

ИНВАЗИЯ ДРЕЙССЕНЫ ПОЛИМОРФНОЙ *DREISSENA POLYMORPHA* (PALLAS, 1771) В ВОДОЁМ БАССЕЙНА ЛАДОЖСКОГО ОЗЕРА И БИОХИМИЧЕСКАЯ РОЛЬ ВИДА-ВСЕЛЕНЦА

© 2021 Дудакова Д.С.^{а, *}, Светов С.А.^{б, **}

^а ФГБУН Институт озероведения РАН, Санкт-Петербург 196105, Россия

^б ФГБУН Институт геологии КарНЦ РАН, Петрозаводск 185910, Россия
e-mail: *judina-d@yandex.ru; **doc_svs@mail.ru

Поступила в редакцию 15.07.2019. После доработки 23.01.2021. Принята к публикации 17.02.2021.

В июне 2017 г. в одном из карьеров, находящихся в бассейне Ладожского озера (Келколовские карьеры, Кировский район Ленинградской области), был выявлен факт вселения чужеродного вида дрейссены полиморфной. Проведены биологические исследования этой популяции и изучен микроэлементный состав створок моллюсков. Выявлено, что популяция относится к молодым и имеет высокий потенциал дальнейшего развития при благоприятствующих условиях среды. Одной из предпосылок вселения вида в данный водоём является высокая минерализация его воды, что обеспечивает оптимальный уровень необходимых элементов для построения известкового скелета большого количества особей. Основные хорологические типы, образуемые здесь дрейссеной – щётки и друзы, позволяющие максимально полно использовать пищевые ресурсы при ограниченном пространстве. Показано участие створок в аккумуляции и биозахоронении ряда микроэлементов.

Ключевые слова: дрейссена полиморфная, численность и биомасса, размерная структура, распределение, хорологические типы, микроэлементный состав створок.

DOI: 10.35885/1996-1499-2021-14-1-71-82

Введение

Количество публикаций, посвящённых дрейссене полиморфной, превышает 3 тысячи [Stańczykowska, 1977; Антонов, 1983; Hebert et al., 1989; Neumann, Jenner 1992; Nalepa, Schloesser 1993; Дрейссена..., 1994; Старобогатов, 1994; Шкорбатов и др., 1994; Claudi, Mackie, 1994; Каратаев, Бурлакова, 1995; Харченко, 1995; Karatayev et al., 1997; Бурлакова, 1998; Gollasch, Leppäkoski, 1999; Антонов, 2000; Протасов, Сеницына, 2000; Щербина, 2001; Minchin et al., 2002; Маврин и др., 2003; Телеш, 2004; Burlakova et al., 2006; Сергеева, 2008; Протасов, 2008; Щербина, 2008; Mackie, Claudi, 2010; Pollux et al., 2010; Van der Velde et al., 2010; Яковлева, Яковлев, 2011; Протасов, Силаева, 2012; Протасов, 2013; Ворошилова, 2015; Гусева, Науменко, 2015; Разлуцкий и др., 2015; Karatayev et al., 2015; Определитель..., 2016; Пряничникова, Цветков, 2018; и др.].

Дрейссениды относятся к двустворчатым моллюскам, обладающим высоким инвазион-

ным потенциалом. Попадая в пресноводные водоёмы и заселяя там твёрдые субстраты, дрейссениды могут размножаться в огромных количествах и за короткий период времени достигать биомассы в 10 раз большей, чем суммарная биомасса всех остальных видов беспозвоночных, что оказывает большое влияние на все части экосистем, особенно на бентосных животных. Агрегируясь в больших количествах, дрейссена полиморфная создаёт новые двух- и трёхмерные местообитания для разных организмов, а фекалии и псевдофекалии обеспечивают обильную пищу для детритофагов. Кроме того, ток воды, образующийся при фильтрационной активности моллюсков, улучшает кислородные условия для бентоса, вследствие чего в агрегациях формируются различные сообщества [Karatayev et al., 1997]. Моллюски выступают кормовым объектом для бентосоядных рыб и способствуют улучшению качества воды [Kotta et al., 1998; Johannsson et al., 2000; Щербина, 2008]. Однако, они могут являться про-

межуточными хозяевами или разносчиками патогенных для рыб паразитов, накапливать тяжёлые металлы в мягких тканях и передавать их по пищевым цепям [Jones et al., 1997; Мастицкий, 2009; Протасов, Силаева, 2012; Павлов, небесихина, 2013; Махлун, 2016]. Дрейссена может играть существенную роль в техноэкосистемах, где она выступает одним из основных компонентов перифитона, зачастую выступая в качестве доминанта. В разных элементах технологического оборудования дрейссена может создавать биопомехи. Её обрастания часто наблюдают на сваях и различных гидротехнических сооружениях – водотоках, трубах, проводящих воду к турбинам или предназначенных для технического и питьевого водоснабжения, защитных решётках и т. д. Всё это затрудняет проход воды и требует постоянной очистки от обрастаний этих сооружений. Местами дрейссены может сплошь и в несколько слоёв покрывать всякий подходящий субстрат; её количество здесь может достигать десятков или сотен тысяч экземпляров на 1 м², а вес – до 50 кг/м² [Протасов, Афанасьев, 1984; Протасов, 1994; Попов, 2002; Протасов и др., 2008; Протасов, Силаева, 2012; Marszewska, Cichy, 2018].

Дрейссена активно участвует в биогеохимических процессах. Органы моллюсков, в частности, наружный скелет – раковина – являются возможным накопителем различных химических элементов, в том числе микроэлементов [Павлов и др., 2008; Махлун, 2016]. Рассматривая процесс их накопления с точки зрения глобальных геохимических циклов, мы имеем дело с захоронением микроэлементов в донных отложениях в составе створок раковин, что относится к нециклическому типу миграции вещества [Остроумов, 2003]. Известно, что по многим элементам биоаккумуляция в створках происходит меньше, чем в тканях, однако с учётом высокой массы наружного скелета и различиях в способности удерживать химические элементы в своём составе гораздо более длительное время, створки могут играть более важную роль в геохимических циклах [Макаренко, Байчоров, 2013; Макаренко, Коваль, 2014; Махлун, 2016]. Тогда как тело моллюска при отмирании особи выносит элементы вновь в

окружающую среду в легкодоступной форме, створки дают вариант биозахоронения. С этой точки зрения створки моллюсков требуют более пристального внимания как объект устранения потенциально опасных веществ и химических элементов из воды. С этой стороны дрейссены изучена недостаточно, имеются лишь очень редкие данные по микроэлементному составу створок [Махлун, 2016]. В наших предыдущих работах подобные исследования проводились для широко распространённых в пресных водоёмах двустворчатых моллюсков семейства Unionidae [Дудакова, Светов, 2017]. Эти данные можно использовать для целей биоиндикации и учёта биозахоронения вредных элементов.

Палеонтологические находки дрейссенид связаны с Европой; первые из них отнесены к эстуариям древнего моря Тетис, отделявшего в то время Африку от Европы и Азии [Aksu et al., 2017]. Время происхождения вида *Dreissena polymorpha* относят к периоду, предшествовавшему последнему оледенению (миоцен-плиоцен): 10–11 миллионов лет назад [Karataev et al., 1997; Aksu et al., 2017]. Постгляциальное распределение дрейссены полиморфной до начала XIX в. было ограничено опреснёнными северными участками Каспийского, Чёрного и Азовского морей и низовий рек, впадающих в эти моря [Karataev et al., 1997].

