

ОСОБЕННОСТИ ПРОСТРАНСТВЕННОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ЧУЖЕРОДНЫХ МОЛЛЮСКОВ ИЗ РОДА *DREISSENA* В КРУПНОМ ПРИТОКЕ ВОДОХРАНИЛИЩА СРЕДНЕЙ ВОЛГИ (НА ПРИМЕРЕ РЕКИ СВЯЯГА)

© 2022 Михайлов Р.А.

Самарский федеральный исследовательский центр РАН,
Институт экологии Волжского бассейна РАН, Тольятти, 445003, Россия;
e-mail: roman_mihaylov_1987@mail.ru

Поступила в редакцию 24.05.2021. После доработки 21.07.2022. Принята к публикации 15.08.2022

Инвазии чужеродных видов моллюсков вызывают большой интерес в результате их серьёзных экологических и экономических воздействий. В нашем исследовании мы приводим новую информацию о распределении и количественных характеристиках моллюсков из рода *Dreissena* в одном из притоков Куйбышевского водохранилища. Выявлен факт проникновения видов в р. Свяяга вплоть до её верхнего течения. Численность и биомасса дрейссены имели значительную вариабельность на различных биотопах, имея тренд постепенного увеличения по направлению к устью реки. Установлено доминирование аборигенных видов в верхнем и большинстве участков среднего течения реки, в нижнем чаще преобладала чужеродная малакофауна. Сравнение морфометрических характеристик раковин выявило значимые различия между двумя родственными видами дрейссенид на всём протяжении реки, за исключением устья. Нами уставлено, что определяющими факторами среды для распределения и развития видов дрейссены в р. Свяяга являются скорость течения, глубина, ширина участков реки и отсутствие твёрдого субстрата в воде.

Ключевые слова: моллюски, *Dreissena*, чужеродные виды, распространение, бассейн Волги, река.
DOI: 10.35885/1996-1499-15-3-114-129

Введение

Изучение чужеродных видов стало исключительно важным из-за растущего количества сообщений о проникновении всё новых видов в неосвоенные водоёмы-реципиенты [Simões et al., 2009; Boltovskoy, Correa, 2015; Шурганова и др., 2019]. Их натурализация за пределами естественного ареала представляет собой одну из самых серьёзных и наиболее необратимых угроз биологическому разнообразию и целостности экосистем в глобальном масштабе [Simberloff, 1996; Sala et al., 2000]. Кроме того, остро стоит вопрос последствий биологических инвазий для хозяйственной деятельности человека. Влияние их столь велико, что способно приводить к значительным потерям для экономики. Только по некоторым подсчётам убытки от вселения чужеродных видов в водоёмы США за несколько лет составили 120 млрд долларов [Pimentel et al., 2005].

Процесс вселения чужеродных видов происходит в разных пространственных масштабах. Первоначальная интродукция в новые континенты и моря, вызванная деятельностью человека, в дальнейшем приводит к расселению видов по регионам и далее к локальному распространению по всем подходящим местообитаниям [Karatajev et al., 2011].

Одной из ключевых групп биологических инвазий являются моллюски. Это важнейший компонент водных экосистем в составе бентоса водоёмов по численности, биомассе и разнообразию. Распространение многих видов этой группы показало существование крупных инвазионных коридоров – путей экспансии, общих для большого числа видов-вселенцев [Vaate et al., 2002; Биологические..., 2004; Сон, 2007]. Наиболее известными вселенцами среди моллюсков являются представители понто-каспийского комплекса из рода *Dreissena*. Вид *Dreissena (Dreissena) polymorpha* (Pallas, 1771) начал распространяться по всей Евразии

около 200 лет назад и в настоящее время колонизировал большую часть Западной Европы [Старобогатов, 1994; Karatayev et al., 2007b; Van der Velde, Rajagopal, Vaate, 2010]. Другой родственный вид *Dreissena (Pontodreissena) bugensis* (Andrusov, 1897) только недавно (с 1980-х гг.) появился за пределами своего основного ареала – бассейна Чёрного моря [Orlova et al., 2005; Zhulidov et al., 2010]. На другом континенте, в Северной Америке, эти два вида впервые были отмечены почти одновременно в середине 1980-х гг. [Hebert, Muncaster, Mackie, 1989; Mills et al., 1993; Carlton, 2008]. Однако первый вид был зарегистрирован во всех пяти Великих озёрах всего через несколько лет, второй распространялся значительно медленнее и был найден спустя более десяти лет после обнаружения [Nalera et al., 2010].

Необычайный успех инвазии дрейссены можно объяснить, в первую очередь, способностью видов расселяться как на взрослой, так и на личиночной стадиях. Зрелые особи крепятся к твёрдым субстратам и тем самым легко распространяются, например, прикрепляясь к корпусам судов или плавучих объектов, в то время как планктонные личинки переносятся течением или в балластных водах [Johnson, Carlton, 1996; Mackie, Claudi, 2010]. Кроме того, дрейссениды имеют высокую плодовитость [Sprung, 1991; Mackie, Schloesser, 1996], отличаются быстрым ростом и ранней половой зрелостью (размножение в возрасте <1 года) [McMahon, Bogan, 2001; Karatayev, Burlakova, Padilla, 2006; Karatayev et al., 2007a].

Распространение и обилие дрейссены может зависеть от многих факторов, включая время с момента первоначального проникновения, качество воды, тип донного субстрата и многие другие факторы [Karatayev, Burlakova, Padilla, 1997, 1998]. Однако до сих пор неизвестна степень влияния этих факторов, контролирующих численность популяций дрейссены, что ограничивает способность прогнозировать масштабы воздействия на экосистемы, в которые они вторгаются.

Одним из важнейших векторов расселения инвазий является бассейн р. Волги. В нем дрейссена относится к одному из мно-

гочисленных представителей гидробионтов, влияющих на качество воды. Известна существенная роль моллюсков рода как кормового объекта многих видов рыб и водоплавающих птиц [Антонов, 2000]. Проникновение дрейссены в реки первого порядка бассейна способствует быстрому расселению других чужеродных видов, обитающих в консорции.

Водотоки, находящиеся в значительном подпоре крупных водохранилищ, первые подвергаются колонизации чужеродными видами. Кроме того, благоприятными местами для вторжения считаются изменённые путём регулирования русла рек [Beisel, Lévêque, 2010].

Несмотря на широкое распространение моллюсков-вселенцев в крупных речных бассейнах, сведений о колонизации их притоков в научной литературе немного [Сон, 2009], поэтому целью нашего исследования является оценка особенностей распространения, сравнительный анализ количественных характеристик и экологических предпочтений *D. (D.) polymorpha* и *D. (P.) bugensis* в р. Свияга.

Материалы и методы исследования

Река Свияга – наиболее крупный правобережный приток Куйбышевского водохранилища (р. Волга). Она берёт начало на восточном склоне Приволжской возвышенности в 5 км к ЮЗ от с. Кузоватово. Протекает вытянутой узкой полосой в меридиональном направлении вдоль р. Волги по возвышенной волнистой равнине, сильно пересечённой оврагами и балками. Устьевой участок затоплен водами Куйбышевского вдхр., образуя Свияжский залив протяжённостью более 10 км. Длина реки составляет 375 км, площадь водосбора – 16 700 км², средний уклон – 0.6‰. Ширина в естественном состоянии – 20–30 м, глубина – 0.3–4 м. Водосбор реки по форме резко асимметричен: левобережная его часть занимает 73% общей площади и имеет плавные мелкие очертания рельефа; правобережье отличается значительными повышениями и понижениями. Берега русла крутые, местами пологие, на значительном протяжении поросшие кустарником [Ресурсы..., 1971].

Вода р. Свияга по соотношению главных ионов относится к гидрокарбонатному клас-

су кальциевой группе и почти на всём протяжении характеризуется как «умеренно загрязнённая», а в черте городов – как сильно загрязнённая. На реке имеется ряд плотин, из которых наиболее крупная расположена возле г. Ульяновска [Ресурсы..., 1971].

Материалом для исследования послужили пробы, собранные в ходе экспедиционных работ на глубоководных и прибрежных участках р. Свияга в июле 2019 г. (рис. 1). Отбор проб был осуществлён на 13 станциях от истока до устья реки (табл. 1). Количественные и качественные пробы на неглубоких участках собирали согласно стандартной площадной методике с применением гидробиологического скребка (длина ножа 0.2 м) и количественной рамки (1 м²), на глубоководных – с помощью дночерпателя Экмана – Берджа с площадью захвата 0.025 м² по 2 подъёма на станции [Жадин, 1952; Руководство..., 1992]. Всего было отобрано 22 пробы. Собранный материал промывали через сито с ячейёй 0.23 мм. Пробу в

полевых условиях фиксировали 95%-м раствором этанола, который через неделю заменяли на 70%-й [Старобогатов и др., 2004].

Камеральная обработка проб проводилась согласно общепринятым методикам с применением стереоскопического микроскопа МБС-10 [Методика..., 1975]. Возраст определяли по числу годовых линий на раковине, маркирующих зимнее замедление роста. Были проведены морфометрические промеры с помощью штангенциркуля (с точностью 0.01 мм): высота (H), ширина (W) и длина (L) раковин. Видовая идентификация собранного материала определена по совокупности конхиологических признаков и соответствует современной номенклатуре, принятой в каталоге пресноводных моллюсков территории бывшего СССР [Vinarski, Kantor, 2016].

