D. polymorpha* впервые был зарегистрирован в Черемшанском заливе Куйбышевского водохранилища на второй год после его создания. Встречался очень редко, его биомасса не превышала 1 г/м², что было связано с проходившим затоплением весной, до появления личинок в планктоне [Мордухай-Болтовской, 1961]. Однако, уже через год, в сентябре 1960 г.,

численность *Dreissena* значительно увеличилась (до 147 экз./м², а биомасса составила 104.3 г/м²) [Аристовская, 1964]. Нами река исследована от истока до верхнего участка Черемшанского залива. *D. polymorpha* найдена в районе г. Димитровграда, в зоне подпора Куйбышевского водохранилища в количестве 85 экз./м², биомасса составила при этом 18.4 г/м², возраст – от 1+ до 5+. В этом же районе был найден и другой моллюск – *D. bugensis* с численностью 46 экз./м² и биомассой 12.9 г/м² (табл. 1).

Притоки второго порядка. Река Съезжая. Левый приток р. Самары, который впадает в неё в 130 км от устья. Относится к малым рекам. Длина реки составляет 107 км, площадь бассейна – 1640 км². *D. polymorpha* была встречена нами на станции, расположенной в 60 км от устья, в районе с. Верхнесъезжее (табл. 2). Моллюск обнаружен на глубине 1 м, на раковинах представителей семейства Unionidae и макрофитах (табл. 1). Численность вида составляла 6 экз./м², а биомасса – 5.3 г/м², возраст от 1+ до 4+, длина раковин – от 8.6 до 19.9 мм.

Ниже по течению, в 48 км от устья, в районе г. Нефтегорск, также был встречен моллюск *D. polymorpha*. Его численность здесь была выше и составляла 30 экз./м², биомасса – 126.1 г/м², возраст – от 1+ до 6+, длина раковин – от 14.9 до 30.6 мм. Моллюск зарегистрирован на илистом грунте прикреплённым к древесным остаткам и раковинам других дрейссен, образуя маленькие друзы (табл. 1).

Река Большой Кинель. Правый приток р. Самары, впадающий в неё в 50 км от устья. Относится к средним рекам. Длина – 442 км, площадь бассейна – 14 900 км². Впервые *D. polymorpha* была обнаружена в устьевом участке реки в 2007 г. [Антонов, 2008]. Нами вид был зарегистрирован в 25 км от устья (табл. 1), в районе с. Преображенка (табл. 2). Моллюск был прикреплён к раковине живого моллюска семейства Unionidae. Всего

было найдено 2 экз./м², биомасса составила 1.7 г/м², возраст зарегистрированных экземпляров – 4+, длина раковин – 18.3 и 19.2 мм.

Река Кондурча. Правый приток р. Сок. Относится к средним рекам. Длина реки 294 км, площадь водосбора – 4.36 км². На р. Кондурче моллюсков рода *Dreissena* найдено не было. Вероятно, их отсутствие в реке связано с сильным течением в устьевой части реки, не позволяющим велигерам проникнуть вглубь и закрепиться на субстратах.

Притоки третьего порядка. *Река Кутулк.* Впадает в р. Б. Кинель слева, в 68 км от её устья. Относится к малым рекам. Длина водотока 144 км, площадь бассейна – 1340 км². Моллюск *D. polymorpha* был встречен нами в районе, расположенном ниже Кутулкского водохранилища, возле с. Пустовалово, в 28 км от устья (табл. 2). Его численность здесь значительно ниже, чем в водохранилище, и составила 6 экз./м², а биомасса – 18.3 г/м², возраст – от 4+ до 6+, длина раковин от 20.3 до 26.1 мм. Субстратом для моллюсков служили раковины моллюсков семейства Unionidae (табл. 1). На станции, расположенной в 5 км от устья, возле с. Кротовка, также был найден моллюск *D. polymorpha*, с гораздо меньшей численностью – 2 экз./м², биомассой 4.9 г/м², возраст – 3+ и 4+, длиной раковин – 16.3 и 20.5 мм. Они были встречены на глубине 0.3 м, прикреплёнными к оставленным после строительства моста арматурам (табл. 1).