С начала прошлого века дрейссена стала активно распространяться за пределы понто-каспийского региона по российским внутренним водоёмам и водотокам в северном, северо-восточном направлениях [Ворошилова, 2008; Ворошилова и Артамонова, 2008; Орлова, 2010; Поздеев, 2011; Истомина и др., 2012; Жукова, 2013; Михайлов, 2015], а также в центральную и восточную Европу, на юг Скандинавии, Британии, Ирландии и Северной Америки [Gollasch, Leppäkoski, 1999; Minchin et al., 2002; Vanderploeg et al., 2002]. В настоящее время дрейссена обитает во многих регионах Европы; её ареал доходит на западе до Португалии (р. Тежу). Самая северная находка этого вида отмечена в европейской части России в бассейне Северной Двины [Кучина, 1964; Махнович, 2018], восточная часть ареала в России доходит до р.

Урал [Паллас, 1773]. Существует несколько способов расселения дрейссены: естественное, с помощью планктонной личинки; перемещение вместе с другими биологическими видами (разнос птицами, снос макрофитов с прикрепленными особями моллюска) и вызванное деятельностью человека на акватории (перемещение водного транспорта, обрастание корпуса судна и балластные воды, создание искусственных водотоков, размещение рекреационного оборудования). Возможный занос в водоёмы Ленинградской обл. возможен с оз. Ильмень, где имеется развитая популяция моллюсков этого вида, и по р. Волхов, либо с Финского залива [Старобогатов, 1988; Orlova et al., 2006].

Ни в одной из имеющихся публикаций не упоминается присутствие натурализовавшихся популяций дрейссены полиморфной в пресноводных водоёмах и водотоках бассейна Ладожского оз. и в самом озере. Имеются указания на встречаемость велигеров дрейссены в Волховской губе Ладожского оз. [Науменко и др., 2000]. Последние, вероятно, заносятся с водами р. Волхов из оз. Ильмень, где присутствует устойчивая популяция *D. polymorpha* [Андреева, 2008]. В июне 2017 г. в одном из водоёмов Ленинградской обл. (Келколовские карьеры, Кировский район), относящемся к бассейну Ладожского оз., нами была обнаружена сформировавшаяся в нём популяция этого вида.

Успех инвазии дрейссенид определяют несколько факторов: гидродинамические особенности водоёма-реципиента, наличие субстратов для прикрепления, отсутствие толстого слоя илистых грунтов, температурные условия, кислородный режим в подлёдный период. Основными экологическими факторами, влияющими на жизненный цикл и развитие дрейссены, являются: физико-химические свойства воды (температура, рН, растворённый кислород, уровень кальция, солёность), обилие пищи и природных врагов. Наличие подходящих субстратов для прикрепления и скорость движения воды также относятся к этой группе факторов. Известно, что данный моллюск может заселять подходящие местообитания независимо от глубины (для пресноводных озёр и водохра-

нилищ диапазон глубин – от уреза воды до 15 м и более), интенсивности света или даже зимней температуры [Яковлева, Яковлев, 2011; Aksu et al, 2017]. Колонии быстро растут там, где есть кислород и твёрдые частицы пищи, а потоки воды не слишком быстры (не более 2 м/с). Их редко можно встретить в зонах с высокой волновой активностью, на таких участках они встречаются в основном в рефугиумах: щелях и промежутках между скоплениями обломков, создающих зоны с пониженными придонными движениями воды. Имеются данные, что помимо твёрдого, предпочитаемого ею субстрата, дрейссена может колонизировать заиленное песчаное дно, мягкое илистое и глинистое (при условии невысокой мощности мягкого осадка), используя твёрдые предметы на его поверхности (каменистые обломки, фрагменты растений, затонувшие деревья и ветки, створки нативных видов моллюсков, а впоследствии створки отмерших взрослых особей дрейссены) [Aksu et al., 2017].

Цель работы – изучить биологические особенности обнаруженной популяции инвазийного вида, оценить потенциал её развития и биохимическую роль в аккумуляции микроэлементов.

Материалы и методы

Место проведения исследований – Келколовские карьеры в Кировском районе Ленинградской обл. (59°47'49" с. ш., 31°0'42" в. д.), разрабатывающиеся с 1953 г. на Келколовской горе с целью добычи песка для кирпичного завода в посёлке Павлово-на-Неве. Средняя глубина 10–15 м, максимальная – 25. Первая находка *Dreissena polymorpha* была нами сделана 16.06.2017 г. Детальное изучение популяции проведено 03.10.2017 г. Наблюдения проводились на двух станциях в восточной части водоёма (рис. 1). Также осмотрены пляжи в юго-восточной части, где дрейссена отсутствовала. Диапазон обследованных глубин составил 0.2–4 м. Отмечены два типа биотопов: песчаный с пологим склоном, слабо заросший и песчаный с крутым склоном с сильно развитыми обрастаниями. Вблизи исследованных участков отмечалось интен-