Исследованные особи из р. Свияга хранятся в коллекции пресноводных моллюсков Института экологии Волжского бассейна РАН – филиал СамНЦ РАН, г. Тольятти.

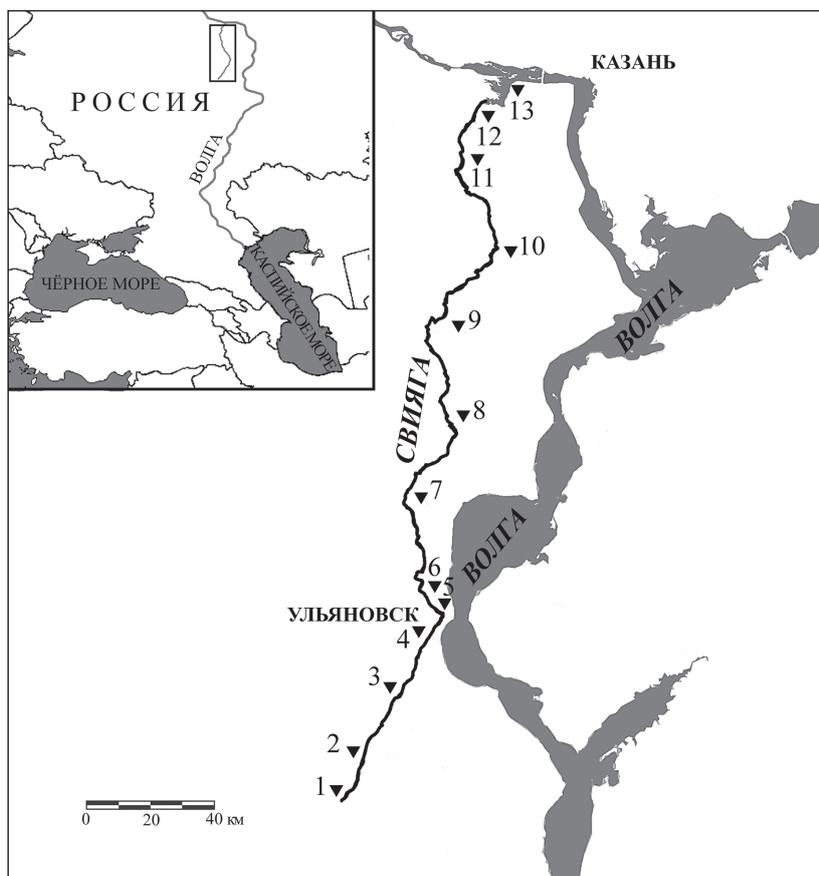


Рис. 1. Карта-схема расположения станций отбора проб на р. Свияга: 1 – с. Кузоватово (исток), 2 – с. Чириково, 3 – с. Стоговка, 4 – 1 км выше г. Ульяновска, 5 – г. Ульяновск, 6 – 1 км ниже г. Ульяновска, 7 – с. Возжи, 8 – г. Буинск, 9 – п. Свияжский, 10 – с. Бурундуки, 11 – с. Каинки, 12 – 10 км выше устья, 13 – Свияжский залив (устье).

Таблица 1. Координаты станций отбора проб на р. Свияга.

Станции	Координаты
с. Кузоватово (исток)	53°52.42' с. ш., 47°57.50' в. д.
с. Чириково	53°75.42' с. ш., 47°85.05' в. д.
с. Стоговка	53°96.32' с. ш., 48°01.28' в. д.
1 км выше г. Ульяновска	54°18.81' с. ш., 48°23.90' в. д.
г. Ульяновск	54°28.03' с. ш., 48°32.81' в. д.
1 км ниже г. Ульяновска	54°37.64' с. ш., 48°27.65' в. д.
с. Вожжи	54°74.12' с. ш., 48°33.58' в. д.
г. Буинск	54°99.92' с. ш., 48°35.74' в. д.
п. Свияжский	55°23.07' с. ш., 48°46.45' в. д.
с. Бурундуки	55°50.35' с. ш., 48°47.00' в. д.
с. Каинки	55°64.86' с. ш., 48°49.44' в. д.
10 км выше устья	55°70.68' с. ш., 48°58.29' в. д.
Свияжский залив (устье)	55°76.37' с. ш., 48°67.05' в. д.

Одновременно со сбором моллюсков для каждой станции проводили описание биотопа и определяли ряд физико-химических и гидрологических параметров. С помощью аналитических приборов определяли водородный показатель и температуру воды (НІ 98127), концентрацию растворённого в воде кислорода (НІ 9146); измеряли скорость

течения, глубину, ширину, прозрачность, устанавливали характер донных отложений, площадь зарастаемости макрофитами (табл. 2).

Различия в размерных характеристиках раковин видов оценивали с помощью метода главных координат (РСоА), предварительно рассчитывалась матрица дистанций Махалобиса. Для проверки нулевой гипотезы

Таблица 2. Некоторые характеристики участков р. Свияга в июле 2019 г.

Параметры	Участки реки		
	Верхний	Средний	Нижний
Глубина, м	0.1–1.5	0.7–3.5	2.4–10.5
Ширина, м	2–9	7–300	50–3500
Скорость течения, м/с	0.42–0.31	0.01–0.30	0.01–0.23
Прозрачность, м	до дна	0.3–1.1	0.4–2.5
Зарастаемость, %	3–80	1–10	0.1–5
Растворённый кислород, мг/л	8.2–9.4	8.1–10.2	9.2–10.4
Температура, °С	18.6–26	20.9–25.4	22.1–27.9
рН	7–7.7	7.5–7.9	7.4–8
Тип грунта	*п; ил+р.о.	п+к; ил+р.о.+к; ил+р.о.; п+к+г; п+г;	П+ил+р.о.+гл; ил+п+к; ил+гл; ил+п; п+ил;

Примечание. * ил – ил, к – камни, г – галька, гл – глина, р.о. – растительные остатки, п – песок.

о близости видов использовался непараметрический дисперсионный анализ Андерсона [Anderson, 2006]. Анализ взаимосвязи численности чужеродных видов в градиенте абиотических факторов среды проводили с применением канонического анализа соответствий (ССА). Силу связи моллюсков с экологическими переменными оценивали с помощью перестановочного теста Монте-Карло.

Все расчёты были выполнены с использованием статистической среды R v. 4.0.5 и её пакетов *vegan*, *reshape2*.

Результаты исследования

В ходе исследований малакофауны средней р. Свияга от истока до места впадения в Куйбышевское вдхр. нами было зарегистрировано 39 видов моллюсков, относящиеся к двум классам и 12 семействам. В составе моллюсков, наряду с аборигенными видами, были зарегистрированы представители чужеродной фауны понто-каспийского происхождения *Dreissena (Dreissena) polymorpha* (Pallas, 1771) и *Dreissena (Pontodreissena) bugensis* (Andrusov, 1897). Особи найдены на разных биотопах верхнего, среднего и нижнего течения реки. Представители видов, ведущие прикрепленный образ жизни, отмечены на различных погруженных в воду твёрдых субстратах как минерального, так и органического происхождения. Чаще всего моллюски были прикреплены к зарослям макрофитов и отмершим частям растений (ветки, коряги), реже к камням и крупным представителям семейства Unionidae.

Несмотря на обилие подходящих субстратов на всех участках реки виды были найдены не на всех биотопах. *D. (D.) polymorpha* обнаружены нами на 11 из 13 исследованных станций, исключение составляют два участка верхнего течения реки. *D. (P.) bugensis* отмечалась значительно реже и зарегистрирована всего на 5 станциях. Их совместное обитание отмечалось в 45% проб. При этом *D. (P.) bugensis* всегда находился в совместных поселениях с другим родственным видом.

D. polymorpha успешно проникла в верхнее течение реки на расстояние 325 км от

устья. Здесь особи были найдены прикрепленными к камням разного размера. Далее вниз по течению реки вид отмечался на всех станциях вплоть до устья, что говорит о его стабильном существовании в р. Свияга длительное время. *D. (P.) bugensis*, вселившись в реку, максимально проник вглубь до среднего течения на 260 км от устья. Особи были прикреплены к зарослям макрофитов и веток. Выше по течению водотока он подняться не смог видимо в силу многих лимитирующих факторов, основными из которых являются скорость течения и малая глубина на участках реки (табл. 1). Однако надо отметить, что, проникнув в среднее течение реки, моллюск сформировал устойчивые популяции только на станции в малом водохранилище (г. Ульяновск) и на станции в 1 км после плотины города, на остальных, расположенных ниже, вид не встречается, и особи начинают регистрироваться только в биотопах нижнего течения, в 50 км от устья.

Количественные показатели *D. (D.) polymorpha* в р. Свияга изменялись в широких диапазонах: от 7 до 171 экз./м² по численности и от 1.2 до 270.12 г/м² по биомассе (рис. 2). Максимальные значения отмечены в малом водохранилище, в черте г. Ульяновска. Минимальные значения зарегистрированы на станции возле п. Свияжский.

Численность и биомасса *D. (P.) bugensis* также изменялись в широких пределах и колебались от 12 до 520 экз./м² по численности и от 1.2 до 270.12 г/м² по биомассе (рис. 3). Высокие значения отмечены в заливе реки, где гидрологические и гидрохимические условия были близки к таковым Куйбышевского вдхр. Меньше всего особей зарегистрировано на станции в 10 км от устья.

