

УДК 594:591.524.11(285.33)

Ю. В. Плигин, Н. И. Железняк

### ДРЕЙССЕНИДЫ (MOLLUSCA: BIVALVIA) В БЕНТОСЕ КИЕВСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА И ФАКТОРЫ, ОПРЕДЕЛЯЮЩИЕ ИХ РАСПРОСТРАНЕНИЕ<sup>1</sup>

Установлено, что *Dreissena polymorpha* массово распространилась в Киевском водохранилище только через несколько лет после его создания в 1965 г. *Dreissena bugensis* появилась в этом водоеме как типичный инвайдер на шесть лет позже, но постепенно начала вытеснять *D. polymorpha*, особенно на глубоководных биотопах. Главными факторами массового развития дрейссенид (особенно *D. bugensis*) в Киевском водохранилище являются сближение гидрохимических показателей его водных масс и нижних водохранилищ Днепроовского каскада, а также эффективные эколого-физиологические адаптации этих моллюсков.

**Ключевые слова:** Киевское водохранилище, Днепр, дрейссениды, *Dreissena polymorpha* (Pall.), *Dreissena bugensis* (Andr.), макрозообентос, инвазия, ценозы, минерализация, гипоксия, гумусовые вещества.

До зарегулирования Днепра шестью плотинами ГЭС, превратившими среднюю и нижнюю части реки в каскад крупных малопроточных водохранилищ, выше Днепроовских порогов в составе макрозообентоса (МЗБ) встречались только немногочисленные поселения *Dreissena polymorpha* (Pall.) в устьевых участках притоков, заливов и стариц [24, 35, 41]. Лишь по мере поэтапного создания водохранилищ, при изменении лотического режима на лентический, начиналось более или менее активное распространение *D. polymorpha* по акваториям этих водоемов [13, 20, 36].

Постепенно в днепровских водохранилищах, начиная с нижних (Каховское, Днепроовское), произошло распространение второго вида дрейссенид — *Dreissena bugensis* (Andr.) [15, 38, 54], естественным ареалом которого является бугский участок Днепроовско-Бугского лимана [3: цит. по 46, 14]. В настоящее время популяции *D. bugensis* значительно потеснили поселения *D. polymorpha* во всех водохранилищах Днепра, особенно на глубоководных биотопах.

<sup>1</sup> Работа выполнена за счет бюджетной программы «Поддержка развития приоритетных направлений научных исследований» (КПВК 6541230).

© Ю. В. Плигин, Н. И. Железняк, 2019

Целью работы было обобщение данных по распространению *D. polymorpha* и *D. bugensis*, анализ многолетней динамики количественных показателей развития популяций этих видов моллюсков под влиянием различных факторов на акватории верхнего в Днепровском каскаде Киевского водохранилища.

**Материал и методика исследований.** Материалом для публикации послужили результаты обработки 290 количественных проб МЗБ, отобранных преимущественно в июле 2007—2016 гг. на акватории Киевского водохранилища, а также литературные данные. Отбор и камеральную обработку проб МЗБ проводили по общепринятым методикам [30]. Особи дрейссен из каждой пробы разделяли по видам, измеряли с интервалом в 2 мм и взвешивали на торсионных или технических весах. Длину особей меньше 10 мм измеряли под бинокулярной лупой с окуляр-микрометром, а более крупных — штангенциркулем. Возраст моллюсков определяли методом подсчета годовых колец прироста на створках раковин [12] и обозначали символом 0+ для сеголетних особей, а более старших — соответственно 1+, 2+ и т. д. Ценоотические группировки МЗБ выделяли по модифицированной биометрической методике [52].

### Результаты исследований и их обсуждение

Киевское водохранилище — верхнее в Днепровском каскаде — существует на протяжении 50 лет. Его длина — 110 км. Водообмен происходит 8—15 раз в год. Водные массы по химическому составу относятся к гидрокарбонатному классу группы кальция ( $C_{II}^{Ca}$ ). Минерализация составляет 122—380 мг/дм<sup>3</sup>, с максимальными значениями в маловодные годы [9]. Цветность воды в верхней части может достигать 140° по Pt-Co шкале преимущественно за счет стока р. Припяти с повышенным содержанием гумусовых веществ в весенне-летний период. Важной особенностью Киевского водохранилища является периодическое развитие дефицита кислорода зимой (февраль — март), что вызывает гибель оксифильных рыб и беспозвоночных [1, 39].

Анализ распространения в пространстве и во времени, динамики количественного развития *D. polymorpha* и *D. bugensis* свидетельствует, что стартовые позиции в пределах рек некоторых провинций Палеарктики после широкомасштабного гидроэнергетического строительства и активизации транспортного потока в реконструированных водных объектах были чрезвычайно различны. Лишь *D. polymorpha* является древним обитателем бассейна Днестра и ряда речных бассейнов Европы, реликтовый статус которого подтверждается палеонтологическими данными как ископаемого объекта в отложениях межледниковых и последнего ледникового периода [3: цит. по 46, 5, 10, 31, 34]. Широкое распространение рецентных популяций *D. polymorpha* в бассейнах рек Восточной Европы подтверждается материалами первых исследований конца XIX и начала XX вв. [7, 10].

Впервые *D. bugensis* была обнаружена Н. И. Андрусовым в Днепровско-Бугском лимане только в конце 1880-х гг. и первоначально идентифицирована как *D. rostriformis* Deshayes, 1838. Находки створок этого моллюска

известны из Куяльницкого яруса плиоцена только в Херсонской области Украины [14], что в целом совпадает с современным ареалом *D. bugensis*. И лишь в 1897 г., благодаря установлению существенного различия в степени галофильности каспийской и днепровско-бугской популяций дрейссен, а также учитывая значительную удаленность их местообитаний, Н. И. Андрусов присвоил представителям последней видовое название «*bugensis*» [3; цит. по 46].