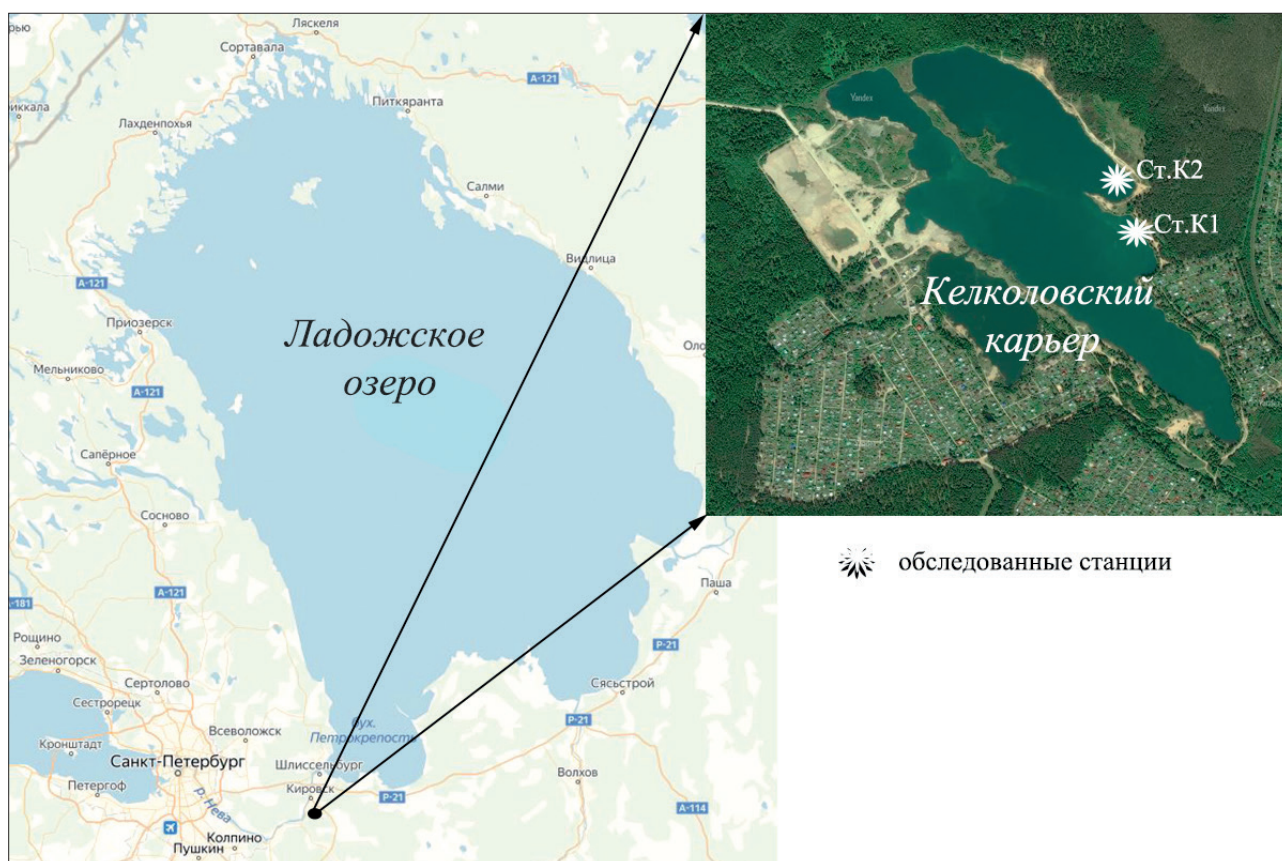


Рис. 1. Схема размещения Келколловских карьеров.

сивное развитие водорослевых обрастаний и макрофитов. Расчётная площадь карьеров (получена с помощью инструментов программы Google Earth) составила 0.69 км².

На первом этапе исследований для изучения структуры пространственного распределения агрегаций моллюсков и учёта их плотности использовался неинвазивный метод видеофиксации (с помощью камеры GoPro3). На втором этапе проводился ручной сбор моллюсков аквалангистом с помощью квадратной рамки со стороной 1 м; глубина отбора – 0.1–1.0 м. Извлечённые моллюски фиксировались 70%-м этиловым спиртом. Камеральные работы включали оценку численности и биомассы, проведение комплекса морфометрических измерений [Определитель..., 2016].

Изучение микроэлементного состава раковин выполнялось в Аналитическом центре Института геологии КарНЦ РАН (г. Петрозаводск) методом лазерного испарения LA-ICP-MS с использованием приставки лазерной абляции UP-266 Macro (New Wave research),

дополняющей квадрупольный масс-спектрометр X-SERIES 2 (Terhmo scientific). Система UP-266 Macro включает в себя учетверённый по частоте лазер Nd: YAG с длиной волны 266 нм, позволяющий проводить испарение с энергией в импульсе на уровне от 0.133 до 10 мДж. Скорость сканирования составляла 50 μm/sec, частота импульсов 10 Hz.

Аналитические исследования проводились на срезах раковин, в области их замковой части. До выполнения исследования осуществлялась ультразвуковая очистка препарированных поверхностей в дистиллированной воде в течение 3 минут. Размер области лазерного пробоотбора в экспериментах составлял 50 мкм (диаметр окружности). В каждой точке выполнялась серия из 3 повторяющихся прожигов, что незначительно увеличивало площадь кратера абляции и его глубину до уровня 25–40 мкм. Количественный анализ при LA-ICP-MS проводился по внешней калибровке (аттестованный силикатный стандарт – NIST 612) и на следующие элементы: Li, Be, Sc, Ti, V, Cr, Mn, Co, Ni, Cu,

Zn, Rb, Sr, Y, Zr, Nb, Mo, Sn, Sb, Cs, Ba, La, Ce, Ta, Pb и U. Итого изучалось 29 элементов. В обсуждении использовались средние значения для каждой точки (среднее по трём промерам). Общая база данных сформирована на основании изучения 4 раковин дрейссены старших возрастов (размеры 16.0, 18.0, 20.4 и 24 мм) живых на момент сбора особей. Для сравнения использовались материалы по изучению микроэлементного состава 16 раковин двустворчатых моллюсков семейства Unionidae возрастом от 3 до 10 лет из разных частей Ладожского озера. Суммарное количество замеров – 149 (из них дрейссена – 8 замеров).

Результаты

По результатам проведённых работ показано, что в октябре 2017 г. численность (N) и биомасса (B) были невысокими и варьировали на разных биотопах от 120 до 740 экз./м², и от 25.0 до 173.8 г/м². Средняя масса одного моллюска исследованной популяции составляла 0.232 г (диапазон от 0.002 до 2.880 г), средняя длина 12.19±0.14 мм (размеры изменялись от 1 до 28 мм).

На исследованных типах субстратов Келколовского карьера по численности доминировали два размерных класса дрейссены: 5.1–10.0 и 10.1–15.0, по биомассе – размерные классы 10.1–15.0, 15.1–20.0 и 20.1–25.0 (таблица 1). На пологих участках на песке плот-

ность поселений была ниже, чем на склонах, и преобладание мелкоразмерных классов, представленных молодыми особями, было выражено сильнее. Максимальная плотность скоплений дрейссены отмечена для поверхностей с высоким уклоном, близким к вертикальному. Доля молодых моллюсков-сеголетков (размером до 5 мм включительно) была невысокой (не более 20%), а на одной станции (K2б) они отсутствовали.

Отмеченные агрегации дрейссены Келколовских карьеров, согласно классификации А.А Протасова [2008], относятся к двум хорологическим типам: щёткам и друзам; кроме того на песках встречались одиночные особи.

Валовые содержания исследованных химических элементов в створках представлены в таблице 2.

Проведено сопоставление содержания тех же элементов в створках дрейссены из Келколовских карьеров с составом раковин унионид *Unio pictorum* и *Anadonta cygnea*, исследованных нами ранее в Ладожском оз. [Дудакова, Светов, 2017] (рис. 2).

В исследованных створках дрейссены отмечено превышение концентрации по сравнению с унионидами Ладожского оз. по цинку, молибдену и сурьме, относящихся к классам высокоопасных и умеренно опасных, а также элементам бария и олову (в 4.5, 4.4, 3.2 и 2.6 раз выше). Тогда как концентрации свинца (из класса высокоопасных), кобальта, никеля,