Обсуждение результатов

Как показали наши исследования, утверждения о том, что *D. bugensis* вытесняет *D. polymorpha* [Антонов, 2008; Зинченко, Курина, 2011; и др.] в Волжских водохранилищах, преждевременно. Значительное увеличение численности *D. polymorpha* в Волге отмечается при создании на ней водохранилищ. В конце 1980-х гг. в составе малакофауны зарегулированной Волги появляется *D. bugensis* [Антонов,

1993]. Через 30 лет второй вид значительно превосходит первый по численности и биомассе в Куйбышевском и Саратовском водохранилищах [Антонов, 2008; Зинченко, Курина, 2011].

Возможно, основной причиной этого является конкурентный тип питания (оба вида – сестонофаги-фильтраторы) [Орлова, 2010]. Однако, известно [Дрейссена: *Dreissena polymorpha*..., 1994], что эти моллюски являются представителями эпифауны, для которых большое значение имеет наличие специального субстрата, каковым после создания водохранилищ служили древесные остатки. Именно в этот промежуток времени количественные показатели *D. polymorpha* в водоёмах были максимальными [Ляхов, Михеев, 1964]. С течением времени число благоприятных субстратов сокращалось (разрушились древесные и кустарниковые остатки), и естественная численность вида *D. polymorpha* стала снижаться. В это время в Волге появляется *D. bugensis*. Как известно, этот вид, в отличие от *D. polymorpha*, менее требователен к субстрату [Roe, Maclsaak, 1997; Stoeckmann, 2003]. Возможно, это также явилось причиной увеличения численности *D. bugensis*. В современный период, согласно нашим данным, в литоральной зоне Приплотинного плёса Куйбышевского водохранилища численность этих двух видов была практически одинаковой, а биомасса *D. polymorpha* даже превосходила биомассу *D. bugensis*. В русловой же части водоёма *D. bugensis* достигала значительно большего количественного развития по сравнению с *D. polymorpha*. Полученные данные можно объяснить тем, что эти виды предпочитают разные зоны водоёмов: *D. bugensis* хорошо развивается в более глубоководных участках, способна обитать на глубине > 40 м, в то время как показатели количественного развития *D. polymorpha* уже на глубине 10–15 м

ниже [Adrian, Ferro, Keppner, 1994; Jones, Ricciardi, 2005]. Кроме того, эти виды имеют наибольшее количественное развитие при совместном обитании [Яковлева, 2010]. Как известно моллюски дрейссены имеют мозаичное (пятнами) распространение [Кирпиченко, 1963], и их численность в конкретном месте может значительно меняться, поэтому сравнивать данные, полученные при изучении различных биотопов, достаточно сложно.

Как известно, скорость течения является одним из главных факторов, определяющих развитие моллюсков рода дрейссена. В незарегулированных реках русло подвергается постоянному размыву, а речное дно образовано подвижным песком. Это, по мнению некоторых авторов, служит одной из основных причин того, что дрейссена в них появляется значительно позже, чем в водохранилищах [Кирпиченко, 1963].

В настоящее время заселению рек представителями рода дрейссена способствуют следующие факторы: наличие в большинстве средних и малых рек благоприятных субстратов в виде остатков наземной растительности (старые упавшие деревья, которые в воде способны пролежать не один десяток лет, пни), камни, различные искусственные субстраты (сваи мостов, стеклянные и пластиковые бутылки), сооружение рядом с городами насыпных дамб. В зарегулированных реках течение сильно замедлилось, а на некоторых участках практически исчезло; на дно оседает много ила, что приводит к его зарастанию, и, в свою очередь, также влияет на скорость течения. За счёт седиментации органических веществ и увеличения числа планктонных организмов, изменяется состав бентоса и его кормовая база. В результате этого дрейссена начала проникать в реки, расширяя свой ареал в регионе. Однако, численность представителей этого рода в большинстве малых рек невелика.