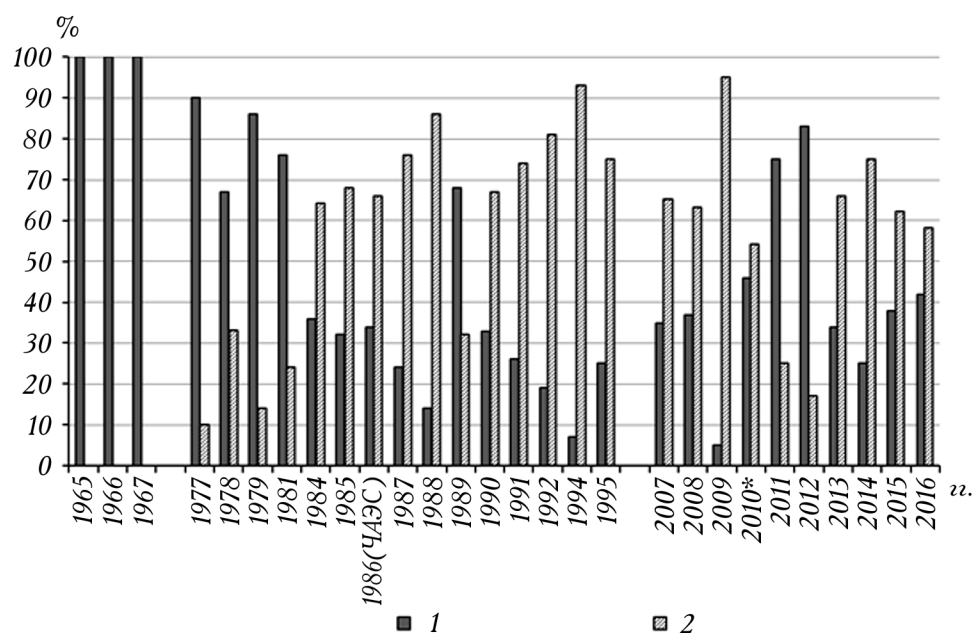
Это название постоянно использовали гидробиологи, работавшие на Днепре (Ю. М. Марковский, П. А. Журавель, И. П. Лубянов, Г. А. Оливари и др.) В то же время высказывались сомнения относительно видовой самостоятельности *D. bugensis* [31, 46]. Целесообразность использования генетических методов для установления таксономического статуса этих моллюсков [48] из низовий Днепра и Каспийского моря была реализована. При значительной географической и существенной экологической разобщенности по степени галофильности, термическим, топическим и другим условиям обитания была установлена генетическая близость *D. bugensis* и *D. rostriformis*, что может свидетельствовать об очень «молодом» в филогенетическом аспекте возрасте *D. bugensis* и продолжающемся процессе ее дивергенции от *D. rostriformis* [37]. В таких условиях можно считать вполне оправданным и в дальнейшем использование гидробиологами названия *D. bugensis*.

*Ретроспектива распространения дрейссенид в Киевском водохранилище.* На участке Днепра в зоне будущего Киевского водохранилища *D. polymorpha* встречалась преимущественно единичными экземплярами и друзами в устьевых зонах заливов и второстепенных рукавах [36]. Однако осенью, в первый же год заполнения водохранилища (1965 г.) она в небольшом количестве была зарегистрирована в его нижней части (88 экз/м<sup>2</sup>).

Удаление древесной растительности при подготовке ложа водохранилища и отсутствие каменистого субстрата ограничивало распространение *D. polymorpha* по водоему. Периодическое развитие гипоксии зимой в первые годы существования Киевского водохранилища также сдерживало распространение по его акватории этого оксифильного моллюска [22, 36]. Молодь дрейссены, как и в период до создания водохранилища, селилась на раковинах унионид, живородок, а также на живых особях дрейссены.

В 1971 г. в приплотинной части водохранилища впервые был найден второй вид дрейссенид — *D. bugensis*. После длительного перерыва исследования МЗБ на Киевском водохранилище были возобновлены в 1977 г., и с этого времени отмечено постепенное распространение этого вида по его акватории.

Однако лишь с 1984 г. популяция *D. bugensis* начинает существенно преобладать по численности над *D. polymorpha* (рис. 1), распространяясь преимущественно на глубоководных акваториях. На протяжении всего периода исследований лишь дважды после развития зимней гипоксии в 1986—1987 и 2009—2010 гг. происходило кратковременное снижение доминирования *D. bugensis*.