Таблица 1. Структура популяции дрейссены Келколовских карьеров на разных биотопах, % от N_{общ} и B_{общ}

| Тип биотопа | N _{общ.} , экз./м ² B _{общ.} , г/м ² | Размерные классы, мм | | | | | |
|---|---|----------------------|-------------|-------------|-------------|------------|------------|
| | | 0.0–5.0 | 5.1–10.0 | 10.1–15.0 | 15.1–20.0 | 20.1–25.0 | 25.1–30.0 |
| Пологий песчаный пляж с фито-псаммном (ст. K1a) | <u>209</u> | <u>20.2</u> | <u>38.8</u> | <u>25.4</u> | <u>9.0</u> | <u>5.2</u> | <u>1.5</u> |
| | 25.0 | 0.1 | 1.4 | 34.3 | 20.8 | 31.1 | 12.4 |
| Пологий песчаный пляж с растительным детритом (ст. K1б) | <u>239</u> | <u>5.0</u> | <u>64.9</u> | <u>18.4</u> | <u>9.6</u> | <u>2.1</u> | <u>0.0</u> |
| | 35.0 | 0.3 | 26.1 | 25.0 | 34.0 | 14.6 | 0.0 |
| Крутой песчаный склон у зарослей макрофитов (ст. K2a) | <u>739</u> | <u>12.7</u> | <u>32.5</u> | <u>34.0</u> | <u>16.6</u> | <u>4.1</u> | <u>0.1</u> |
| | 173.8 | 0.6 | 12.4 | 53.7 | 2.0 | 29.8 | 1.4 |
| Крутой песчаный склон с фито-перифитомом (ст. K2б) | <u>120</u> | <u>0.0</u> | <u>2.5</u> | <u>51.9</u> | <u>17.1</u> | <u>3.2</u> | <u>1.3</u> |
| | 42.4 | 0.0 | 0.8 | 51.1 | 27.9 | 9.9 | 10.3 |
| Среднее | <u>327</u> | <u>9.5</u> | <u>34.7</u> | <u>32.4</u> | <u>13.0</u> | <u>3.7</u> | <u>0.7</u> |
| | 69.1 | 0.3 | 10.2 | 41.0 | 21.2 | 21.4 | 6.0 |

Таблица 2. Валовые содержания микроэлементов в створках дрейссены полиморфной Келколовских карьеров, мг/кг ($n_{cp} \pm m$)

| Элемент | Концентрация | Элемент | Концентрация | Элемент | Концентрация |
|---------|--------------|---------|--------------|---------|--------------|
| Li | 35.1±2.3 | Ni | 30.8±3.7 | In | 1.3±0.4 |
| Mg | 56.7±10.3 | Cu | 25.0±2.1 | Sn | 7.2±1.8 |
| K | 765.9±10.8 | Zn | 61.6±33.3 | Sb | 0.7±0.7 |
| Sc | 32.0±1.1 | Rb | 10.6±2.5 | Ba | 989.2±276.2 |
| Ti | 129.6±26.2 | Sr | 4249.1±955.7 | La | 1.1±0.7 |
| V | 43.7±1.8 | Y | 3.1±1.5 | Ce | 3.8±3.3 |
| Cr | 35.4±2.2 | Zr | 7.4±3.3 | Pb | 1.5±0.7 |
| Mn | 38.9±1.7 | Nb | 1.4±0.9 | Bi | 0.3±0.3 |
| Fe | 134.1±12.8 | Mo | 11.5±3.4 | U | 0.1±0.1 |
| Co | 7.7±1.1 | Ag | 0.5±0.4 | | |

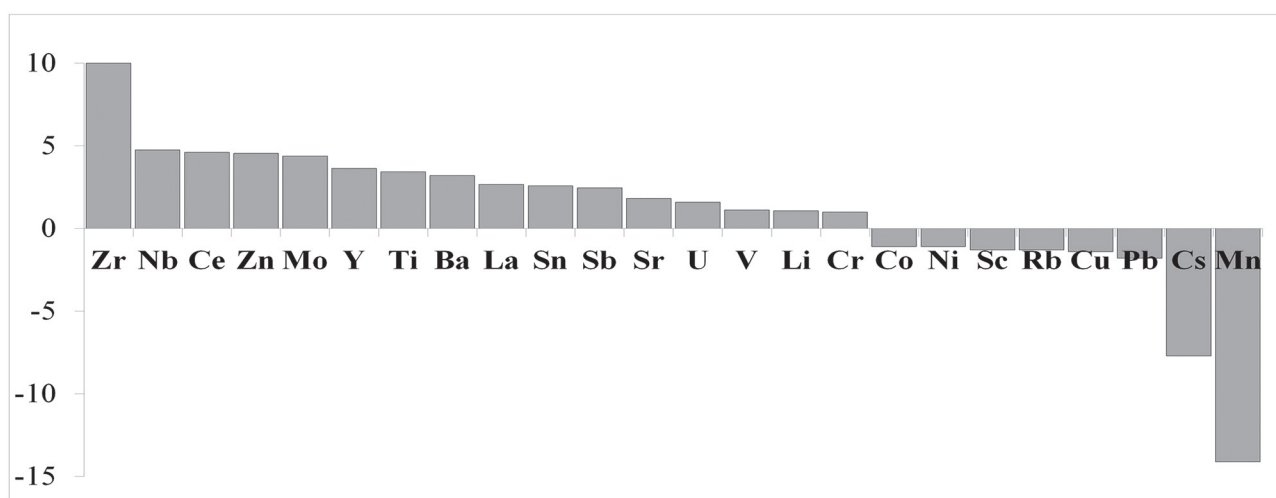


Рис. 2. Различия элементного состава створок дрейссены из Келколовского карьера и створок унионид из Ладожского озера (шкала Y – отношение концентраций элементов; >1 – концентрация элемента в створках дрейссены выше, чем для унионид; <0 – концентрация элемента в створках унионид выше, чем для дрейссены).

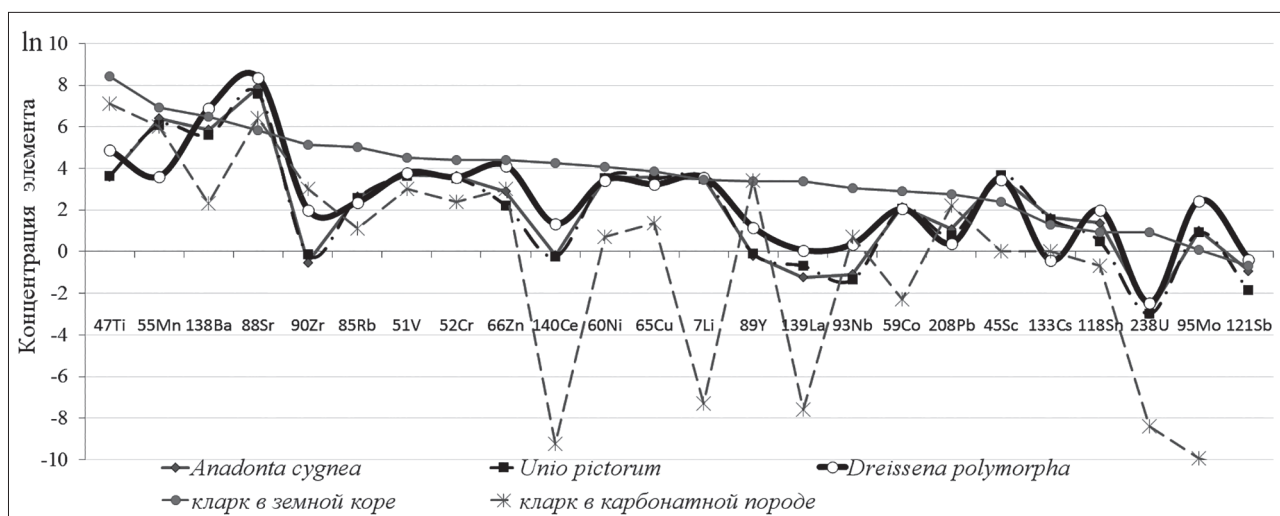


Рис. 3. Сравнение микроэлементного состава створок моллюсков разных видов с кларковыми содержаниями (кларки элементов верхней части земной коры – по: [Виноградов, 1962]; кларки карбонатных пород – по: [Скляров и др., 2001]).