Несмотря на то, что виды имеют довольно широкую фенотипическую пластичность, характеристики раковин часто используют для отображения условно-выраженной экспрессии фенотипов в условиях окружающей среды [Minton et al., 2011; Marescaux, Vaate, Doninck, 2012; Dillon, Jacquemin, Pyron, 2013]. Средняя длина оцениваемых особей *D. (D.) polymorpha* (N=180) и *D. (P.) bugensis* (N=100) в реке составляет 19.07±13.75 мм и 16.28±8.95 мм, соответственно. Различия по

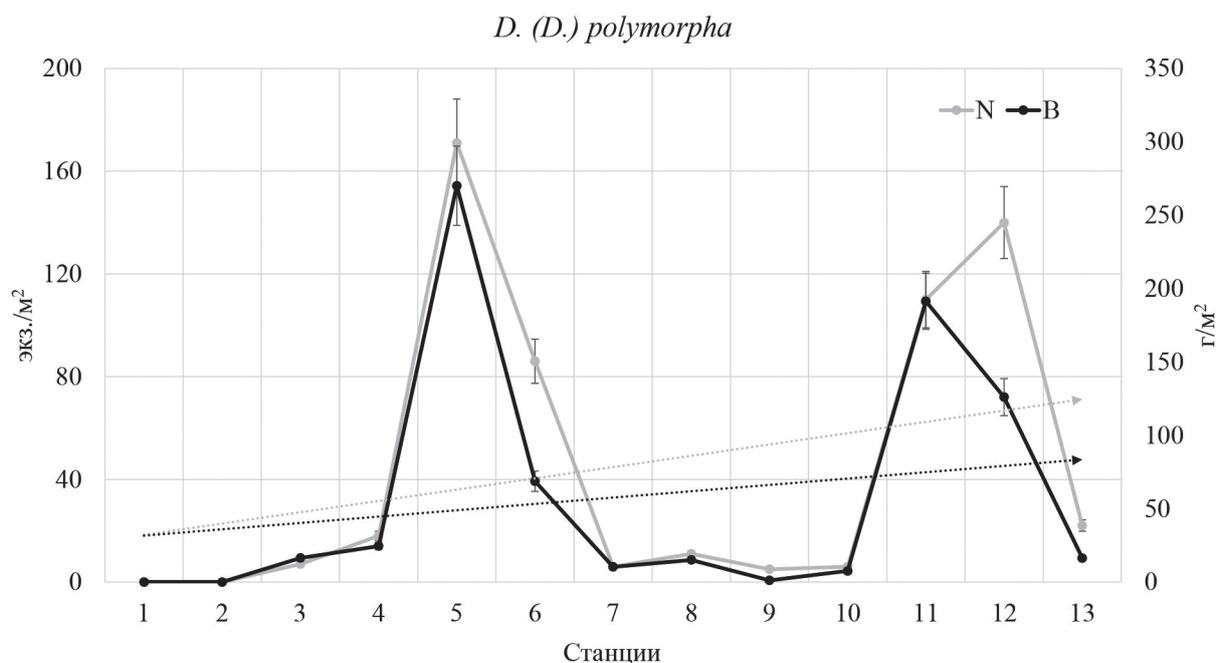


Рис. 2. Динамика численности (N) и биомассы (B) *D. (D.) polymorpha* вдоль продольного профиля р. Свяга; «усами» показана относительная погрешность 10%.

размерам раковин можно установить с помощью анализа главных координат (РСоА), выполненного по основным морфометрическим параметрам раковин (длина, ширина, высота) (рис. 4). Результаты указывают на хорошо выраженные морфологические различия между

видами. Проверка значимости расстояний между центроидами, по сравнению с вариацией размеров раковин видов, проведена с помощью анализа дисперсионных отношений, где чётко прослеживаются различия между группами $F=14.241, p>0.001$.

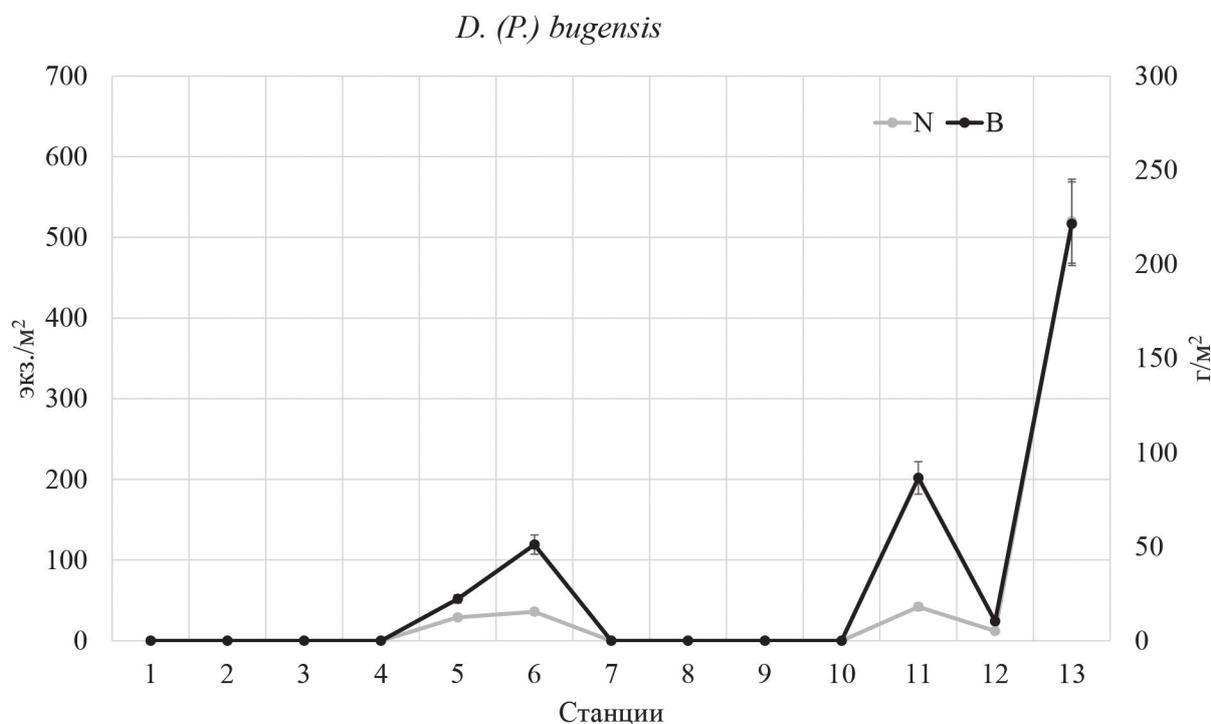


Рис. 3. Динамика численности (N) и биомассы (B) *D. (P.) bugensis* вдоль продольного профиля р. Свяга; «усами» показана относительная погрешность 10%.

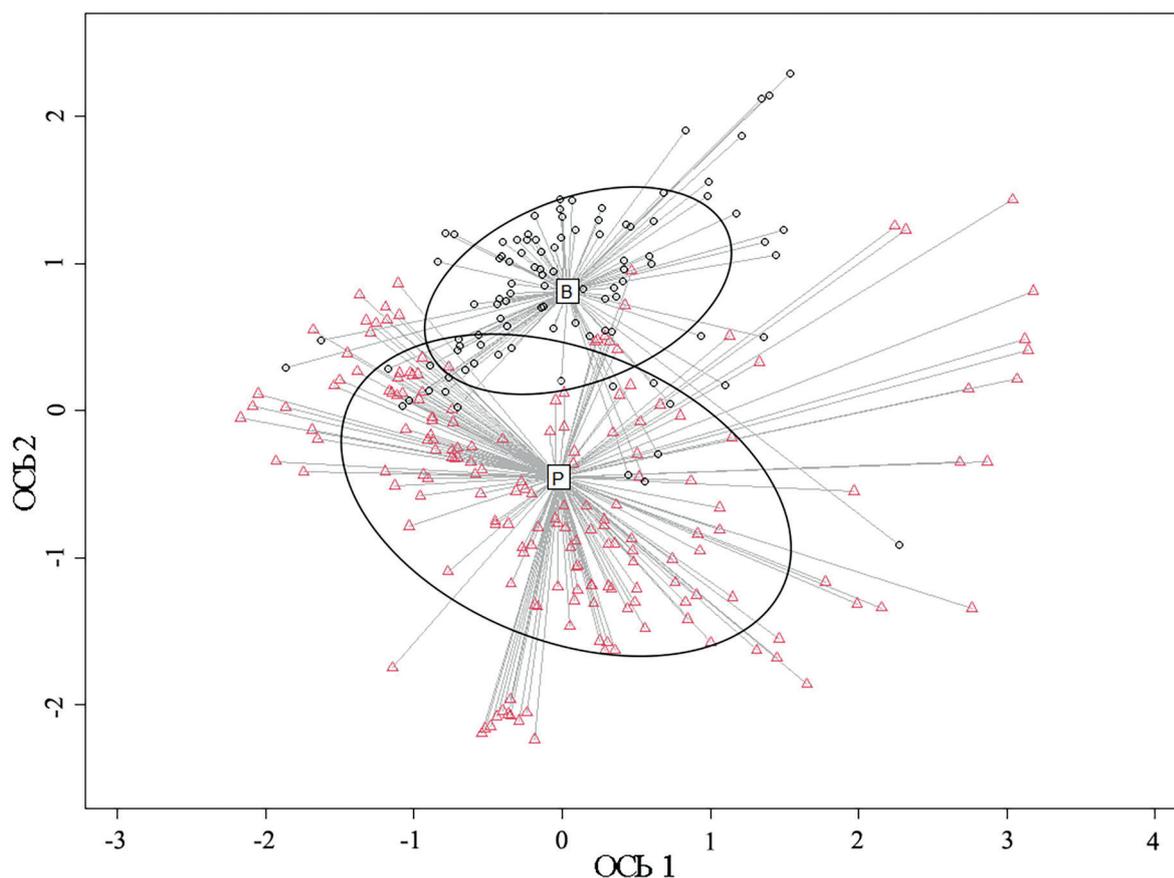


Рис. 4. Взаимосвязь между оценками центроидов для размеров раковин *D. (D.) polymorpha* (P) и *D. (P.) bugensis* (B) в осях двух главных координат.