Количество велигеров дрейссены может быть огромным (десятки тысяч) [Кирпиченко, 1963], однако не все они находят благоприятные условия для прикрепления, поэтому их распределение в водоёмах носит мозаичный характер.

В изученных водотоках *D. polymorpha* была отмечена, в основном, в реках с медленным течением. Это позволяет сделать предположение о том, что одним из важных факторов для её расселения в реки является скорость течения. Создание плотин уменьшает взмучивание грунта. Это также служит важным фактором для развития дрейссены, так как они очень чувствительны к концентрации частиц взвеси в воде в связи с особенностью строения фильтрационного аппарата [Биологические инвазии..., 2004].

Одним из факторов, влияющих на развитие дрейссены в небольших водоёмах, является площадь их промерзания в зимний период и обсыхания в летний. Эти моллюски способны обитать в широком температурном диапазоне (от 10 до 32°C), однако они совершенно не переносят замерзания [Биологические инвазии..., 2004]. Также в малых и средних реках отмечается гибель дрейссены, расположенной не на русловом участке, и её смывание в периоды половодья и дождевых паводков. Создание плотин помогло снизить влияние этого фактора: уровень воды на зарегулированном участке реки практически не меняется, и это позволяет моллюску существовать на различных глубинах и даже недалеко от уреза воды.

Часто в реках мы наблюдали эпибионтные группировки моллюсков семейства Unionidae и *D. polymorpha*, которая прикреплена к их раковинам. Экологические требования этих моллюсков сходны: они являются фильтраторами. Крупные представители семейства Unionidae способны к более активному движению, чем дрейссены, ведущие прикреплённый образ жизни.

Летом они перемещаются с большей глубины на меньшую, а зимой наоборот, что позволяет выживать и *D. polymorpha*.

С заселением дрейссены в реки Среднего и Нижнего Поволжья возможно и так называемое явление «сопряжённой инвазии», когда отмечаются другие виды-вселенцы из одного и того же региона-донора [Биологические инвазии..., 2004]. Не исключено, что дрейссена изменит структурно-функциональную организацию экосистем водотоков [Higler, 1981]. Появление дрейссены в малых и средних реках может повлиять на них следующим образом. Будучи мощными собирателями-фильтраторами [Львова, Извекова, Соколова, 1980; Дрейссена: *Dreissena polymorpha*..., 1994; и др.], дрейссениды осаждают огромное количество органического вещества из толщи воды, а выделяемые ими аглотинаты и фекалии становятся источниками пищи для бентосных и других организмов [Greenwood et al., 2001; Щербина, 2008; и др.], избирательно заселяющих друзы, которые также представляют собой убежище от хищников [Протасов, 1994; Щербина, 2009; и др.]; моллюски активно участвуют в самоочищении воды, влияя на круговорот веществ; велигеры вместе с током воды проникают в системы водозаборов и теплоцентралей, где оседают, а затем образуют мощные обрастания, являющиеся серьезной помехой в работе [Кирпиченко, Ляхов, 1976]; выделяемые моллюсками фекалии содержат значительное количество биогенных веществ (азота и фосфора), что, в свою очередь, приводит к вспышкам роста донных водорослей [Bobat, Hengurmen, Zapletal, 2004].

Заключение

На основании проведённых исследований можно сделать следующие заключения:

1. В Куйбышевском и Саратовском водохранилище на протяжении более

чем 20 лет отношение количественных показателей развития *D. polymorpha* и *D. bugensis* остаётся на прежнем уровне, около 70% численности этих двух видов приходится на долю *D. bugensis*, около 30% – *D. polymorpha*, т. е. достаточных оснований говорить о том, что один вид вытесняется другим, нет.

2. Из 14 исследованных водоёмов и водотоков нами впервые *D. polymorpha* отмечена в 4 (Б. Кинель, Кутулук, Съезжая, Уса). Также подтверждены более ранние данные о нахождении *D. polymorpha* в реках Чагра, Самара и Б. Черемшан [Мордухай-Болтовской, 1961; Аристовская, 1964; Антонов, 2001, 2008].