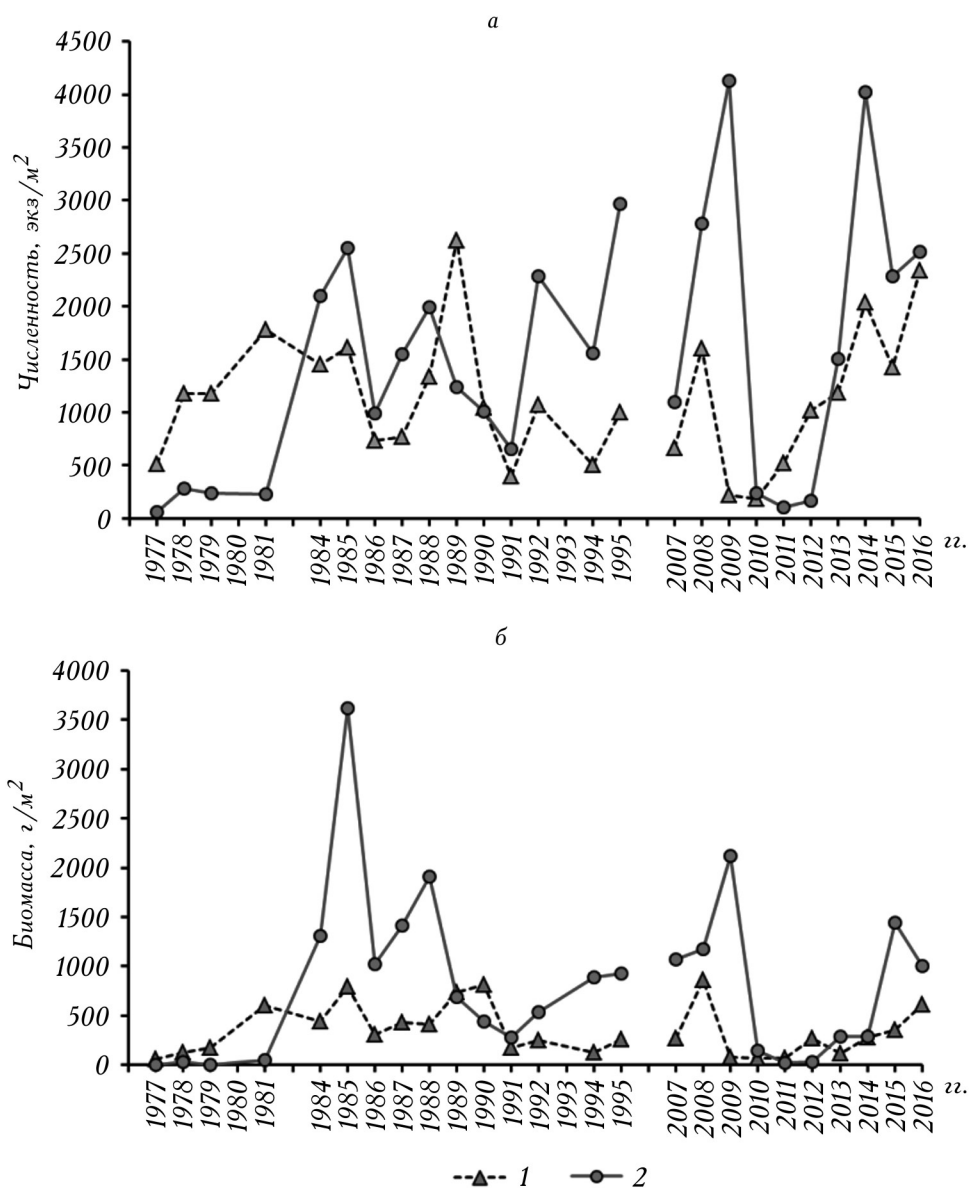


1. Соотношение численности (%) *Dreissena polymorpha* (1) и *D. bugensis* (2) в составе ценозов дрейссенид Киевского водохранилища. \* В 2010 г. развитие длительной гипоксии в зимне-весенний период.

*Количественные показатели развития дрейссенид.* Как отмечалось выше, после создания Киевского водохранилища *D. polymorpha* медленно распространялась по его акватории вследствие дефицита пригодных субстратов. В начале очередного этапа исследований МЗБ на Киевском водохранилище в 1977 г. численность *D. polymorpha* составила 516 экз/м<sup>2</sup> при биомассе 60,82 г/м<sup>2</sup>, а *D. bugensis* — соответственно 60 экз/м<sup>2</sup> и 2,15 г/м<sup>2</sup>. В последующие годы эти показатели неуклонно повышались, достигнув максимума в 1985 г., при постоянном доминировании по показателям развития *D. bugensis* (2,5 тыс. экз/м<sup>2</sup> и 3,6 кг/м<sup>2</sup>) над *D. polymorpha* (1,6 тыс. экз/м<sup>2</sup> и 742 г/м<sup>2</sup>) (рис. 2).

Динамика абсолютных показателей развития дрейссен в многолетнем аспекте имеет сложный характер, с многочисленными всплесками и падениями численности и биомассы этих моллюсков. Особенно резкие падения происходили после периодов зимней гипоксии при продолжительном ледоставе (2,5—3 месяца) и поступлении на акваторию Киевского водохранилища водных масс Днестра и, особенно, р. Припяти с пониженным содержанием кислорода [1, 22].

Первое резкое падение численности и биомассы обоих видов дрейссен на фоне зимней гипоксии отмечалось в 1986—1987 гг., после аварии на Чернобыльской АЭС, когда в Киевское водохранилище из атмосферы и окружающей территории поступило значительное количество радионуклидов, а также тяжелых металлов, ПАВ и других веществ, использовавшихся при ликвидации последствий аварии [25, 40].



2. Многолетняя динамика численности (а) и биомассы (б) *Dreissena polymorpha* (1) и *D. bugensis* (2) в Киевском водохранилище.

Катастрофические последствия для популяции дрейссен имел зимний замор 2009—2010 гг., когда с января до середины марта содержание кислорода в воде составляло 2—6 мг/дм<sup>3</sup> [1, 39]. В результате детального обследования состояния МЗБ Киевского водохранилища, проведенного в конце сентября 2010 г., в нижней и средней его частях зарегистрирована массовая гибель дрейссен [39]. Средняя биомасса по водохранилищу снизилась до 71,89 г/м<sup>2</sup> у *D. polymorpha* и до 147 г/м<sup>2</sup> — у *D. bugensis*. Лишь к 2015 г. био-

масса моллюсков, особенно бугской дрейссены, существенно возросла после значительного роста численности молоди в 2014 г.

Следует отметить, что в течение одного-двух лет после заморозов по численности доминировала *D. polymorpha*, по-видимому, благодаря большей эффективности размножения [43] и более высокому, чем у *D. bugensis*, содержанию в тканях каротиноидов, обеспечивающих моллюскам повышенную сопротивляемость к воздействию неблагоприятных факторов среды [6, 49]. На способность речной дрейссены за 2—3 года полностью восстановить количественные показатели своей популяции после частичной гибели под влиянием неблагоприятных экологических условий указывала еще А. Ф. Карпевич [19]. Аналогичный период восстановления поселений *D. polymorpha* после массовой гибели вследствие гипоксии отмечен в Рыбинском водохранилище на Волге [26] и Воткинском — на Каме [17].