меди (из класса умеренно опасных) и марганца у дрейссен было меньше, чем у унионид. Однако, большинство микроэлементов из исследованных, кроме Mo, Sc и Sn, оказались по содержанию ниже кларковых концентраций (рис. 3) и концентраций в донных грунтах, где элементный состав гораздо ближе к кларковому по сравнению с раковинами моллюсков. Отмечено повышенное содержание стронция и бария в створках дрейссены, что связано с карбонатной структурой створок и способностью этих двух элементов изоморфно замещать кальций. Аналогичное явление было отмечено для Ладожских перловиц и беззубок [Дудакова, Светов, 2017].

Резко выраженное достоверное отличие проявилось только по двум элементам: Mo и Mn. Отмечено высокое накопление молибдена в створках дрейссен и пониженное содержание марганца по сравнению с унионидами из Ладожского оз., а также по сравнению с кларками элементов верхней части земной коры и с кларковым содержанием в карбонатных породах.

Обсуждение

Согласно А.А. Протасову [1994], разнообразие распределения размерных групп дрейссены в сообществах сводится к четырём типам: I. «ювенильные» сообщества, характеризующиеся преобладанием малых размерных групп; II. тип с преобладанием крупных особей (в этих сообществах дрейссена представлена отдельными взрослыми моллюсками, небольшими друзами, скоплениями типа пятен, которые в целом не создают сложной пространственной структуры), т. н. сообщества «неагрегированного доминанта»; III. тип с нормальным распределением (плотные поселения типа щёток, друз на щётках), куда относятся сообщества «первичной и вторичной агрегированности доминанта»; и IV. тип с двухвершинным распределением, при котором представлено несколько субдоминантных размерных классов. Для дрейссены Келколовских карьеров наиболее высока была доля моллюсков третьего размерного класса (10–15 мм); в качестве субдоминанта выступал пятый класс (20–25 мм), дававший второй

пик в структуре биомассы. Такое распределение размерных групп дрейссены исследованной популяции указывает на наличие предшественников нескольких поколений: сеголеток и особей предыдущего года. Исследованные поселения дрейссены Келколовских карьеров можно отнести к IV типу по признаку распределения размерных групп.

Дрейссена образовала на Келколовских карьерах новый для данного водоёма тип биотопов (помимо существовавшей ранее открытой и зарослевой песчаной литорали) – твёрдые отвесные стенки из агрегаций (щёток и друз) отмерших и живых моллюсков, использующих в качестве субстрата крутые песчаные склоны.

Интерес представляют пространственные особенности размещения её агрегаций. Моллюски пространственно ассоциируются в спиралевидные образования, образуя друзы. Внутри друзы особи располагаются в несколько слоев. В центральной части моллюски несколько возвышены над грунтом и прикреплены нитями биссуса к створкам соседних моллюсков; у периферийных особей имеется непосредственный контакт с грунтом. Это сложное пространственное образование описывается как трёхмерная спираль [Лезин, 2009]. В отличие от многоярусных друз, в щётках все моллюски расположены в один слой и непосредственно контактируют с субстратом. Оба типа агрегаций представляют собой удобный способ использования пространства и его ресурсов максимально большим количеством особей. Этот аспект даёт конкурентное преимущество перед нативными видами унионид, которые по большей части не образуют агрегаций. Имеются лишь редкие исключения, когда униониды объединяются в щётки, как, например, наблюдавшиеся нами *Unio pictorum* из зал. Импилахти Ладожского оз. [Дудакова, Беляков, 2014].

На устойчивое развитие популяции дрейссены может оказывать влияние целый комплекс факторов. Такие условия, как отсутствие сильной гидродинамической активности, наличие субстрата в виде плотного песка, каменистых обломков, затопленных веток, стволов, сформировавшиеся в Келко-

ловских карьерах, достаточно благоприятны для развития популяции этого вида. Известно, что расселение дрейссен в пресные водоёмы лимитируется содержанием кальция в воде [Мартемьянов, 2013]. Проведённый анализ удельной электропроводности (УЭП) воды карьера указывает на достаточно высокий уровень минерализации по сравнению с более низко минерализованными близлежащими водоёмами бассейна Ладожского оз., а также водами самого Ладожского оз. УЭП вод Келколовских карьеров достигала $348 \text{ мкСм} \cdot \text{см}^{-1}$, рН – 7.54. В Ладожском оз. максимальная минерализация отмечается для водной массы, сформированной водами р. Волхов, величина УЭП здесь составляет $105 \text{ мкСм} \cdot \text{см}^{-1}$ (Волховская губа) [Ладога, 2013], что в 3.3 раза ниже, чем для Келколовских карьеров. Высокая степень минерализации, вероятно, является одним из ключевых факторов для формирования развитой популяции дрейссены, требующей необходимых элементов, в первую очередь кальция для построения карбонатных скелетов. Униониды Ладожского оз. имеют менее плотное размещение; как правило, особи размещены равномерно или случайно, что представляется частью стратегии по рациональному использованию дефицитного ресурса – кальция – в низкоминерализованных водах. Он и является ограничителем развития популяции с точки зрения влияния химического фона при условии наличия достаточного количества ресурсов.

В аспекте фильтрации воды отдельные особи дрейссены уступают унионидам, однако при этом биоаккумуляция некоторых веществ у дрейссены происходит более эффективно. Известно, что скорость фильтрации воды представителя семейства Unionidae *Unio pictorum* составляет порядка 86 мл/ч на 1 г живого веса, или, в среднем, 36 л в сутки [Алимов, 1981; Шаплыгина, 2013], тогда как для *Dreissena polymorpha* она составляет до 35 мл/ч на 1 г, или порядка 1 л в сутки [Stańczykowska, 1968; Пряничникова, Цветков, 2018]. Фильтрационная активность молодой популяции дрейссены из Келколовских карьеров (при рассмотрении соотношения между расчётными показателями фильтра-

ции на 1 м^2 при средних показателях биомассы моллюсков) оказалась в 5.5 раз ниже по сравнению с перловицами из зал. Импилахти Ладожского оз. Следует учитывать, что при фильтрации в организм моллюсков совокупно попадают растворённые химические соединения, а также потребляемые в качестве пищи живые организмы (планктонные водоросли, бактерии) и детрит. Каждый из этих компонентов, может являться источником различных элементов, в частности тяжёлых металлов. Согласно нашим данным, Zn, Mo, Sb, Ba и Sn накапливаются, эффективнее в створках дрейссены, тогда как Pb, Co, Ni, Cu и Mn – у унионид. Интересно отметить, что, по данным для мягких тканей, содержание таких металлов как Zn, Cu, Cd и Pb выше в теле дрейссены по сравнению с *U. pictorum* и *A. cygnea* [Соловых и др., 2009]. Накопленные створками элементы изымаются из биохимического оборота на десятки лет: учитывая скорость разложения раковин, A. Stańczykowska [1984] даёт значение в 20 лет, а в случае захоронения раковин в донных осадках элементы могут полностью изыматься из современных биохимических циклов. Наиболее выраженное концентрирование химических элементов в створках дрейссены из изученной популяции наблюдается по молибдену. С учётом современной максимальной плотности дрейссены и полученной средней концентрации Mo величина захороненного в створках элемента составит до 1 мг с 1 м^2 субстрата, заселённого моллюском.