3. Процесс расширения ареала в регионе, отмечен только у *D. polymorpha*. Возможно, это связано со способностью *D. polymorpha* обитать на участках с большей скоростью течения воды и предпочтением менее глубоководных участков в сравнении с *D. bugensis* [Пряничникова, 2013].

Литература

Абакумов В.А. Руководства по гидробиологическому мониторингу пресноводных экосистем / Под ред. В.А. Абакумова. СПб.: Гидрометеиздат, 1992. 320 с.

Антонов П.И. О проникновении двусторчатого моллюска *Dreissena bugensis* (Andr.) в Волжские водохранилища // Экологические проблемы бассейнов крупных рек. Тез. докл. междунар. конф. Тольятти: ИЭВБ РАН, 1993. С. 52–53.

Антонов П.И. Экология моллюска *Dreissena polymorpha polymorpha* (Pallas) малых рек Самарской области // Малые реки: Современное экологическое состояние, актуальные проблемы. Тольятти: ИЭВБ РАН, 2001. С. 13.

Антонов П.И. Биоинвазийные организмы в водоёмах Средней Волги // Самарская Лука. 2008. Т. 17. № 3(25). С. 500–517.

- Аристовская Г.В. Бентос Куйбышевского водохранилища за период с 1960 по 1962 г. // Тр. Тат. отд. Гос. науч.-исслед. ин-та озёрн. и речн. рыб. хоз-ва. Казань, 1964. Вып. 10. С. 85–119.
- Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах/ Под редакцией А.Ф. Алимова, Н.Г. Богуцкой. М.; СПб.: Товарищество научных изданий КМК и ЗИН РАН, 2004. 436 с.
- Бреховских В.Ф., Казмирук Т.Н., Казмирук В.Д. Донные отложения Ивановского водохранилища: Состояние, состав, свойства. М.: Наука, 2006. 176 с.
- Волга и её жизнь / Под ред. Ф.Д. Мордухай-Болтовского. Л.: Наука, 1978. 350 с.
- Дгебуадзе Ю.Ю. 10 лет инвазий чужеродных видов в Голарктике (Электронный журнал) // Российский журнал биологических инвазий. 2011. Предисловие к 1, 2 и 3 номерам за 2011 год. // (http://www.sevin.ru/invasjour/issues/2011_1/2011_preface.pdf). Проверено 10.01.2014.
- Дрейссена: *Dreissena polymorpha* (Pall.) (Bivalvia, Dreissenidae): Систематика, экология, практическое значение / Под ред. Я.И. Старобогатова. М.: Наука, 1994. 240 с.
- Жадин В.И. Моллюски пресных и солоноватых вод СССР. М.; Л.: АН СССР, 1952. 376 с.
- Жадин В.И. Методы гидробиологического исследования. М.: Высшая школа, 1960. 188 с.
- Загорская Е.П. Экология и специфика развития моллюсков надсемейства Pisidioidea (Mollusca, Bivalvia) в условиях Куйбышевского водохранилища: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Тольятти, 2009. 19 с.
- Зинченко Т.Д., Курина Е.М. Распределение видов вселенцев в открытых мелководьях Саратовского водохранилища // Российский журнал биологических инвазий. 2011. № 2. С. 74–85. // (http://www.sevin.ru/invasjour/issues/2011_2/Zinchenko_11_2.pdf). Проверено 10.01.2014.
- Кирпиченко М.Я. Особенности расселения дрейссены в условиях зарегулирования Волги // Тр. ИБВВ. Биологические аспекты изучения водохранилищ. Вып. 6(9), М.: Изд. АН СССР, 1963. С. 153–158.
- Кирпиченко М.Я., Антонов П.И. Интенсивность заселения дрейссеной водохранилищ // Круговорот веществ и энергии в водоёмах. Элементы биотического круговорота. Тез. докл. на 4-м Всесоюзном Лимнологическом совещании. Лиственичное на Байкале, 1977. С. 302–305.
- Кирпиченко М.Я. Ляхов С.М. *Dreissena polymorpha* Pallas и её значение в водоёмах замедленного стока // III съезд всесоюзного гидробиологического общества. 1976. Т. 5. С. 264–266.
- Козловский С.В., Антонов П.И., Буркова Т.Н., Бычек Е.А., Горбунов М.Ю., Жариков В.В. Экологическая оценка современного состояния рыбохозяйственных водоёмов Кинельского района Самарской области // Вестник Волжского университета им. В.Н. Татищева. Серия «Экология». 2003. Вып. 3. С. 32–57.
- Колесников В.П. Акчагыльские и апшеронские моллюски // Палеонтология СССР. М.: АН СССР, 1950. Т. 10. Ч. 3. Вып. 12. 259 с.
- Куйбышевское водохранилище. Л.: Наука, 1983. 214 с.
- Ляхов С.М. Бентос Кутулукского водохранилища (Куйбышевская область) // Зоологический журнал. 1950. Т. 29, вып. 1. С. 93–96.
- Ляхов С.М., Михеев В.П. Распределение и количество дрейссены в Куйбышевском водохранилище на седьмом году его существования // В