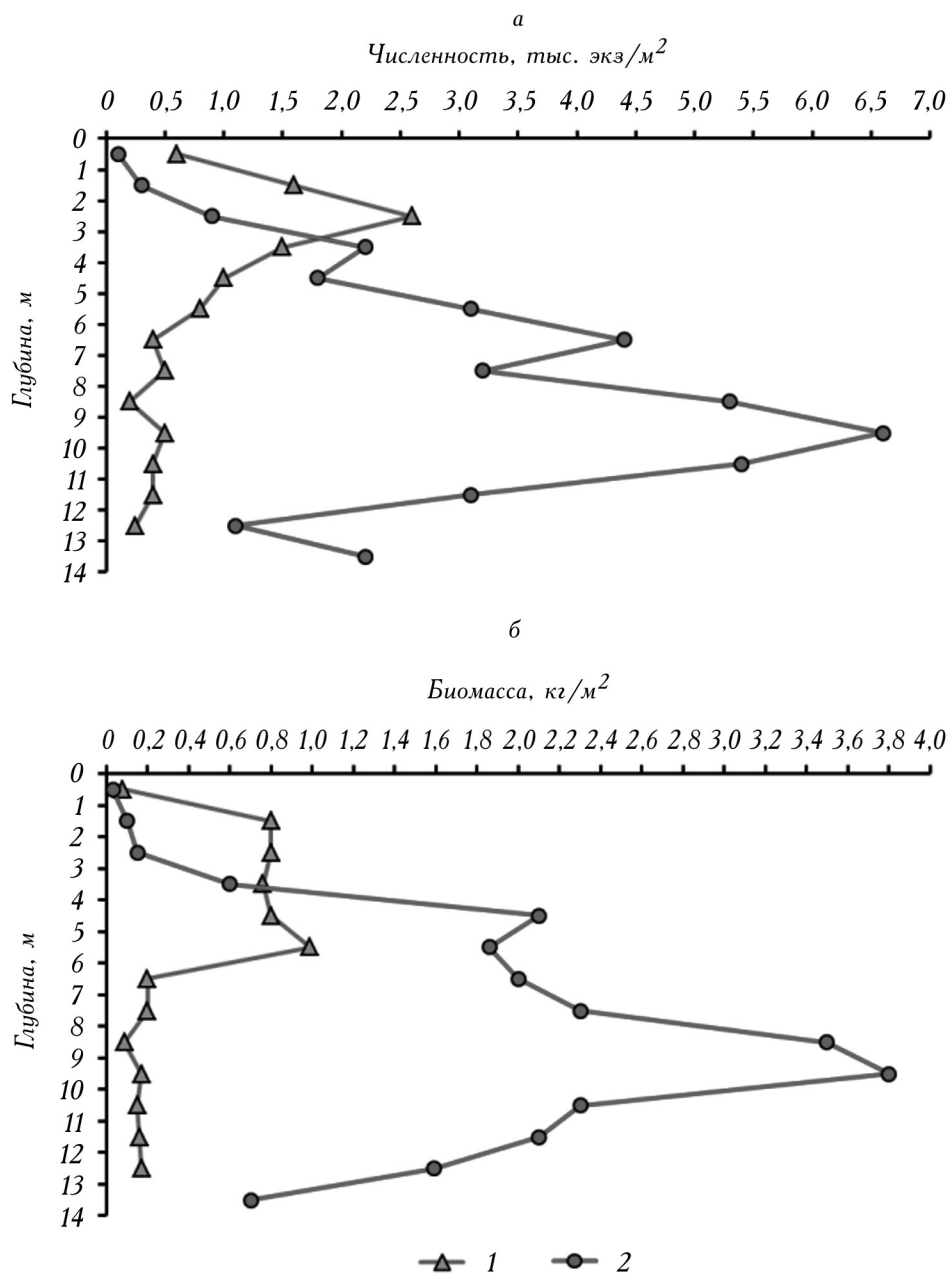
*Распределение дрейссени по глубине биотопов.* Станции отбора проб МЗБ на акватории Киевского водохранилища охватывали весь диапазон глубин — от 0,5 до максимальных 13,0—14,0 м. На рисунке 3, а показано, что от минимальной глубины до 2,5 м доминирует *D. polymorpha* с численностью около 2,5 тыс. экз/м<sup>2</sup>. С нарастанием глубины от 6,5 до 12,5 м ее численность неуклонно снижается и остается в пределах 500—150 экз/м<sup>2</sup>. Существует высокая отрицательная корреляция численности *D. polymorpha* с увеличением глубины биотопов ( $r = -0,713$  при  $p = 0,004$ ).

У *D. bugensis* — наоборот: с нарастанием глубины до 9,0—10,0 м численность популяции, с некоторыми отклонениями, резко повышается до максимальной (6,5 тыс. экз/м<sup>2</sup>). Затем идет ее резкое снижение в связи с тем, что в зоне глубин 11,0—14,0 м донные отложения представлены глубокими мягкими илами, залегающими в бывшем русле Днепра.

В отличие от *D. polymorpha*, у *D. bugensis* проявляется невысокая положительная корреляция численности с ростом глубины ( $r = 0,492$ ), и величина этой зависимости лежит на границе достоверности ( $p = 0,074$ ). Подобная картина динамики численности этих видов дрейссен в зависимости от глубины биотопов описана ранее в центральном Кременчугском и в самом нижнем водохранилище Днепровского каскада — Каховском [50] (табл. 1).

В пределах обширных массивов мелководий Киевского водохранилища, на биотопах с глубинами 2,0—4,0 м, не подверженных зимне-весеннему осушению, дрейссены иногда сплошным ковром покрывали дно [42].

Динамика изменения биомассы популяций обоих видов дрейссен в зависимости от глубины биотопов близка к распределению их численности (см. рис. 2, б). Биомасса *D. polymorpha* резко возрастает от минимальной до глубины 1,5 м и остается почти неизменной (0,8—1,0 кг/м<sup>2</sup>) на биотопах с глубинами до 5,5 м. Затем наблюдается ее резкое снижение (до 0,2 кг/м<sup>2</sup>) в зоне глубин 5,0—6,0 м, и до максимально отмеченной для этого вида глубины обитания она остается стабильной. Подобное распределение биомассы *D. polymorpha* в зависимости от глубины имеет довольно высокую достоверную отрицательную корреляцию ( $r = -0,632$ ,  $p = 0,015$ ).



3. Распределение по глубине биотопов численности (а) и биомассы (б) *Dreissena polymorpha* (1) и *D. bugensis* (2) в Киевском водохранилище.

В популяциях *D. bugensis* биомасса интенсивно нарастает от 0,1 кг/м<sup>2</sup> на минимальной глубине (только особи возраста 0+) до 3,6—3,8 кг/м<sup>2</sup> в диапазоне глубин 8,0—10,0 м. Глубже столь же резко происходит снижение биомассы моллюсков. Тем не менее, даже при такой «противоречивой» динами-

**1. Распределение по глубине биотопов численности популяций *Dreissena polymorpha* и *D. bugensis* в Кременчугском и Каховском водохранилищах р. Днепр [50]**

Глубина, м	Численность (экз/ м <sup>2</sup> )	
	<i>D. polymorpha</i>	<i>D. bugensis</i>
0,0—2,0	297	743
2,1—4,0	270	656
4,1—6,0	880	2140
6,1—8,0	435	2562
8,1—10,0	418	2791
10,1—12,0	131	1200
12,1—14,0	32	179
14,1—16,0	+	8
16,1—18,0	+	+
18,1—20,0	0	+
20,1—22,0	0	+

П р и м е ч а н и е. «+» — единичные находки.

ке этого параметра существует его положительная корреляция с показателями глубины ( $r = 0,522$ ,  $p = 0,056$ ). Резкое снижение численности и биомассы обоих видов дрейссен на максимальных глубинах обусловлено преобладанием в таких зонах Киевского и других водохранилищ Днепра отложений серого и даже черного глинистого ила, где отсутствуют субстраты для моллюсков и часто формируется дефицит кислорода.