Совместно с чужеродной фауной, зарегистрированной в р. Свяга, также найдены 37 аборигенных видов. Моллюски были отмечены на каждом исследованном биотопе рипали и медиали реки. Численность видов на станциях изменялась от 3 до 177 экз./м². Основная часть таксонов была найдена на прибрежных участках водотока. Доля особей каждого класса была примерно сопоставима 42:58% с небольшим преобладанием представителей класса *Bivalvia*. Соотношение численности популяций дрейссены и аборигенных видов представлено на рисунке 5.

На станциях верхнего течения реки по численности преобладают аборигенные виды. Это во многом обусловлено экстремально высокой скоростью течения и отсутствием достаточного количества субстратов, на которых может осесть велигер. В среднем течении условия для дрейссены становятся более благоприятными (снижается скорость течения, увеличивается глубина и т. д.), поэтому их доля в составе малакофауны значи-

тельно возрастает, а в малом водохранилище, возле г. Ульяновска и на станции ниже, численность дрейссены сопоставима с местной фауной. Однако в связи с неоднородностью абиотических условий на этом участке реки аборигенные виды на большинстве станций всё-таки имеют более высокие количественные значения. В нижнем течении реки доля чужеродных видов значительно возрастает.

С целью определения связи между изменяющимися экологическими условиями в реке и чужеродными видами была использована одна из процедур прямой ординации – ССА (канонический анализ соответствия). Полученные результаты показали, что первая и вторая оси объясняют 83% вариации зависимости между количественными данными двух видов дрейссены и переменными окружающей среды (рис. 6). Векторы, объясняющие экологические факторы среды, имеют значительную изменчивость направления и длины, что свидетельствует о разной степени влияния на особей чужеродных моллюсков.

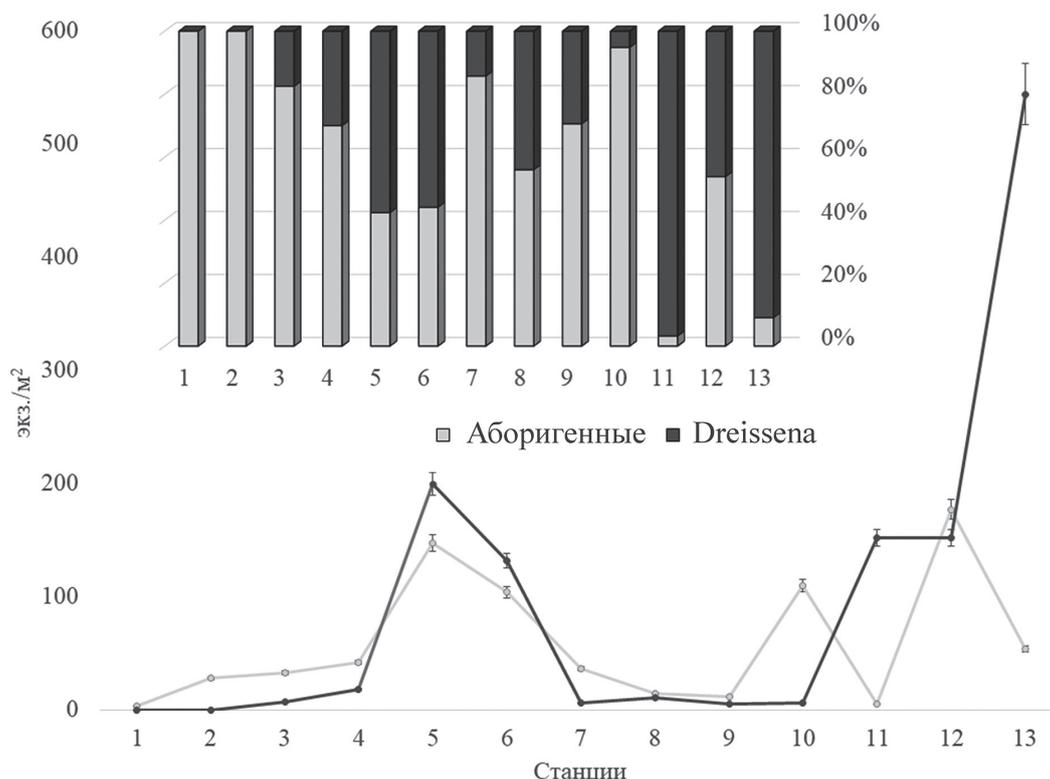


Рис. 5. Динамика численности и процентное соотношение аборигенных видов и моллюсков *Dreissena* в р. Свияга.

Кроме того, наблюдается практически противоположное расположение видов на ординации, что говорит об их отличиях в предпочтении оцениваемых нами абиотических и биотических условий среды в реке.

Результаты рандомизированного теста Монте-Карло показали три значимые переменные среды ($p < 0.05$) (табл. 3). К ним относятся температура, прозрачность воды и ширина участка реки, которые достоверно

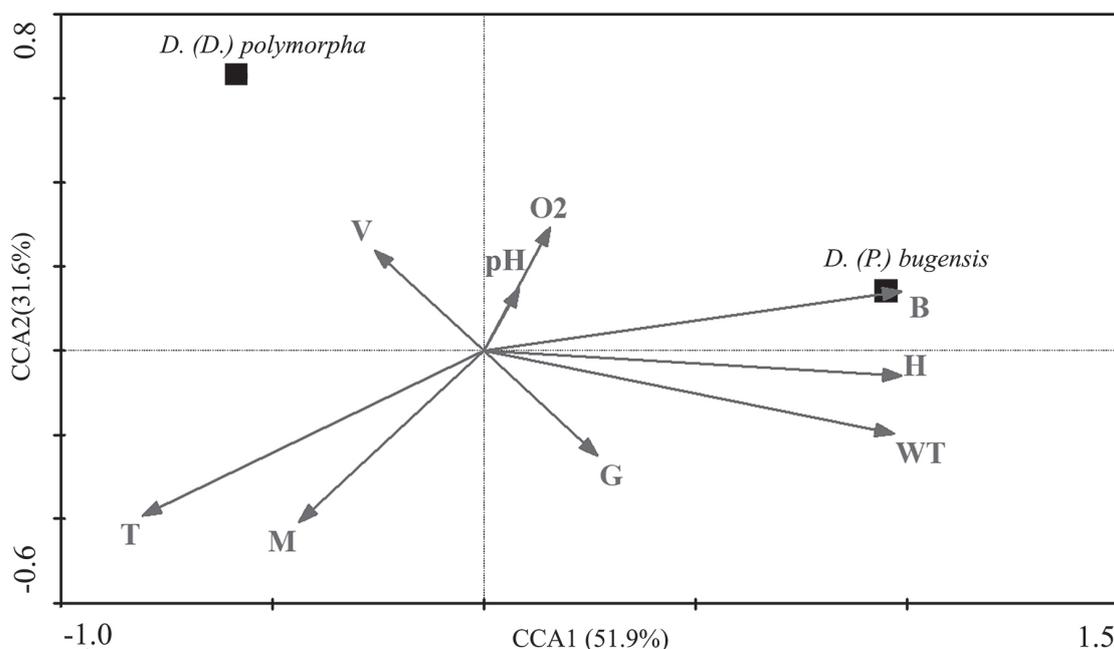


Рис. 6. Ординационная диаграмма ССА связи факторов среды и *Dreissena* в р. Свияга. Векторы: М – зарастаемость, V – скорость течения, Т – температура воды, pH – водородный показатель, O2 – растворенный кислород, G – тип грунта, В – ширина, Н – глубина, WT – прозрачность.

Таблица 3. Результаты пошагового регрессионного анализа методом Монте-Карло, объясняющие связь экологических переменных среды в каноническом анализе соответствий (ССА)

Показатель	χ^2	<i>p</i> -значение	F-критерий
Ширина (В), м	0.51	0.016	14.18
Прозрачность (WT), м	0.29	0.002	68.04
Температура (Т), °С	0.02	0.002	10.7
Зарастаемость (М), %	0	0.126	2.09
Водородный показатель (рН)	0.01	0.146	1.79
Скорость течения (V), м/с	0	0.176	1.66
Растворённый кислород (O ₂), мг/л	0	0.37	1.14
Тип грунта (G)	0	0.042	6.39
Глубина (Н), м	0	0.326	0.58

коррелируют с количественными показателями дрейссены в р. Свияга. Остальные оцениваемые нами факторы такие как водородный показатель, площадь зарастания макрофитами и другие не выявили каких-либо существенных корреляций с численностью видов.