- сб.: Биология дрейссены и борьба с ней. / Под ред. Б.К. Штегман. Тр. ИБВВ. М.; Л.: Наука, 1964. Вып. 7(10). С. 3–18.
- Львова А.А., Извекова Э.И., Соколова Н.Ю. Роль донных организмов в трансформации органического вещества и в процессах самоочищения водоёмов // В кн.: Бентос Учинского водохранилища. М.: Наука, 1980. С. 171–177.
- Методы изучения двустворчатых моллюсков / Под ред. Г.Л. Шкорбатова, Я.И. Старобогатова // Тр. АН СССР. Л., 1990. Т. 219. 208 с.
- Мордухай-Болтовской Ф.Д. Процесс формирования донной фауны в Горьковском и Куйбышевском водохранилищах // Тр. ИБВ АН СССР, 1961. № 4(7). С. 49–177.
- Определитель пресноводных беспозвоночных европейской части СССР / Под ред. Л.А. Кутиковой, Я.И. Старобогатова. Л.: Гидрометеиздат, 1977. 512 с.
- Орлова М.И. Биологические инвазии моллюсков в континентальных водах Голарктики: Автореф. дис. ... доктора биол. наук. СПб., 2010. 47 с.
- Орлова М.И., Щербина Г.Х. *Dreissena bugensis* (Andr.) (Dreissenidae, Bivalvia): расширение ареала в Европе, история и пути инвазии, дальнейшие пути распространения // Американско-Российский симпозиум по инвазионным видам. Борок, Россия. Тез. докл. Ярославль, 2001. С. 152–154.
- Паллас П. С. Путешествие по разным провинциям Российского государства. СПб.: Императорской Академии наук, 1773. 786 с.
- Протасов А.А. Пресноводный перифитон. Киев: Наук. Думка, 1994. 307 с.
- Пряничникова Е.Г. Многолетний анализ структуры поселений двух видов (Mollusca, Dreissenidae) в Рыбинском водохранилище // В сб. Дрейссениды: эволюция, систематика, экология: лекции и материалы докладов II-й Международной школы-конференции / Ред. А.В. Крылов, В.Г. Пряничникова. Ярославль: Канцлер, 2013. 129 с.
- Старобогатов Я.И., Прозорова Л.А., Богатов В.В., Саенко Е.М. Моллюски, полихеты, немуртины // Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. СПб.: Наука, 2004. Т. 6. 526 с.
- Щербина Г.Х. Структура биоценоза *Dreissena polymorpha* (Pallas) и роль моллюска в питании плотвы *Rutilus rutilus* (Linnaeus) // Биол. внутр. вод. 2008. № 4. С. 72–80.
- Щербина Г.Х. Изменение видового состава и структурно-функциональных характеристик макрозообентоса водных экосистем Северо-Запада России под влиянием природных и антропогенных факторов: Дис. ... доктора биол. наук. СПб., 2009. 468 с.
- Яковлева А.В. Фауна и экология инвазионных видов в донных сообществах верхних плёсов Куйбышевского водохранилища: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Казань, 2010. 22 с.
- Яковлева А.В., Яковлев В.А. Современная фауна и количественные показатели инвазионных беспозвоночных в зообентосе верхних плёсов Куйбышевского водохранилища // Российский журнал биологических инвазий. 2010. № 2. С. 97–111. // (http://www.sevin.ru/invasjour/issues/2010_2/Yakovleva_10_2.pdf). Проверено 10.01.2014.
- Adrian D.J., Ferro Th. A., Keppner H.T. Relative Abundance of Zebra Mussels (*Dreissena polymorpha*) and Quagga Mussels (*Dreissena bugensis*) in Eastern Lake Erie // Proceedings of The Fourth Internat. Zebra Mussel Conf., March 1994. Madison, Wisconsin, 1994. P. 401–407.
- Bobat A., Hengurmen M., Zapletal W. Zebra Mussel and Fouling problems in the Euphrates Basin // Turk. J. Zool. 2004. V. 28. P. 161–177.