*Дрейссениды в ценотической структуре макрозообентоса.* За годы существования Киевского водохранилища в его бентали сформировалось восемь ценотических группировок МЗБ [52], из которых в четырех ценозах доминантами были *D. polymorpha* и *D. bugensis*.

Приуроченность выделенных ценозов зообентоса к зонам локализации донных отложений определенного типа позволила установить ориентировочные границы их ареалов. Ценоз *Viviparus viviparus* (L.) + *D. polymorpha* / псаммореофильный (табл. 2) — наименьший по площади, распространен на прибрежных участках Припятского и Днепровского районов верхней части водохранилища с речным режимом проточности (рис. 4). Более 90% его биомассы формирует популяция *V. viviparus*, достигая у уреза воды 2—3 кг/м<sup>2</sup>. Кроме *D. polymorpha*, в группу субдоминантов по величине индекса плотности входят *Lithoglyphus naticoides* C. Pf., *Amesoda solida* (Norm.), *Sphaerastrium rivicola* (Lamarck) и *Tubifex newaensis* Mich. Всего ценоз насчитывает 31 вид макробеспозвоночных, среди которых преобладают организмы-фильтраторы, что, очевидно, обусловлено постоянным поступлением взвешенных органических веществ со стоком Днепра и Припяти.



## 2. Характеристика ценозов дрейссенид в зообентосе Киевского водохранилища

Ценозы	Численность, экз/м <sup>2</sup>	Биомасса*, г/м <sup>2</sup>	Количество видов	Площадь ценоза, км <sup>2</sup>
1. <i>V. viviparus</i> (L.) + <i>D. polymorpha</i> (Pall.) / псаммореофильный	6192	<u>2225,87</u> 15,29	31	14,33
2. <i>D. bugensis</i> (Andr.) + <i>Unio pictorum</i> (L.) / псаммопелофильный	4721	<u>2496,73</u> 14,52	34	89,17
3. <i>D. bugensis</i> + <i>D. polymorpha</i> / псаммопело-конхиофильный	8080	<u>1592,84</u> 12,02	22	238,86
4. <i>D. bugensis</i> + <i>Hypania invalida</i> (Grube) / псаммоконхиофильный	5864	<u>1488,71</u> 11,72	18	32,22

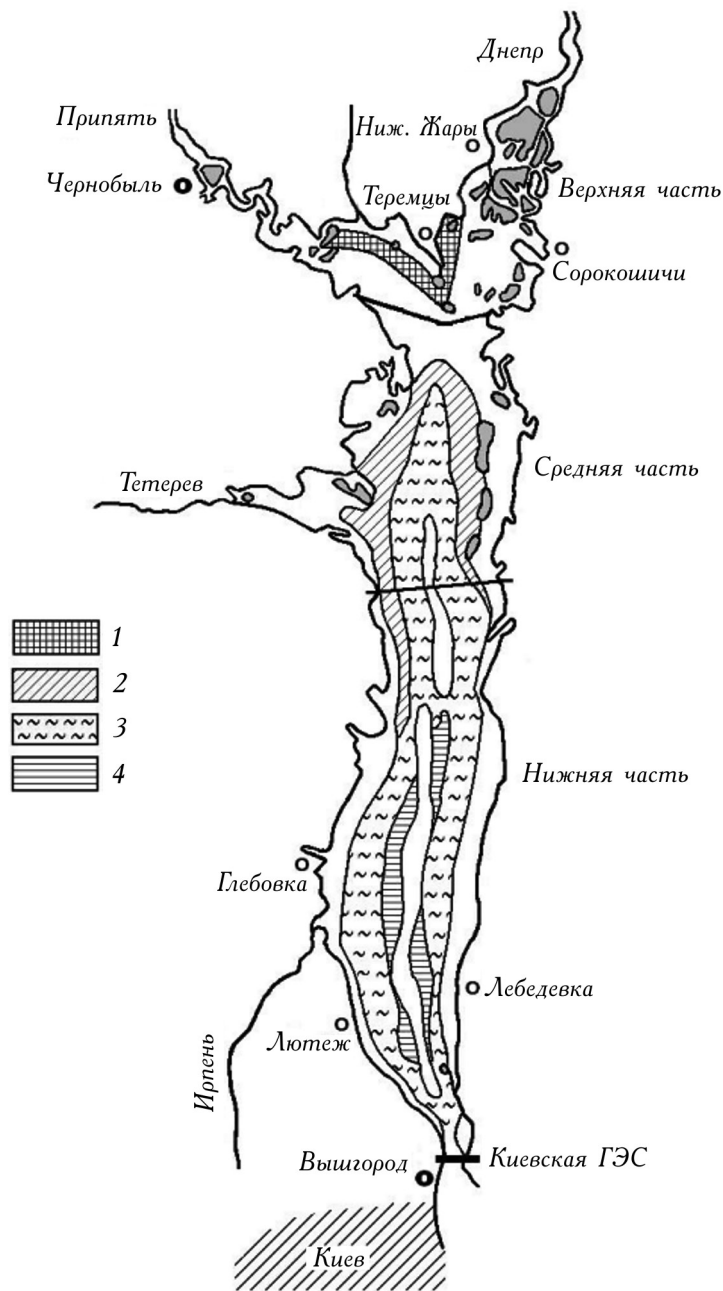
\* Над чертой — общая биомасса, под чертой — без учета моллюсков.

В средней части водохранилища, в условиях снижения проточности и постепенного заиления песчаного дна формируются ценозы типа «*D. bugensis*». Так, на акваториях с глубинами 2,0—4,0 м вдоль обоих берегов водохранилища расположился ценоз *D. bugensis* + *U. pictorum* / псаммопелофильный, насчитывающий 34 вида бентонтов (см. рис. 4). В число субдоминантов входят *V. viviparus*, *Unio tumidus* Philips., *D. polymorpha*, *L. naticoides*. Общая биомасса ценоза очень высокая (2,5 кг/м<sup>2</sup>) за счет дрейссены и нескольких видов унионид. Впрочем, и биомасса «мягкого» бентоса составляет значительную величину, формирующуюся главным образом олигохетами и личинками хирономид.

В этой зоне часто встречаются униониды, несущие на примакушечной части створок раковины дружки дрейссен с сопутствующими видами беспозвоночных, представляя собой своеобразную «индивидуальную» консорцию [11, 42, 47].