Обсуждение результатов

История изучения расселения *D. (D.) polymorpha* начинается с первого описания вида П.С. Палассом [Паллас, 1773]. За прошедшие столетия в бассейне р. Волги вид значительно расширил свой ареал, проникнув в новые водоёмы-реципиенты из основного русла реки [Филинова, Малинина, Шляхтин, 2008; Курина, 2014, 2020; Михайлов, 2014, 2015, 2017; Перова, 2015; Пряничникова, 2015; и др.]. Инвазия вида может происходить как вследствие человеческой деятельности, так и в рамках эволюционных или исторических преобразований. Современные изменения климата и возрастающее влияние хозяйственной деятельности человека меняют интенсивность действия отдельных факторов среды. В результате этих и других изменений в уже приобретённые ареалы *D. (D.) polymorpha* проникает другой родственный моллюск *D. (P.) bugensis*. Оба вида дрейссенид продолжают совместно расселяться во всё новые, ранее не занятые водные объекты разного типа.

Длительное время в Европе мелководные проточные участки рек и каналов были местами обитания *D. (D.) polymorpha*. Эти условия, вероятно, неблагоприятны для *D. (P.)*

bugensis, который предпочитает тихие глубокие водоёмы и водотоки [Orlova et al., 2005]. Однако *D. (P.) bugensis* при определённых условиях, например, в консорции с *D. (D.) polymorpha*, способна существовать и в более экстремальных условиях. Хотя по-прежнему *D. (D.) polymorpha* всё ещё имеет преимущество в мелководных озёрах и реках, где эти два вида могут сосуществовать [Zhulidov et al., 2006, 2010; Peyer, McCarthy, Lee, 2009; Karatayev et al., 2011, 2014].

Как известно, проникновение дрейссены в средние и малые реки чаще всего происходит благодаря пассивному личиночному дрейфу и прыжковому рассеиванию [Johnson, Padilla, 1996; Johnson, Ricciardi, Carlton, 2001], однако это касается преимущественно устьевых участков и среднего течения. Самостоятельное расселение моллюсков в верховья рек, в связи с высокой скоростью течения, крайне затруднительно, поэтому мы предполагаем, что вид проник так высоко в р. Свияга путём орнитохории или с помощью рыбаков-любителей.

D. (P.) bugensis пока не поднялся так высоко в р. Свияга, как *D. (D.) polymorpha*, однако ухудшающиеся речные условия за последние десятилетия, превращающие среднюю реку в цепь озеровидных расширений за счёт плотин и водохранилищ, вероятно позволят *D. (P.) bugensis* проникнуть, как минимум, в места обитания родственного вида [Минакова, 2004; Ваганова, Давыдова, Климов, 2009]. Как известно, быстрому вторжению дрейссены в реки способствует сооружение водо-

хранилищ [Horvath et al., 1996; Stoeckel et al., 1997; Havel, Lee, Zanden, 2005]. Они представляют собой системы – «ступеньки», которые значительно увеличивают скорость распространения дрейссены; чужеродные виды гораздо чаще встречаются в водохранилищах, чем в естественных водоёмах [Johnson, Olden, Zanden, 2008].

Кроме того, одной из причин закрепления популяций дрейссены в р. Свяга может быть значительная извилистость речного русла [Ресурсы..., 1971], вызывающая образование излучин. В этих участках наблюдается значительная плотность макрофитов и накапливается большое количество разнообразного твёрдого субстрата, в результате чего создаются благоприятные условия для обитания дрейссены.

Численность особей *D. (D.) polymorpha* в р. Свяга была ниже по сравнению с популяциями в других частях ареала. Так, по данным из европейских рек численность моллюсков достигала 14 449 экз./м² в р. Эбро (Ebro, Испания) [Araujo, Valladodi, Gómez, 2010], 1272 экз./м² – в р. Маас (Maas, Бельгия) [Marescaux, Vaate, Doninck, 2012], 12 496 экз./м² – в р. Добра (Dobra, Хорватия) [Žganec, Lajtner, Schultz, Valić, 2020], 5300 экз./м² – в бассейне р. Маньч [Zhulidov et al., 2004]. Объяснить эти различия в количественных показателях довольно сложно, данные разнятся, и подчас невозможно составить ясное представление об этапах заселения и биотопической приуроченности вида [Небоженко, Сон, 2012].

Другой чужеродный вид *D. (P.) bugensis* почти на всех участках р. Свяга имел более низкие количественные значения по сравнению с *D. (D.) polymorpha*. Исключение составляло устье реки, где численность приближалась к средним показателям в Куйбышевском вдхр. (980±277) [Яковлева, Яковлев, 2011]. В то же время полученные нами показатели плотности моллюска оказались близки к зарегистрированным в реках Европы. Так, в р. Дон численность *D. (P.) bugensis* составляла 100 экз./м² [Небоженко, Сон, 2012], в р. Маас (Maas, Бельгия) – 389 экз./м² [Marescaux, Vaate, Doninck, 2012], в р. Рейн (Rhine, Германия) – 26 экз./м² [Imo, Seitz, Johannesen, 2010]. Согласно литературным

данным, различия в распределении и количественных показателях дрейссени обусловлены их экологическими особенностями. *D. (D.) polymorpha* предпочитает небольшую глубину (до 3–5 м), низкую скорость течения, высокое содержание растворённого кислорода и псаммофильные грунты, в то время как *D. (P.) bugensis* встречается преимущественно в глубоководных участках на пелофильных биотопах с низким содержанием растворённого кислорода [Дрейссена..., 1994; Mills et al., 1996; Karatayev, Burlakova, Padilla, 1998; Orlova, Kchlebovich, Komendantov, 1998; Орлова, Щербина, 2002; Биологические..., 2004; Курина, 2020]. Способность обитания *D. (D.) polymorpha* в проточных условиях обусловлена большей скоростью образования поперечных нитей и более высокой прочностью её крепления [Peyer, McCarthy, Lee, 2009], а существование на большой глубине *D. (P.) bugensis* объясняется менее затратным дыханием моллюска. Кроме того, рассматриваемые виды имеют различия в стратегиях размножения. Например, *D. (D.) polymorpha* выделяет больше яиц и тканей тела для размножения, чем *D. (P.) bugensis* [Stoeckmann, 2003].

В целом численность и биомасса совместных популяций дрейссени в р. Свяга имеет общую тенденцию постепенно увеличиваться к устью реки и, хотя в их консорциях характерным является доминирование *D. (D.) polymorpha*, наиболее массовое развитие оба вида имеют в совместных поселениях.

Для *D. (P.) bugensis* большое значение имеет факт раннего вселения другого родственного вида в реку. Так, по нашим наблюдениям, проникновение *D. (D.) polymorpha* в береговую зону малого водохранилища (ст. 5) с высокой плотностью макрофитов позволило сформировать особый тип субстрата – заиленный ракушечник, который впоследствии в массе колонизировался другим видом. В дальнейшем это может привести к смене доминирующего вида, так как *D. (P.) bugensis* является более быстрым захватчиком. Учитывая, что дрейссене требуется от 7 до 12 лет, чтобы достичь максимальной численности популяции после её первоначального вторжения в водоём-реципиент [Burlakova et al.,

2006], вероятно, эта смена может произойти в ближайшие несколько лет.

Ранее установлено, что для обеспечения выживания видов дрейссены глубина реки должна составлять не менее 0.1 м [Bowers, Szalay, 2004]. Это подтверждается нашими исследованиями, так как в мелководных участках р. Свияга с глубиной <0.7 м вселенцы обнаружены не были. Вероятно, такие участки, в силу частого колебания уровня воды, не могут заселяться дрейссеной, так как большинство особей было найдено нами на макрофитах, а изменение уровня приводит к их гибели и, следовательно, элиминированию поселений моллюсков.

Измерение морфометрических параметров моллюсков-вселенцев показало, что на всех участках, за исключением залива реки (ст. 13), *D. (D.) polymorpha* имела большие, чем *D. (P.) bugensis* размерные характеристики раковины. Это, по-видимому, связано с ранним проникновением в реку *D. (D.) polymorpha*. Схожие результаты получены другими авторами [Claxton et al., 1998; Pigneur et al., 2011]. Форма и размер раковин может зависеть от многих факторов – каждое повреждение или изменение условий среды в процессе роста может изменить их геометрию. Чаще они объясняются сезонными изменениями в реке, а также концентрациями поллютантов и калорийностью пищи [Moulton, Goriely, Chirat, 2021].

На разных участках р. Свияга вклад аборигенных и чужеродных видов в общую численность моллюсков существенно различался. В верхнем течении количественные показатели были обусловлены преимущественно развитием местной малакофауны, в среднем – доля вселенцев возрастает, но по-прежнему, на большинстве участков, преобладают аборигенные виды, а в нижнем чаще доминирует инвазионная фауна. Подобные особенности распределения ценозов моллюсков отмечались нами и в других равнинных реках Средней и Нижней Волги [Михайлов, 2014, 2015, 2017].