Заключение

Таким образом, анализ характеристик популяции дрейссены из Келколовских карьеров позволяет отметить наличие относительно недавно прошедшей инвазии. Дрейссена является важным звеном биохимических процессов и способна накапливать и выводить некоторые потенциально опасные своей токсичностью элементы, что наиболее явно проявляется для молибдена. В исследованных створках дрейссен отмечено превышение концентрации по сравнению с унионидами Ладожского оз. по элементам Zn, Mo, Sb, относящимся к классам высокоопасных и

умеренно опасных, а также элементам бария и олову.

Близость водоёма, где наблюдается инвазивный вид, к Ладожскому оз. создаёт вероятность вселения дрейссены в последнее. В связи с этим, требуется наблюдение за дальнейшим её развитием в Келколловских карьерах и в ближайших с ними водоёмах и водотоках, а также возможным расселением в бассейне Ладожского оз.

Благодарности

Приносим благодарность Н.В. Игнатьевой, заведующей лаб. гидрохимии ИНОЗ РАН, за определение электропроводности и pH воды Келколловских карьеров, М.О. Дудакову, инженеру лаб. комплексных проблем лимнологии ИНОЗ РАН, за дайверские работы, видеосъёмку и отбор проб и В.М. Анохину, в. н. с. лаб. географии и гидрологии ИНОЗ РАН, за помощь в проведении работ.

Финансирование работы

Работа выполнена в рамках государственного задания ИНОЗ РАН по теме № 0154-2019-0001 «Комплексная оценка динамики экосистем Ладожского озера и водоемов его бассейна под воздействием природных и антропогенных факторов», а также государственного задания ИГ КарНЦ РАН по теме АААА-А18-118020690231-1 «Эволюция окружающей среды в антропогене, геохимические аспекты динамики современных ландшафтов и прогнозирование экологических рисков на территории Юго-Восточной Фенноскандии».

Конфликт интересов

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

Соблюдение этических стандартов

Статья не содержит никаких исследований с участием животных в экспериментах, выполненных кем-либо из авторов.

Литература

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

Андреева Е.А. *Dreissena polymorpha* Pallas озера Ильмень // Дрейссениды: эволюция, систематика, экология. Лекции и материалы докладов I Международной школы-конференции. Ярославль: Ярославский печатный двор, 2008. С. 55–57.

Антонов П.И. Изменчивость морфологических признаков *Dreissena polymorpha* (Pallas) в различных участках её ареала // Моллюски, систематика, экология и закономерности распространения. Л.: Наука, 1983. № 7. С. 64–67.

Антонов П.И. Особенности формирования и динамика популяции моллюска *Dreissena* в Саратовском водохранилище // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. 2000. Т. 2. С. 268–272.

Бурлакова Л.Е. Экология моллюска *Dreissena polymorpha* (Pallas) и его роль в структуре и функционировании водных экосистем: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Минск, Беларусь. 1998. 22 с.

Виноградов А.П. Среднее содержание химических элементов в главных типах изверженных пород земной коры // Геохимия. 1962. № 7. С. 555–571.

Ворошилова И.С. Происхождение и популяционная структура периферических поселений *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771) северо-восточной границы ареала вида: Дис. ... канд. биол. наук. Борок, 2008. 160 с.

Ворошилова И.С. Морфологическая и генетическая идентификация пресноводных дрейссенид: *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771), *D. rostriformis bugensis* Andrusov, 1897 (Dreissenidae, Bivalvia) // Российский журнал биологических инвазий. 2015. № 4. С. 42–52.

Ворошилова И.С., Артамонова В.С. Пути расселения *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771) в северо-восточной части ареала // Дрейссениды: эволюция, систематика, экология. Лекции и материалы докладов I Международной школы-конференции. Ярославль: Ярославский печатный двор, 2008. С. 65–67.

Гусева Д.О., Науменко Е.Н. Многолетняя динамика численности планктонных личинок дрейссены *Dreissena polymorpha* в Куршском заливе Балтийского моря // Актуальные проблемы планктонологии. Тезисы докладов II Международной конференции с таксономическим тренингом для молодых учёных. Светлогорск, 2015. С. 42–43.

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

Дудакова Д.С., Беляков В.П. Развитие популяций крупных двустворчатых моллюсков и особенности их распределения как реакция на изменение природных и антропогенных факторов в озёрах // Антропогенное влияние на водные организмы и экосистемы. Современные методы исследования состояния поверхностных вод в условиях антропогенной нагрузки. Мат-лы V Всерос. конф. по водной экотоксикологии. Борок: ООО «Филигрань», 2014. С. 62–65.

Дудакова Д.С., Светов С.А. Исследование микроэлементного состава раковин пресноводных моллюсков Ладожского озера с помощью LA-ICP-MS метода // Вода. Химия и экология. 2017. № 11–12. С. 146–153.