Организмы, представленные в таблице 3, сняты с особи *U. pictorum* массой 54 г, возраст которой по кольцам прироста оценен в 9—10 лет. При этом масса дрейссен составляет 42,644 г, что соответствует почти 80% массы детерминанта. Таким образом, даже такая значительная биомасса консортов не препятствует многолетней жизнедеятельности униониды. Доминантом этого микроценоза является *D. polymorpha* при чрезвычайно низкой численности особей *D. bugensis*, что типично для литоральных биотопов. Важным субдоминантом, как и вообще дрейссенных ценозов Киевского водохранилища, является гаммариды *Chaetogammarus ischnus*.

Анализ размерной структуры популяции *D. polymorpha* (табл. 4) показывает, что в ней представлены особи, по меньшей мере, четырех возрастных групп. Наиболее высока численность сеголеток (возраст 0+). Массовое размножение дрейссен в условиях Киевского водохранилища начинается в конце апреля при достижении температуры воды 12—15°C, и к концу июля,



4. Распределение ценозов зообентоса на акватории Киевского водохранилища: 1 — *V. viviparus* + *D. polymorpha* / псаммореофильный; 2 — *D. bugensis* + *U. pictorum* / псаммопелофильный; 3 — *D. bugensis* + *D. polymorpha* / псаммопелоконхиофильный; 4 — *D. bugensis* + *Hypania invalida* / пелопсаммоконхиофильный.

когда была взята эта проба, первые осевшие на субстрат моллюски могли достичь длины 6—8 мм. Однако в данной популяции особи этой размерной группы отсутствуют. Можно предположить, что именно в весенние месяцы,

3. Состав консорции «*Unio pictorum*» (глубина 1,2 м, слабо заиленный песок)

Таксоны	Количество, экз.	Масса, г
<i>Stylaria lacustris</i> (L.)	28	0,004
Aeolosomatidae gen sp.	360	0,030
Naididae gen sp.	250	0,025
<i>Unio pictorum</i> (L.)	1	54,000
<i>Dreissena polymorpha</i> (Pall.)	180	36,523
<i>D. bugensis</i> (Andr.)	8	6,121
<i>Theodoxus fluviatilis</i> (L.)	2	0,340
<i>Dikerogammarus villosus</i> (Sow.)	3	0,024
<i>Chaetogammarus ischnus</i> (Stebb.)	82	0,068
<i>Ecnomus tenellus</i> Ramb.	3	0,013
<i>Cricotopus</i> gr. <i>silvestris</i> Fabr.	4	0,001
<i>Endochironomus albipennis</i> Mg.	7	0,008
<i>Limnochironomus nervosus</i> (Staeg.)	6	0,003
<i>Glyptotendipes gripekoveni</i> Kieff.	4	0,003

на фоне половодья вследствие поступления на акваторию Киевского водохранилища паводковых высокогумифицированных вод Припяти и Днепра, сформировался неблагоприятный кислородный режим для воспроизводства дрейссен. Лишь в июне — начале июля, судя по размерам моллюсков, условия для размножения дрейссен улучшились. Значительное количество особей размерных групп 10—18 мм (возраст 1+, 2+) может свидетельствовать о том, что предыдущие два года были благоприятными для жизнедеятельности моллюсков. Следует отметить, что за годы исследований у *D. polymorpha* максимальная длина раковины составила 32 мм (возраст 4+, 5+) а у *D. bugensis* — 30 мм (возраст 4+, 5+).

В результате постоянного отмирания особей дрейссен старших возрастов и заморов в бентали формируется специфический грунтовый комплекс — ракушечниковые грунты со слоем раковин толщиной до 5—8 см. На этом биотопе третий из дрейссеновых ценозов — *D. bugensis* + *D. polymorpha* / псаммопелоконхиофильный — сформировался в средней и нижней частях Киевского водохранилища двумя полосами вдоль его медиали в диапазоне глубин 3,0—8,0 м (см. рис. 4). Этот самый большой по площади ценоз (около 240 км<sup>2</sup>) занимает 26% всей акватории водохранилища. В составе субдоминанта и второстепенных видов отмечены представители ряда высоких таксонов: *Hypania invalida*, *Limnodrilus hoffmeisteri* Clap., *Ch. ischnus*, *Dikerogammarus haemobaphes* (Eichw.), *Chironomus plumosus* (L.). Благодаря значительной площади ценоза и высокому уровню развития «мягкого» бентоса, в частности полихет, высших ракообразных, олигохет и хирономид (12,02 г/м<sup>2</sup>),

4. Структура популяции *Dreissena polymorpha* в консорции «*Unio pictorum*»

Длина, мм	Численность	Биомасса	Возраст
≤ 2	66	0,079	0+
2,1—4,0	35	0,063	
4,1—6,0	0	0	
6,1—8,0	0	0	
8,1—10,0	5	0,516	1+
10,1—12,0	16	3,424	
12,1—14,0	12	3,240	
14,1—16,0	18	6,552	2+
16,1—18,0	17	10,166	
18,1—20,0	5	4,310	3+
20,1—22,0	3	3,171	
22,1—24,0	3	5,003	

он составляет высокопродуктивную кормовую базу для промысловых бентоядных рыб.

Глубоководные акватории нижней части водохранилища вдоль затопленного русла Днепра занимает ценоз *D. bugensis* + *H. invalida* / пелопсаммоконхиофильный. Его биотоп сформировался отложениями серого и песчанистого ила с примесью раковин дрейссен. Особенностью этого ценоза является большое количество понто-каспийских видов — 7 из 18 (полихеты, гаммариды, корофииды).

Сравнение видовой структуры дрейссеновых ценозов Киевского водохранилища и некоторых водных объектов на территории Беларуси и России свидетельствует о существенных отличиях в составе субдоминантов. Так, в Киевском водохранилище в структуре этих ценозов встречаемость более 50% имеют *T. newaensis*, *Limnodrilus michaelsoni* Last., *L. hoffmeisteri*, *L. naticoides*, *Ch. ichnus*, *Ch. plumosus*, *Polypedilum nubeculosum* Mg., *Procladius ferrugineus* Rieff., *Limnochironomus nervosus*, *Ecnomus tenellus*.

В оз. Лукомском в эту группу входят *Erpobdella octoculata* (L.), *Lymnaea lagotis* (Schr.), *Gammarus lacustris* Sars, *Asellus aquaticus* L., *Pallasea quadrispinosa* Sars., *Athripsodes cinereus* Curt. [18]. В Учинском водохранилище в друзах дрейссен доминируют *L. hoffmeisteri*, *Microtendipes pedellus* (De Geer), *L. nervosus*, *Lauterborniella brachilabis* Edw. [45].