Представители рода *Dreissena* являются одними из самых распространённых захватчиков пресной воды, оказывая широкомаштабное прямое и косвенное воздействие

на вновь занятые экосистемы [Sousa, Pilotto, Aldridge, 2011]. Наблюдаемые изменения включают сокращение численности и реструктуризацию аборигенных видов моллюсков, вызывая перестройку ресурсной базы экосистемы-реципиента и оказывая экологически значимое воздействие на бентосно-прибрежные и пелагически-глубоководные энергетические пути [Molloy et al., 1997; Burlakova, Karatayev, Padilla, 2000; Karatayev, Burlakova, Padilla, 2002]. Величина и направление этих воздействий на абиотические факторы и местную фауну зависит от особенностей водоёма. Дрейссена обычно оказывает более яркое негативное воздействие на биоту в пределах глубоководных участков, в то время как в прибрежье оно менее выражено или остаётся неизменным после инвазии [Higgins, Vander Zanden, 2010]. Следует отметить, что в отдельных случаях на мелководных участках может наблюдаться положительное влияние дрейссены. Моллюски-вселенцы увеличивают прозрачность воды за счёт активной фильтрации и выделяют в воду питательные вещества, которые улучшают среду обитания для местных флористических и фаунистических групп прибрежного биоценоза [Rodriguez, 2006]. В пределах мелководных участков с низкой плотностью дрейссенид общая биомасса зообентоса может увеличиваться на 10% [Strayer, Smith, 2001].

Результаты проведённого анализа ССА показали статистическую зависимость численности *D. (P.) bugensis* от ширины, глубины и прозрачности реки, то есть нашими исследованиями подтверждается предпочтение популяциями вида условий, складывающихся в зарегулированных участках рек. В то же время другой родственной моллюск проявляет толерантность к большинству рассматриваемых факторов. Выявленные различия в предпочтении условий среды разными видами чужеродных моллюсков подтверждаются результатами исследований [Ricciardi, Serrouya, Whoriskey, 1995; Spidle, Mills, May, 1995; Mills et al., 1996]. Несмотря на то, что при статистическом анализе фактор скорости течения не выявил значимой отрицательной корреляции с видами-вселенцами, он по-прежнему является одним из важней-

ших для распределения дрейссены. Высокая турбулентность потока может вызывать смертность велигеров и уменьшить возможность их расселения [Horvath, Lamberti, 1997; Rehman, Stoeckel, Schneider, 2003]; большинство особей планктонных организмов способны сопротивляться скорости течения <0.1 м/с [Czerniawski, Slugocki, 2017]. Нами было установлено, что в р. Свяга дрейссена не присутствовала на участках со скоростью потока более 0.25 м/с. Таким образом, высокая скорость течения препятствует колонизации видами даже подходящих для них субстратов.

Заключение

Таким образом, в р. Свяга нами зарегистрировано 39 видов моллюсков, среди которых были найдены два чужеродных вида понто-каспийского происхождения: *D. (D.) polymorpha* и *D. (P.) bugensis*. Установлено проникновение *D. (D.) polymorpha* в верхнее течение реки на расстояние 325 км от устья, *D. (P.) bugensis* – в среднее течение на расстояние 260 км. Совместное обитание этих видов наблюдалось в половине исследованных станций. Количественные показатели популяций дрейссенид варьировались в широких пределах, экстремумы были отмечены на глубоководных станциях нижнего течения и в малом водохранилище. Оцениваемые морфометрические характеристики раковин особей в большинстве случаев демонстрировали значимые различия между двумя родственными таксонами, исключение составил участок устья реки, где в совместных поселениях раковины видов имели схожие размеры. Выявлен общий тренд увеличения численности аборигенных и чужеродных видов моллюсков от верхнего течения к нижнему. Доля местных видов преобладает на участках верхнего и среднего течения за исключением малого водохранилища, в то время как в нижнем в основном доминируют представители чужеродной малакофауны.

На основе полученных нами результатов можно предположить, что основными факторами, влияющими на распространение и развитие чужеродных видов в р. Свяга, являются глубина, ширина водотока, отсутствие

необходимого субстрата и скорость течения. Изменение этих параметров среды в биотопах может привести к смене благоприятных условий для дрейссены, что, в свою очередь, скажется на параметрах и свойствах популяций.

Благодарности

Автор выражает искреннюю благодарность к. б. н. А.И. Файзулину за предоставленную возможность участия в экспедиционных исследованиях на р. Свяга.

Финансирование работы

Работа выполнена в рамках раздела государственного задания ИЭВБ РАН – филиал СамНЦ РАН № 1021060107217-0-1.6.19 «Структура, динамика и устойчивое развитие экосистем Волжского бассейна».

Конфликт интересов

Автор заявляет, что у него нет конфликта интересов.

Соблюдение этических стандартов

Статья не содержит никаких исследований с участием животных в экспериментах, выполненных автором.

Литература

- Антонов П.И. Особенности формирования и динамика популяции моллюска *Dreissena* в Саратовском водохранилище // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. 2000. Т. 2. № 2. С. 268–273.
- Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах / Под ред. А.Ф. Алимова и Н.Г. Богущкой. М.; СПб.: Товарищество научных изданий КМК, 2004. 436 с.
- Ваганова Е.С., Давыдова О.А., Климов Е.С. Динамика загрязнения водных объектов промышленными стоками на примере р. Свяга, г. Ульяновск // Известия высших учебных заведений. Северо-Кавказский регион. Технические науки. 2009. № 2. С. 98–100.
- Дрейссена: 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.
- Курина Е.М. Распространение чужеродных видов макрозообентоса в притоках Куйбышевского и Саратовского водохранилищ // Известия Самарского

- научного центра Российской академии наук. 2014. Т. 16. № 1. С. 236–242.
- Курина Е.М. Особенности распределения чужеродных видов макрозообентоса в заливах водохранилищ (на примере водоёмов Средней и Нижней Волги) // Российский журнал биологических инвазий. 2020. № 1. С. 20–29.
- Методика изучения биогеоценозов внутренних водоёмов / Под ред. Ф.Д. Мордухай-Болтовского. М.: Наука, 1975. 254 с.
- Минакова Е.А. Учёт метеорологических факторов в управлении качеством поверхностных вод: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб., 2004. 24 с.
- Михайлов Р.А. Моллюски-вселенцы реки Большой Иргиз (Нижняя Волга) // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. 2014. Т. 6. № 5 (1). С. 528–532.
- Михайлов Р.А. Распространение моллюсков рода *Dreissena* в водоёмах и водотоках Среднего и Нижнего Поволжья // Российский журнал биологических инвазий. 2015. № 1. С. 64–78.
- Михайлов Р.А. Малакофауна разнотипных водоёмов и водотоков Самарской области. Тольятти: Кассандра, 2017. 103 с.
- Набоженко М.В., Сон М.О. Особенности распределения *Dreissena bugensis* (Andrusov, 1897) (Mollusca: Bivalvia: Dreissenidae) в низовьях Дона, Волги и в Таганрогском заливе Азовского моря // Азовское море, Керченский пролив и предпроливные зоны в Чёрном море: проблемы управления прибрежными территориями для обеспечения экологической безопасности и рационального природопользования / Под ред. Г.Г. Матишова, В.А. Иванова. Ростов-на-Дону: Южный научный центр РАН, 2012. С. 189–195.
- Орлова М.И., Щербина Г.Х. О распространении *Dreissena bugensis* (Dreissenidae, Bivalvia) в верхневолжских водохранилищах // Зоологический журнал. 2002. Т. 81. № 5. С. 515–520.
- Паллас П.С. Путешествие по разным провинциям Российского государства. СПб.: Императорская Академия наук, 1773. 786 с.
- Перова С.Н. Дрейссениды (Bivalvia, Dreissenidae) в устьевых областях малых притоков Рыбинского водохранилища // Поволжский экологический журнал. 2015. № 1. С. 55–63.
- Пряничникова Е.Г. Дрейссениды (Mollusca, Dreissenidae) верхневолжских водохранилищ // Поволжский экологический журнал. 2015. № 1. С. 64–71.
- Ресурсы поверхностных вод СССР: Т. 12. Нижнее Поволжье и Западный Казахстан. Вып. 1. Бассейн р. Волги ниже г. Чебоксары / Под ред. В.Е. Водогрещкого. СПб.: Гидрометеиздат, 1971. 410 с.
- Руководство по гидробиологическому мониторингу пресноводных экосистем / Под ред. В.А. Абакумова. СПб.: Гидрометеиздат, 1992. 318 с.
- Сон М.О. Моллюски-вселенцы в пресных и солоноватых водах Северного Причерноморья. Одесса: Друк, 2007. 132 с.
- Сон М.О. Моллюски-вселенцы на территории Украины: источники и направления инвазии // Российский журнал биологических инвазий. 2009. № 2. С. 37–48.
- 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.
- Старобогатов Я.И., Прозорова Л.А., Богатов В.В., Саенко Е.М. Моллюски // Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. СПб.: Наука, 2004. Т. 6. С. 6–492.
- Филинова Е.И., Малинина Ю.А., Шляхтин Г.В. Биоинвазии в макрозообентосе Волгоградского водохранилища // Экология. 2008. № 3. С. 206–210.
- Шурганова Г.В., Жихарев В.С., Гаврилко Д.Е., Золотарева Т.В., Ручкин Д.С. Новые сведения о находках чужеродной коловратки *Kellicottia bostoniensis* (Rousselet, 1908) (Rotifera: Monogononta: Brachionidae) в Нижегородской области // Российский журнал биологических инвазий. 2019. № 2. С. 114–122.
- Яковлева А.В., Яковлев В.А. Влияние *Dreissena polymorpha* и *Dreissena bugensis* на структуру зообентоса верхних плёсов Куйбышевского водохранилища // Российский журнал биологических инвазий. 2011. № 3. С. 105–118.
- Anderson M.J. Distance-based tests for homogeneity of multivariate dispersions // Biometrics. 2006. Vol. 62. P. 245–253. <https://doi.org/10.1111/j.1541-0420.2005.00440.x>
- Araujo R., Valladodi M., Gómez I. Life cycle and density of a newcomer population of zebra mussels in the Ebro River, Spain // The zebra mussel in Europe / Eds G. Van der Velde, S. Rajagopal, A. Bij de Vaate. Leiden: Backhuys, 2010. P. 183–189.
- Beisel J.N., Lévêque C. Introductions d'espèces dans les milieux aquatiques: Faut-il avoir peur des invasions biologiques? Editions Quae, 2010. 322 p.
- Boltovskoy D., Correa N. Ecosystem impacts of the invasive bivalve *Limnoperna fortunei* (golden mussel) in South America // Hydrobiologia. 2015. Vol. 746. No. 1. P. 81–95. <https://doi.org/10.1007/s10750-014-1882-9>
- Bowers R., de Szalay F.A. Effects of hydrology on unionids (Unionidae) and zebra mussels (Dreissenidae) in a Lake Erie coastal wetland // American Midland Naturalist. 2004. Vol. 151. P. 286–300.
- Burlakova L.E., Karatayev A.Y., Padilla D.K. The impact of *Dreissena polymorpha* (Pallas) invasion on unionid bivalves // International Review of Hydrobiology. 2000. Vol. 85. P. 529–541.
- 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.
- Carlton J.T. The zebra mussel *Dreissena polymorpha* found in North America in 1986 and 1987 // Journal of Great Lakes Research. 2008. Vol. 34. P. 770–773. <http://dx.doi.org/10.3394/0380-1330-34.4.770>
- Claxton W.T., Wilson A.B., Mackie G.L., Boulding E.G. A genetic and morphological comparison of shallow- and