- Жукова Т.В. Роль дрейссены (*Dreissena polymorpha* Pallas) в функционировании Нарочанских озёр (обзор) // Дрейссениды: эволюция, систематика, экология. Лекции и матер. докл. II Международной школы-конференции. (11–15 ноября 2013 г.). Ярославль: Канцлер, 2013. С. 55–59.
- Истомина А.М., Поздеев И.В., Щербина Г.Х. Первая находка *Dreissena bugensis* (Andrusov, 1897) (Bivalvia: Dreissenidae) в среднекамских водохранилищах // Биология внутренних вод. 2012. № 1. С. 107–108.
- Каратаев А.Ю., Бурлакова Л.Е. Роль дрейссены в озёрных экосистемах // Экология. 1995. № 3. С. 232–236.
- Кучина Е.С. К вопросу распространения моллюска *Dreissena polymorpha* Pallas в р. Северной Двине // В кн.: Биология дрейссены и борьба с ней. М.; Л.: Наука, 1964. С. 31–37.
- Ладога / Ред.: В.А. Румянцев, С.А. Кондратьев. СПб.: Нестор-История, 2013. 468 с.
- Лезин П.А. Особенности агрегативного поведения и пространственная организация друз беломорской мидии *Mytilus edulis* L.: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб., 2009. 10 с.
- Маврин А.С., Курбатова С.А., Стрельникова А.П. Изменение характера трофических связей в проточных мезокосмах под влиянием моллюска *Dreissena polymorpha* // Трофические связи в водных сообществах и экосистемах: Тез. докл. Борок, 2003. С. 76–80.
- Макаренко Т.В., Байчоров В.М. Содержание тяжёлых металлов в раковинах и мягких тканях моллюсков водоёмов Гомеля и прилегающих территорий // Гидробиологический журнал. 2013 Т. 49. № 6. С. 56–64.
- Макаренко Т.В., Коваль Ю.В. Тяжёлые металлы в мягких тканях и раковинах пресноводных моллюсков разных классов // Актуальные проблемы сохранения биоразнообразия России и сопредельных стран: Сб. тр. конф. Владикавказ, 2014. С. 129–132.
- Мартемьянов В.И. Пороговые концентрации катионов во внешней среде, определяющие границы распространения *Dreissena polymorpha* и *Dreissena bugensis* в пресных водоёмах // Дрейссениды: эволюция, систематика, экология. Лекции и матер. докл. II Международной школы-конференции. (11–15 ноября 2013 г.). Ярославль: Канцлер, 2013. С. 80–83.
- Мастицкий С.Э. О роли моллюска-вселенца *Dreissena polymorpha* (Bivalvia, Dreissenidae) в распространении трематодозов рыб в Беларуси // Вопросы рыбного хозяйства Беларуси. 2009. № 25. С. 183–189.
- Махлун А.В. Особенности микроэлементного состава кормовых бентосных организмов промысловых рыб // Вестник АГТУ. Сер.: Рыбное хозяйство. 2016. № 3. С. 115–121.
- Махнович Н.М. Характеристика популяции *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771) в устьевой области реки Северная Двина // Проблемы региональной экологии. 2018. № 2. С. 68–72.
- Михайлов Р.А. Распространение моллюсков рода *Dreissena* в водоёмах и водотоках среднего и нижнего Поволжья // Российский журнал биологических инвазий. 2015. № 1. С. 64–78.
- Науменко М.А., Авинский В.А., Барбашова М.А., Гузи-ватый В.В., Каретников С.Г. и др. Современное экологическое состояние Волховской губы Ладожского озера // Экологическая химия. Т. 9, вып. 2. 2000. С. 90–105
- Определитель зоопланктона и зообентоса пресных вод Европейской России. Т. 2. Зообентос. М.; СПб.: Тов-во науч. изд. КМК, 2016. 457 с.
- Орлова М.И. Биологические инвазии моллюсков в континентальных водах Голарктики: Автореф. дис. ... д-ра. биол. наук. СПб., 2010. 48 с.
- Остроумов С.А. Гидробионты как фактор регуляции потоков вещества и миграции элементов в водных экосистемах // Известия Самарского научного центра РАН, 2003. Т. 5. № 2. С. 249–255.
- Павлов Д.Ф., Небесихина Н.А. Химический состав тканей дрейссенид водохранилищ Пролетарского каскада (Ростовская область) // Дрейссениды: эволюция, систематика, экология. Лекции и матер. докл. II Международной школы-конференции. (11–15 ноября 2013 г.). Ярославль: Канцлер, 2013. С. 83–84.
- Павлов Д.Ф., Щербина Г.Х., Пряничникова Е.Г. Накопление некоторых тяжёлых металлов *Dreissena polymorpha* и *D. bugensis* Рыбинского водохранилища и вопрос об их роли в самоочищении водоёмов // Дрейссениды: эволюция, систематика, экология. Лекции и матер. докл. I Международной школы-конференции. Ярославль: Ярославский печатный двор, 2008. С. 105–110.
- Паллас П.С. Путешествие по разным провинциям Российского государства. СПб.: Императорская Академия наук, 1773. 786 с.
- Поздеев И.В. Границы ареала *Dreissena polymorpha* (Pallas) в бассейне реки Камы // Биология внутренних вод. 2011. № 1. С. 106–109.
- Попов А.В. Биомелиорация водоёма-охладителя с целью предотвращения чрезвычайных ситуаций в работе системы водоснабжения атомной станции // Дис. ... канд. биол. наук. М., 2002. 187 с.
- Протасов А.А. Пресноводный перифитон. Киев: Наукова думка, 1994. 307 с.
- Протасов А.А. Из опыта исследований популяций и сообществ дрейссены // Дрейссениды: эволюция, систематика, экология. Лекции и матер. докл. I Международной школы-конференции. Ярославль: Ярославский печатный двор, 2008. С. 9–23.
- Протасов А.А. О роли дрейссенид в гидроэкосистемах // Дрейссениды: эволюция, систематика, экология. Лекции и матер. докл. II Международной школы-конференции. (11–15 ноября 2013 г.). Ярославль: Канцлер, 2013. С. 36–48
- Протасов А.А., Афанасьев С.А. О пространственных типах поселений дрейссены в водоёме-охладителе Чернобыльской АЭС // Журнал общей биологии. 1984. Т. 45. № 2. С. 282–287.
- Протасов А.А., Панасенко Г.А., Бабарига С.П. Биологические помехи в эксплуатации энергетических станций, их типизация и основные гидробиологические принципы ограничения // Гидробиологический журнал. 2008. Т. 44. № 5 С. 36–54.