Широкое распространения ценозов дрейссенид в Киевском водохранилище и других водных объектах способствовало значительному обогащению кормовой базы бентоядных рыб. Так, особи *D. bugensis*, благодаря слабому прикреплению к субстрату, тонкостенности и хрупкости раковины,

могут успешно поедаться крупными особями язя, плотвы, густеры, леща [43]. В низовье Днепра сазан размером 48—54 см потребляет дрейссен всех размеров. Доля наиболее крупных моллюсков (21—28 мм) в пищевом комке была в 2—6 раз выше, чем в популяции [2]. Кроме того, ассоциированные в структуре ценозов дрейссен организмы «мягкого» бентоса имеют больший уровень развития, чем на дне вне поселений моллюсков [17, 18].

*Факторы, влияющие на распространение дрейссенид.* Основной причиной активной инвазии *D. bugensis* в водохранилища Днепра следует считать сближение физико-химических характеристик их водных масс с показателями нативного ареала — Днепровско-Бугского лимана: замедление скорости течения, постепенное заиление дна, повышение нижнего порога минерализации за счет главных ионов ( $\text{Ca}^{2+}$ ,  $\text{Mg}^{2+}$ ,  $\text{Na}^+ + \text{K}^+$ ,  $\text{SO}_4^{2-}$ ,  $\text{Cl}^-$ ) [9]. Ликвидирован эффект половодья, сопровождающегося снижением содержания ионов кальция — одного из главных лимитирующих факторов жизнедеятельности бугской дрейссены [29]. В 2—3 раза снизился показатель цветности воды, обусловленный наличием гумусовых веществ, отрицательно влияющих на развитие понто-каспийских беспозвоночных [12, 16, 27]. Так, в озерах Беларуси дрейссена не встречается при цветности, превышающей 110° по Pt-Co шкале [12].

Как показывает анализ научных публикаций, большое значение в реализации активной инвазии дрейссенид (в частности, *D. bugensis* в водохранилищах Днепра, Волги, других водных объектах Европы и даже Северной Америки) имеют физиологические аспекты пределов толерантности этих моллюсков к различным гидрохимическим и гидрофизическим факторам.

Существенная изменчивость показателей развития дрейссен в ценозах МЗБ Киевского водохранилища свидетельствует об отчетливо выраженной приуроченности *D. bugensis* к биотопам со значительными глубинами, что также отмечается во многих озерах и водохранилищах Европы и Северной Америки [50], что объясняют большей холодолюбивостью этого вида [37]. Однако такое мнение не вполне согласуется с данными о том, что в северной зоне ареала (водохранилища Волги) с низкими среднегодовыми температурами водных масс *D. bugensis* размножается один раз в 2—3 года, в отличие от *D. polymorpha*, которая размножается ежегодно [43]. Экспериментально также установлено, что зона теплового угнетения у *D. polymorpha* находится в пределах 28,2—28,4°C, а у *D. bugensis* этот показатель на один градус выше [4].

На основании материалов натурных исследований и лабораторных экспериментов, одни авторы приходят к выводу, что более оксифильной является *D. bugensis* [32], другие — *D. polymorpha* [14, 23]. При содержании *D. bugensis* в анаэробных условиях в течение трех суток при температуре 20°C гибели моллюсков не наблюдалось, а у *D. polymorpha* за тот же период погибло 60% особей [4]. В то же время после этого эксперимента у *D. bugensis* даже на 4-е сутки интенсивность дыхания была ниже нормы на 62%, а у *D. polymorpha* она восстановилась на третьи сутки. Имеется информация об устойчивости *D. polymorpha* к органическому и токсическому загрязнению

[21] с более полным, чем у *D. bugensis*, переходом на анаэробный обмен в условиях токсического загрязнения [8].

По данным А. Ф. Карпевич [19], *D. bugensis* более галофильна, чем *D. polymorpha*. Нижний порог содержания ионов  $\text{Ca}^{2+}$  для нормальной жизнедеятельности этого вида в 1,2—1,5 раза выше, чем для полиморфной дрейссены [29]. Однако также экспериментально установлено, что признаки солевого угнетения у дрейссен наступают уже при 1‰. При дальнейшем росте солености  $L_{50}$  у полиморфной дрейссены отмечено при 4,7‰, а у бугской — при 3,5‰ [4].

Одним из основных механизмов в формировании приспособительных реакций гидробионтов к изменению условий обитания является участие каротиноидов в различных метаболических процессах. Анализ содержания каротиноидов в тканях дрейссенид из водных объектов Азово-Черноморского бассейна с разным уровнем солености показал, что в тканях *D. polymorpha* содержится больше каротиноидов (2,5 мг/100 г массы тканей), чем у *D. bugensis* (1,9 мг/100 г массы тканей). Это может свидетельствовать о больших адаптационных возможностях речной дрейссены к изменениям уровня минерализации в местообитаниях, чем бугской, и ограничивать расселительный потенциал последней [55].

Важным фактором прогрессирующего вытеснения речной дрейссены бугской из общих поселений в водохранилищах является более высокая скорость роста *D. bugensis*. По данным экспериментальных исследований [44], *D. bugensis* в условиях природной концентрации сестонона растет значительно быстрее, чем *D. polymorpha*. В условиях Киевского водохранилища велигеры дрейссен в массе появляются в конце апреля. В конце ноября при понижении температуры воды до 5°C максимальная длина особей *D. polymorpha* возраста 0+ составляет 12—13 мм, а *D. bugensis* — 14—16 мм.

### Заключение

Активизация расселения гидробионтов в XX в. из нативных ареалов определяется прежде всего масштабным преобразованием гидрографической сети путем создания каналов, водохранилищ, изменивших сложившийся многовековой гидрологический и гидрохимический режим водных объектов, усилением транспортной эксплуатации водных артерий. Проведение мероприятий по интродукции кормовых для рыб беспозвоночных приводит к случайному заносу в трансформированные водоемы видов, не являвшихся объектами запланированных акклиматизационных мероприятий [33, 51, 53, 54].

В этом отношении ярким примером является расселение по каскадам водохранилищ Волги и Днепра, представляющих собой инвазионные коридоры, беспозвоночных понто-каспийского фаунистического комплекса. Особенно показательным было распространение на север по этим рекам моллюска *D. bugensis*, которое имело характер типичной инвазии (по предложенной нами трактовке этого термина [53]), поскольку этот моллюск специально никогда не интродуцировался.