- deepwater populations of the introduced Dreissenid Bivalve *Dreissena bugensis* // Canadian Journal of Zoology 1998. Vol. 76. No. 7. P. 1269–1276.
- Czerniawski R., Slugocki L. Analysis of zooplankton assemblages from man-made ditches in relation to current velocity // Oceanological and Hydrobiological Studies. 2017. Vol. 46. P. 199–214. <https://doi.org/10.1515/ohs-2017-0020>
- Dillon R.T., Jacquemin S.J., Pyron M. Cryptic phenotypic plasticity in populations of the freshwater prosobranch snail, *Pleurocera canaliculata* // Hydrobiologia. 2013. Vol. 709. P. 117–127.
- Havel J.E., Lee C.E., Zanden J.V. Do reservoirs facilitate invasions into landscapes? // BioScience. 2005. Vol. 55. P. 518–525. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2005\)055\[0518:DRFIIL\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2005)055[0518:DRFIIL]2.0.CO;2)
- Hebert P.D.N., Muncaster B.W., Mackie G.L. Ecological and genetic studies on *Dreissena polymorpha* (Pallas): a new mollusc in the Great Lakes // Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. 1989. Vol. 46. P. 1587–1591. <http://dx.doi.org/10.1139/f89-202>
- Higgins S.N., Vander Zanden M.J. What a difference a species makes: a meta-analysis of dreissenid mussel impacts on freshwater ecosystems // Ecological Monographs. 2010. Vol. 80. No. 2. P. 179–196.
- Horvath T.G., Lamberti G.A. Drifting macrophytes as a mechanism for zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) invasion of lake stream outlets // The American Midland Naturalist. 1997. Vol. 138. P. 29–36.
- Horvath T.G., Lamberti G.A., Lodge D.M., Perry W.L. Zebra mussel dispersal in lake-stream systems: Source-sink dynamics? // Journal of the North American Benthological Society. 1996. Vol. 15. P. 564–575. <https://doi.org/10.2307/1467807>
- Imo M., Seitz A., Johannesen J. Distribution and invasion genetics of the quagga mussel (*Dreissena rostriformis bugensis*) in German rivers // Aquatic Ecology. 2010. Vol. 44. P. 731–740. <http://dx.doi.org/10.1051/kmae/2017023>
- Johnson L.E., Carlton J.T. Post-establishment spread in large scale invasions: dispersal mechanisms of the zebra mussel *Dreissena polymorpha* // Ecology. 1996. Vol. 77. P. 1686–1690. <https://doi.org/10.2307/2265774>
- Johnson P.T.J., Olden J.D., Zanden J.V. Dam invaders: Impoundments facilitate biological invasions into freshwaters // Frontiers in Ecology and the Environment. 2008. Vol. 6. P. 357–363. <https://doi.org/10.1890/070156>
- Johnson L.E., Padilla D.K. Geographic spread of exotic species: ecological lessons and opportunities from the invasion of the zebra mussel *Dreissena polymorpha* // Biological Conservation. 1996. Vol. 78. P. 23–33. [http://dx.doi.org/10.1016/0006-3207\(96\)00015-8](http://dx.doi.org/10.1016/0006-3207(96)00015-8)
- Johnson L.E., Ricciardi A., Carlton J.T. Overland dispersal of aquatic invasive species: a risk assessment of transient recreational boating // Ecological Applications. 2001. Vol. 2. P. 1789–1799. [http://dx.doi.org/10.1890/1051-0761\(2001\)011\[1789:ODOAIS\]2.0.CO;2](http://dx.doi.org/10.1890/1051-0761(2001)011[1789:ODOAIS]2.0.CO;2)
- Karatayev A.Y., Boltovskoy D., Padilla D.K., Burlakova L.E., Barbara S. The invasive bivalves *Dreissena polymorpha* and *Limnoperna fortunei*: parallels, contrasts, potential spread and invasion impacts // Journal of Shellfish Research. 2007a. Vol. 26. P. 205–213. [https://doi.org/10.2983/0730-8000\(2007\)26\[205:TIBDPA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.2983/0730-8000(2007)26[205:TIBDPA]2.0.CO;2)
- Karatayev A.Y., Burlakova L.E., Mastitsky S.E., Padilla D.K., Mills E.L. Contrasting Rates of Spread of Two Congeners, *Dreissena polymorpha* and *Dreissena rostriformis bugensis*, at Different Spatial Scales // Journal of Shellfish Research. 2011. Vol. 30. No. 3. P. 923–931. <https://doi.org/10.2983/035.030.0334>
- 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. P. 187–203.
- Karatayev A.Y., Burlakova L.E., Padilla D.K. Physical factors that limit the distribution and abundance of *Dreissena polymorpha* (Pall.) // Journal of Shellfish Research. 1998. Vol. 17. P. 1219–1235.
- Karatayev A.Y., Burlakova L.E., Padilla D.K. Impacts of zebra mussels on aquatic communities and their role as ecosystem engineers // Invasive Aquatic Species of Europe: Distribution, Impacts and Management / Eds E. Leppakoski, S. Gollach, S. Olenin. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 2002. P. 433–446.
- Karatayev A.Y., Burlakova L.E., Padilla D.K. Growth rate and longevity of *Dreissena polymorpha* (Pallas): A review and recommendations for future study // Journal of Shellfish Research. 2006. Vol. 25. P. 23–32 [https://doi.org/10.2983/0730-8000\(2006\)25\[23:GRALOD\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.2983/0730-8000(2006)25[23:GRALOD]2.0.CO;2)
- Karatayev A.Y., Burlakova L.E., Pennuto C., Ciborowski J., Karatayev V.A., Juette P., Clapsadl M. Twenty-five years of changes in *Dreissena* spp. populations in Lake Erie // Journal of Great Lakes Research. 2014. Vol. 40. No. 3. P. 550–559. doi:10.1016/j.jglr.2014.04.010
- Karatayev A.Y., Padilla D.K., Minchin D., Boltovskoy D., Burlakova L.E. Changes in global economies and trade: the potential spread of exotic freshwater bivalves // Biological Invasions 2007b. Vol. 9. P. 161–180. <http://dx.doi.org/10.1007/s10530-006-9013-9>
- Mackie G.L., Claudi R. Monitoring and control of macrofouling mollusks in freshwater Systems, Second Edition. New York: CRC Press, 2010. 508 p. <https://doi.org/10.1201/9781439804414>
- Mackie L., Schloesser D.W. Comparative biology of zebra mussels in Europe and North America: an overview // American Zoologist. 1996. Vol. 36. P. 244–258. <https://doi.org/10.1093/icb/36.3.244>
- Marescaux J., bij de Vaate A., Van Doninck K. First records of *Dreissena rostriformis bugensis* (Andrusov, 1897) in the Meuse River // BioInvasions Records. 2012. Vol. 1. No. 2. P. 119–124. <http://dx.doi.org/10.3391/bir.2012.1.4.05>
- McMahon R.G., Bogan A.E. Mollusca: Bivalvia // Ecology and Classification of North American Freshwater Invertebrates / Eds J.H. Throp, A.P. Covich. N. Y.: Academic Press, 2001. P. 331–430. <https://doi.org/10.1016/B978-012690647-9/50012-0>
- Mills E.L., Leach J.H., Carlton J.T., Secor C.L. Exotic species in the Great Lakes: a history of biotic crises and anthropogenic introductions // Journal Great Lakes Research. 1993. Vol. 19. No. 1. P. 1–54. [http://dx.doi.org/10.1016/S0380-1330\(93\)71197-1](http://dx.doi.org/10.1016/S0380-1330(93)71197-1)