- 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., Сеницына О.О. Биотопическая изменчивость и феногеография *Dreissena polymorpha* (Pallas) // Экология. 2000. № 6. С. 449–455.
- Пряничникова Е.Г., Цветков А.И. Основные характеристики популяции *Dreissena polymorpha* (Bivalvia, Dreissenidae) в озере Плещеево // Трансформация экосистем. 2018. 1 (2). С. 73–80.
- Разлуцкий В.И., Сысова Е.А., Бусева Ж.Ф., Фенёва И.Ю. Сравнение экологического статуса и качества воды озёр, заселённых и незаселённых *Dreissena polymorpha* (Pallas) // Российский журнал биологических инвазий. 2015. № 2. С. 75–93.
- Сергеева И.С. Фенотипическое разнообразие *Dreissena polymorpha* (Pallas) в северо-восточной части ареала // Биология внутренних вод. 2008. № 3. С. 53–60.
- Скляр Е.В., Гладкочуб Д.П., Донская Т.В., Иванов А.В., Летникова Е.Ф., Миронов А.Г., Сизых А.И. Интерпретация геохимических данных. М.: Интернет-Инжиниринг, 2001. 288 с.
- Соловых Г.Н., Минакова В.В., Карнаухова И.В., Павловская В.В. Сравнительное исследование аккумуляции тяжёлых металлов двустворчатыми моллюсками семейств Unionidae и Dreissenidae // Вестник ОГУ. 2009. № 6. С. 348–350.
- Старобогатов Я.И. Раки и моллюски. Л.: Лениздат, 1988. 147 с.
- Старобогатов Я.И. Биологическое разнообразие моллюсков континентальных водоёмов и состояние его изученности в Российской Федерации и соседних независимых государствах // Биоразнообразие: Степень таксономической изученности. М.: Наука, 1994. С. 60–65.
- Телеш И.В. Взаимоотношения между видом-вселенцем *Dreissena polymorpha* и микрозоопланктоном в прибрежных водах эстуария реки Невы (Финский залив Балтийского моря) // Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2004. С. 268–274.
- Харченко Т.А. Дрейссена: ареал, экология, биопомехи // Гидробиологический журнал. 1995. Т. 31. № 3. С. 3–21.
- Шаплыгина Ю.Н. Роль пресноводных моллюсков в самоочищении воды дельты реки Волги: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Астрахань, 2013. 24 с.
- Шкорбатов Г.Л., Карпеевич А.Ф., Антонов П.И. Экологическая физиология // В кн.: Дрейссена: *Dreissena polymorpha* (Pallas) (Bivalvia, Dreissenidae). Систематика, экология, практическое значение. М.: Наука, 1994. С. 67–107.
- Щербина Г.Х. Влияние моллюска *Dreissena polymorpha* (Pall.) на структуру макрозообентоса экспериментальных мезокосмов // Биология внутренних вод. 2001. № 1. С. 63–70.
- Щербина Г.Х. Структура биоценоза *Dreissena polymorpha* (Pallas) и роль моллюска в питании плотвы *Rutilus rutilus* (Linnaeus) // Биология внутренних вод. 2008. № 4. С. 72–80.
- Яковлева А.В., Яковлев В.А. Влияние *Dreissena polymorpha* и *Dreissena bugensis* на структуру зообентоса верхних плёсов Куйбышевского водохранилища // Российский журнал биологических инвазий. 2011. Т. 4. № 3. С. 105–118.
- Aksu S., Yildiz D., Güngör P.A. The Zebra Mussel in Turkey. Report №7. Ankara, Turkey: Hydropolitics Association, 2017. 40 p.
- Burlakova L.E., Karatayev A.Y., Padilla D.K. Changes in the distribution and abundance of *Dreissena polymorpha* within lakes through time // Hydrobiologia. 2006. Vol. 571. P. 133–146.
- Claudi R., Mackie G. Practical manual for zebra mussel monitoring and control. Lewis Publishers, CRC Press. 1994. 227 pp.
- Gollasch S., Leppäkoski E. (eds.) Initial risk assessment of alien species in nordic coastal waters. Nordic Council of Ministers, Copenhagen. 1999. 244 pp.
- Hebert P.D.N., Mancaster B.W., Mackie G.L. Ecological and genetic studies on *Dreissena polymorpha* (Pallas) a new mollusc in the Great Lakes // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1989. Vol. 46. P. 1587–1591.
- Johannsson O.E., Dermott R., Graham D.M., Dahl J.A., Millard E.S., Myles D.D., LeBlanc J. Benthic and pelagic secondary production in Lake Erie after the invasion of *Dreissena* spp. with implications for fish production // J. Great Lakes Res. 2000. Vol. 26. P. 31–54.
- Jones C.G., Lawton J.H., Shachak M. Positive and negative effects of organisms as physical ecosystem engineers // Ecology. 1997. Vol. 78. P. 1946–1957.
- Karatayev A.Y., Burlakova L.E., Padilla D.K. The effects of *Dreissena polymorpha* (Pallas) invasion on aquatic communities in Eastern Europe // Journal of Shellfish Research. 1997. Vol. 16. No. 1. P. 187–203.
- Karatayev A.Y., Burlakova L.E., Padilla D.K. Zebra versus quagga mussels: a review of their spread, population dynamics, and ecosystem impacts // Hydrobiologia. 2015. Vol. 746. No. 1. P. 97–112.
- Kotta J., Orav H., Kotta I. Distribution and filtration activity of the zebra mussel, *Dreissena polymorpha*, in the Gulf of Riga and the Gulf of Finland // Proceedings of the Estonian Academy of Sciences. Vol. 47. No. 1. 1998. P. 32–41.
- Mackie G.L., Claudi R. Monitoring and control of macrofouling mollusks in fresh water system. CRC Press, 2010. 508 pp.
- Marszewska A., Cichy A. Infestation of unionids native to Poland by *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771) in the littoral zone of two lowland lakes // Folia Malacol. 2018. Vol. 26. No. 3 P. 177–182.
- Minchin D., Lucy F., Sullivan M. Zebra mussel: Impacts and spread // In: Invasive Aquatic Species of Europe. Distribution, Impacts and Management. Dordrecht, The Netherlands: Kluwer Academic publishers, 2002. P. 135–146.
- Nalepa T.F., Schloesser D.W. (eds.) Zebra mussels biology, impacts and control // Boca Raton, London, New York: Lewis Publishers, 1993. 810 pp.
- Neumann D., Jenner H.A. The zebra mussel *Dreissena polymorpha*: ecology, biological monitoring and first

- applications in the water quality management. Stuttgart: Gustav Fisher, 1992. 262 pp.
- Orlova M.I., Telesh I.V., Berezina N.A., Antsulevich A.E., Maximov A.A., Litvinchuk L.F. Effects of non-indigenous species on diversity and community functioning in the eastern Gulf of Finland (Baltic Sea) // Helgoland Marine Research. 2006. Vol. 60. P. 98–105.
- Pollux B.J.A., Van der Velde G., Bij de Vaate A. A perspective on global spread of *Dreissena polymorpha*: a review on possibilities and limitations // In: The zebra mussel in Europe. Chapter 4. Leiden: Backhuys Publishers; Weikersheim: Margraf Publishers, 2010. P. 45–58.
- Stańczykowska A. Ecology of *Dreissena polymorpha* (Pall.) (Bivalvia) in lakes // Pol Arch Hydrobiol. 1977. Vol. 24. P. 461–530.
- Stańczykowska A. The filtration capacity of populations of *Dreissena polymorpha* Pall. in different lakes as a factor affecting circulation of matter in the lake // Ekologia Polska. 1968. No. 14. P. 265–270.
- Stańczykowska A. Role of bivalves in the phosphorus and nitrogen budget in lakes // Internationale Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie. Verhandlungen. 1984. Vol. 22. No. 2. P. 982–985.
- Van der Velde G., Rajagopal S., Bij de Vaate A. The Zebra Mussel in Europe. Weikersheim: Backhuys Publishers, Leiden: Margraf Publishers, 2010. 489 pp.
- Vanderploeg H.A., Nalepa T.F., Jude D.J., Mills E.L., Holeck K.T., Liebig J.R., Grigorovich I.A., Ojaveer H. Dispersal and emerging ecological impacts of Ponto-Caspian species in the Laurentian Great Lakes // Can J Fish Aquat Sci. 2002. Vol. 59. P. 1209–1228.

INVASION OF ZEBRA MUSSEL *DREISSENA POLYMORPHA* (PALLAS, 1771) IN THE BASIN OF LADOGA LAKE AND THE BIOCHEMICAL ROLE OF THE INVADER

© 2021 Dudakova D.S.^{a,*}, Svetov S.A.^{b,**}

^a Institute of limnology of the Russian Academy of Sciences, Saint-Petersburg 196105, Russia;

^b Institute of geology KarSC of the Russian Academy of Sciences, Petrozavodsk 185910, Russia;

e-mail: *judina-d@yandex.ru,**doc_svs@mail.ru

In June 2017 in one of the career in the basin of Lake Ladoga (Kakolowski career, Kirovskiy district, Leningrad oblast), a stable population of *Dreissena polymorpha* was found. The biological observation and study of microelement composition of the shells of *Dreissena p.* were conducted. It was revealed that the population referred to young one with high potential for further development under favorable environmental conditions. The latter is expressed by the relatively high mineralization of the water reservoir, which provides the optimal level of necessary elements for the construction of the calcareous skeleton of a large number of individuals. The main chorological types formed here were dreissen-brushes and druses, allowing the fullest use of resources in a limited space. The participation of shells in the accumulation and bio-burial of a number of trace elements is shown.

Key words: Zebra mussel, abundance and biomass, size structure, distribution, chorological types, the trace element composition of the shells.