- Invasive aquatic species of Europe. Distribution, Impacts and Management / Eds. E. Lappakoski, S. Gollasch, S. Olenin. Dordrecht: Kluwer Acad. Publ., 2002. 608 p.
- Greenwood K.S., Thorp J.H., Summers R.B., Guelda D.L. Effects of an exotic bivalve mollusc on benthic invertebrates and food quality in the Ohio River // *Hydrobiologia*. 2001. V. 462. P. 169–172.
- Higler L. W. G. Bottom fauna and littoral vegetation fauna in Lake Maarsseveen // *Aq. ecol.* 1981. V. 15. № 1, 2. P. 82–86.
- Jones L.A., Ricciardi A. Influence of physicochemical factors on the distribution and biomass of invasive mussels (*Dreissena polymorpha* and *Dreissena bugensis*) in the St. Lawrence River // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 2005. V. 62. P. 1953–1962.
- Mills E.L., Leach J.H., Carlton J.T., Secor S.L. Exotic species in the Great Lakes: a history of biotic crises and anthropogenic introductions // *J. Great Lakes Res.* 1993. V. 19(1). P. 1–54.
- Roe S.L., MacIsaac H.J. Deepwater population structure and reproductive state of quagga mussel (*Dreissena bugensis*) in lake Erie // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 1997. V. 54. P. 2428–2433.
- Stoeckmann A.M. Physiological energetics of Lake Erie dreissenid mussels: a basis for the displacement of *Dreissena polymorpha* by *Dreissena bugensis* // *Can. J. Fish Aquat Sci.* 2003. V. 60. 126–134.

DISTRIBUTION OF MOLLUSKS OF THE GENUS *DREISSENA* IN WATER BODIES AND WATERCOURSES OF THE MIDDLE AND LOWER VOLGA

© 2015 Mikhaylov R.A.

Institute of Ecology of the Volga River Basin of the RAS, 445003 Togliatti, Russia
E-mail: roman_mihaylov_1987@mail.ru

Current distribution of the Ponto-Caspian alien mollusk species of the genus *Dreissena* (*Dreissena bugensis* and *D. polymorpha*) in the water bodies of the Middle and Lower Volga is shown. Since the invasion of Quagga Mussel (*D. bugensis*) which took place 20 years ago, the occurrence ratio of this species has been remaining stable. This fact provides no evidence for the ongoing replacement of one species by another. Distribution area of *D. polymorpha* is expanding presently due to its penetration into the rivers, where this species was never registered before.

Key words: invader species, *Dreissena*, number, biomass, reservoirs, rivers, area expansion.