- Mills E.L., Rosenberg G., Spidle A.P., Lubyanka M., Pligin Y., May B. A review of the biology and ecology of the quagga mussel (*Dreissena bugensis*), a second species of freshwater dreissenid introduced to North America // *American Zoologist* 1996. Vol. 36. P. 271–286. <https://doi.org/10.1093/icb/36.3.271>
- Minton R., Lewis E., Netherland B., Hayes D. Differences Over Small Distances: Plasticity in the Shells of *Elimia potosiensis* (Gastropoda: Pleuroceridae) // *International Journal of Biology*. 2011. Vol. 3. No. 1. P. 23–32.
- Molloy D.P., Karatayev A.Y., Burlakova L.E., Kurandina D.P., Laruelle F. Natural enemies of zebra mussels: predators, parasites and ecological competitors // *Reviews in Fisheries Science* 1997. Vol. 5. P. 27–97.
- Moulton D., Goriely A., Chirat R. Mechanics unlocks the morphogenetic puzzle of interlocking bivalved shells // *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*. 2021. Vol. 30. P. 118–148. <https://doi.org/10.1073/pnas.1916520116>
- Nalepa T.F., Fanslow D.L., Pothoven S.A. Recent changes in density, biomass, recruitment, size structure, and nutritional state of *Dreissena* populations in southern Lake Michigan // *Journal of Great Lakes Research*. 2010. Vol. 36. P. 5–19. <http://dx.doi.org/10.1016/j.jglr.2010.03.013>
- Orlova M.I., Kchlebovich V.V., Komendantov A.Y. 1998. Potential euryhalinity of *Dreissena polymorpha* (Pallas) and *Dreissena bugensis* (Andr.) // *Russian Journal of Aquatic Ecology*. 1998. Vol. 7. P. 17–28.
- Orlova M.I., Therriault T.W., Antonov P.I., Shcherbina G.K. Invasion ecology of quagga mussels (*Dreissena rostriformis bugensis*) a review of evolutionary and phylogenetic impacts // *Aquatic Ecology*. 2005. Vol. 39. P. 401–418. <http://dx.doi.org/10.1007/s10452-005-9010-6>
- Peyer S.M., McCarthy A.J., Lee C.E. Zebra mussels anchor byssal threads faster and tighter than quagga mussels in flow // *Journal of Experimental Biology*. 2009. Vol. 212. P. 2027–2036.
- Pigneur L.M., Marescaux J., Roland K., Etoundi E., Descy J.P., Van Doninck K. Phylogeny and androgenesis in the invasive *Corbicula clams* (Bivalvia, Corbiculidae) in Western Europe // *BMC Evolutionary Biology* 2011. Vol. 11. No. 1. P. 147–163. <http://dx.doi.org/10.1186/1471-2148-11-147>
- Pimentel D., Zuniga R., Morrison D. Update of the environmental and economic costs associated with alien invasive species in the United States // *Ecological Economics*. 2005. Vol. 52. P. 273–288. <http://dx.doi.org/10.1016/j.ecolecon.2004.10.002>
- Rehman C.R., Stoeckel J.A., Schneider D.W. Effect of turbulence on the mortality of zebra mussel veligers // *Canadian Journal of Zoology*. 2003. Vol. 81. P. 1063–1069. <https://doi.org/10.1139/z03-090>
- Ricciardi A., Serrouya R., Whoriskey F.G. Aerial exposure tolerance of zebra and quagga mussels (Bivalvia: Dreissenidae): implications for overland dispersal // *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 1995. Vol. 52. P. 470–477.
- Rodriguez L.F. Can invasive species facilitate native species? Evidence of how, when, and why these impacts occur // *Biological Invasions*. 2006. Vol. 8. P. 927–939.
- Sala O.E., Chapin F.S., Armesto J.J., et al. Global biodiversity scenarios for the year 2100 // *Science*. 2000. Vol. 287. P. 1770–1774. <http://dx.doi.org/10.1126/science.287.5459.1770>
- Simberloff D. Impacts of introduced species in the United States // *Consequences: Nat. Implic. Environ.* 1996. Vol. 2. P. 13–24.
- Simões N.R., Robertson B.A., Lansac-Tôha F.A., Takahashi E.M., Bonecker C.C., Velho L.F.M., Joko C.Y. Exotic species of zooplankton in the Upper Paraná River floodplain, *Daphnia lumholtzi* Sars, 1885 (Crustacea: Branchiopoda) // *Brazilian Journal of Biology*. 2009. Vol. 69. No. 2. P. 551–558. <https://doi.org/10.1590/S1519-69842009000300010>
- Sousa R., Pilotto F., Aldridge D.C. Fouling of European freshwater bivalves (Unionidae) by the invasive zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) // *Freshwater Biology*. 2011. Vol. 56. P. 867–876. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2010.02532.x>
- Spidle A.P., Mills E.L., May B. Limits to tolerance of temperature and salinity in the quagga mussel (*Dreissena bugensis*) and the zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) // *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 1995. Vol. 52. P. 2108–2119.
- Sprung M. Costs of reproduction: a study on metabolic requirements of the gonads and fecundity of the bivalve *Dreissena polymorpha* // *Malacologia*. 1991. Vol. 33. P. 63–70.
- Stoeckel J.A., Schneider D.W., Soeken L.A., Blodgett K.D., Sparks R.E. Larval dynamics of a riverine metapopulation: implications for zebra mussel recruitment, dispersal, and control in a large-river system // *Journal of North American Benthological Society* 1997. Vol. 16. P. 586–601. <https://doi.org/10.2307/1468146>
- Stoeckmann A. Physiological energetics of Lake Erie dreissenid mussels: a basis for the displacement of *Dreissena polymorpha* by *Dreissena bugensis* // *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 2003. Vol. 60. P. 126–134. <http://dx.doi.org/10.1139/f03-005>
- Strayer D. L., Smith L.C. The zoobenthos of the freshwater tidal Hudson River and its response to the zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) invasion // *Archiv für Hydrobiologie*. 2001. Vol. 139. P. 1–52.
- Vaate Bij de A., Jazdzewski K., Ketelaars H.A.M., Gollasch S., Van der Velde G. Geographical patterns in range extension of Ponto-Caspian macroinvertebrate species in Europe // *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 2002. Vol. 59. No. 7. P. 1159–1174. <https://doi.org/10.1139/f02-098>
- Van der Velde G., Rajagopal S., Bij de Vaate A. The Zebra Mussel in Europe. Weikersheim: Backhuys Publishers; Leiden: Margraf Publishers, 2010. 489 pp.
- Vinarski M.V., Kantor Y.I. Analytical catalogue of fresh and brackish water molluscs of Russia and adjacent countries. M.: A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution of RAS, 2016. 544 p.
- Zhulidov A.V., Kozhara A.V., Scherbina G.H., Nalepa T.F., Protasov A., Afanasiev S.A., Pryanichnikova E.G., Zhulidov D.A., Gurtovaya T.Y., Pavlov D.F. Invasion history, distribution, and relative abundances of *Dreissena bu-*

- gensis* in the old world: a synthesis of data // Biological Invasions. 2010. Vol. 12. P. 1923–1940. <http://dx.doi.org/10.1007/s10530-009-9641-y>
- Zhulidov A.V., Nalepa T.F., Kozhara A.V., Zhulidov D.A., Gurtovaya T.Y. Recent trends in relative abundance of two dreissenid species, *Dreissena polymorpha* and *Dreissena bugensis* in the Lower Don River system, Russia // Archives für Hydrobiologie. 2006. Vol. 165. P. 209–220. <http://dx.doi.org/10.1127/0003-9136/2006/0165-0209>
- Zhulidov A.V., Pavlov D.F., Nalepa T.F., Scherbina G.H., Zhulidov D.A., Gurtovaya T.Y. Relative distributions of *Dreissena bugensis* and *Dreissena polymorpha* in the Lower Don River system, Russia // International Review of Hydrobiology 2004. Vol. 89. P. 326–333. <http://dx.doi.org/10.1002/iroh.200310727>
- Žganec K., Lajtner J., Schultz S., Valić D. Invasion of the zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) in a Dinaric karst river after formation of a new reservoir // BioInvasions records. 2020. Vol. 3. P. 519–537.

FEATURES OF SPATIAL DISTRIBUTION OF ALIEN MOLLUSKS FROM THE GENUS *DREISSENA* IN A LARGE TRIBUTARY OF THE RESERVOIR OF THE MIDDLE VOLGA (BY THE EXAMPLE OF SVIYAGA RIVER)

© 2022 Mikhailov R.A.

Samara Federal Research Scientific Center of the Russian Academy of Sciences,
Institute of Ecology of the Volga River Basin of the Russian Academy of Sciences,
Tolyatti, 445003, Russian Federation;
e-mail: roman_mihaylov_1987@mail.ru

Invasions of alien species of shellfish are of great interest as a result of their serious environmental and economic consequences. We present new information on the distribution and quantitative characteristics of mollusks from the genus *Dreissena* in one of the tributaries of the Kuibyshev reservoir. The fact of the discovery of these species up to the upper reaches of the Sviyaga River has been revealed. The quantitative values of the *Dreissena* vary unevenly, gradually increasing towards the mouth of the river. Native species of mollusks dominate in the upper and middle reaches of the river, and alien ones in the lower. Comparison of morphometric characteristics of shells in the river revealed significant differences between two related Dreissenid species, with the exception of the river mouth. Important factors in the distribution and development of two species of *Dreissena* in the Sviyaga River are flow rate, depth and width of the river section, and the absence of a solid substrate in the water.

Keywords: mollusks, *Dreissena*, alien species, distribution, Volga basin, river.