Как известно, для акклиматизации отбирались виды ракообразных и моллюсков с широким экологическим спектром, что позволило бы им адаптироваться к условиям водоемов-реципиентов. Тем не менее, даже при таком отборе интродуцентов в ряде случаев акклиматизации не происходило [16, 19, 54]. В то же время у случайных вселенцев отмечалось успешное внедрение в структуру биоты новых водоемов и активное распространение [53].

Кроме известных экологических параметров, у инвазионных видов существуют и скрытые свойства, которые могут проявиться в процессе инвазии и обеспечить успешную акклиматизацию в не совсем, казалось бы, благоприятных условиях нового водного объекта [19]. Так, незначительные генетические отличия *D. rostriformis* и *D. bugensis* реализуются у последней уже на биохимическом и физиологическом уровнях в расширении экологических адаптаций к некоторым факторам среды. Именно эти адаптации позволили этому «молодому» в филогенетическом отношении виду [37] осуществить столь мощный инвазионный прорыв в пресноводные экосистемы не только Европы, но и Америки. В этом плане И. И. Николаев [33] приводит интересную мысль зоолога-эволюциониста Э. Майра [28] о том, что виды в процессе эволюции иногда проходят фазу резко повышенной экологической пластичности и быстрого расселения. Подобное предположение может объяснить определенную загадочность широкомасштабной инвазии *D. bugensis* в пресноводные водоемы.

Материалы многолетних исследований МЗБ Киевского и других водохранилищ Днепра свидетельствуют о том, что двустворчатый моллюск *D. polymorpha* до зарегулирования Днепра плотинами ГЭС имел ограниченное распространение с невысокими показателями развития. Лишь после создания водохранилищ этот моллюск получил оптимальные абиотические условия для распространения и в течение нескольких лет стал одним из самых массовых видов экосистем водохранилищ.

Второй вид дрейссенид — *D. bugensis* — начал освоение водохранилищ Днепра на 5—10 лет позже, чем *D. polymorpha*, чему способствовало сближение гидрохимических и гидрологических характеристик водохранилищ с экологическими условиями Днепровско-Бугского лимана — нативного ареала *D. bugensis*.

После создания Киевского водохранилища в бентосной подсистеме сформировались ценозы с преобладанием *D. polymorpha*, а в дальнейшем — и *D. bugensis* с чрезвычайно высокими показателями обилия, что составляет надежную кормовую базу для бентоядных рыб, особенно моллюскофагов.

Акваториальное распределение ценозов дрейссенид в Киевском водохранилище показывает, что ценозы с первым доминантом *D. bugensis* приурочены к большим глубинам (до 12 м) с преобладанием разновидностей илистых донных отложений. На мелководных биотопах с песчанистыми отложениями преобладающую долю имеют популяции *D. polymorpha*.

Ценозы дрейссенид Киевского водохранилища уязвимы к такому неблагоприятному явлению, как зимние заморы, периодически происходящие на этом водоеме и вызывающие гибель значительной части этих ценозов, полноценное восстановление структуры которых наблюдается только через 1—2 года. В резуль-

тате постоянного отмирания дрейссен в днепровских водохранилищах, в том числе и Киевском, формируется специфический комплекс — ракушечниковые донные отложения.

Распространение дрейссенид (и особенно экспансия *D. bugensis*) в водохранилищах Днепра полностью совпадает с аналогичным процессом в водохранилищах Волги, что дает основание считать явление инвазии *D. bugensis* закономерным процессом, сопровождающим смену лотических условий на лентические в комплексе гидрологических, гидрохимических и эдафических характеристик.

\*\*

*Встановлено, що Dreissena polymorpha масово розповсюдилась у Київському водосховищі лише через кілька років після його створення у 1965 р. Dreissena bugensis з'явилась у цій водоймі як типовий інвайдер на шість років пізніше, але поступово почала витісняти D. polymorpha, особливо на глибоководних біотопах. Головними чинниками масового розвитку дрейссенід (зокрема, D. bugensis) у Київському водосховищі є зближення гідрохімічних показників його водних мас та нижніх водосховищ Дніпровського каскаду, а також ефективні еколого-фізіологічні адаптації цих молюсків.*

\*\*

*It was established that Dreissena polymorpha spread massively in the Kiev reservoir only a few years after its creation in 1965. Dreissena bugensis appeared in this reservoir as a typical invader 6 years later, but gradually began to displace D. polymorpha, especially in deep-water biotopes. The main factors of the mass development of the Dreissenid (especially D. bugensis) in the Kiev reservoir are the convergence of the hydrochemical indicators of its water masses and the lower reservoirs of the Dnieper cascade, as well as the effective ecological and physiological adaptations of these mollusks.*

\*\*

1. Абіотичні компоненти екосистеми Київського водосховища / За ред. В. М. Тімченка. — К.: Логос, 2013. — 60 с.
2. Алексенко Т.Л. Моллюски Днепровско-Бугской устьевой области и их роль в питании рыб // Гидробиол. журн. — 2004. — Т. 40, № 1. — С. 50—62.
3. Андрусов Н.И. Ископаемые и живущие Dreissenidae Евразии // Тр. СПб об-ва естествоисп., отд. геол. и минерал. — 1897. — Т. 25. — 683 с.
4. Антонов П.И., Шкорбатов Г.Л. Эколого-физиологическая характеристика дрейссены нижнего течения Днепра // Вид в ареале: Биология, экология и продуктивность водных беспозвоночных. — Минск: Навука і техника, 1990. — С. 135—141.
5. Афанасьев С.А. Формирование гидробиоты речных систем на территории Украины в связи с историей гидрографической сети // Гидробиол. журн. — 2014. — Т. 50, № 5. — С. 3—14.
6. Бегова П.В., Колупаев Б.И. Использование моллюсков в биологическом мониторинге состояния водоемов // Экология. — 1998. — № 5. — С. 410—411.
7. Бенинг А.Л. Материалы по гидрофауне Камы // Работы Волжской биол. ст. — Саратов, 1928. — Т. IX, № 4—5. — С. 177—300.



8. Биргер Т.И., Маляревская А.Я., Арсан О.М. и др. Физиологические аспекты адаптации моллюсков к абиотическим и биотическим факторам среды, обусловленным синезелеными водорослями // Моллюски, их систематика и роль в природе: Автореф. докл. Сб. 5. — Л.: Наука, 1975. — С. 91—94.
9. Гидрология и гидрохимия Днепра и его водохранилищ / Под ред. М. А. Шевченко. — Киев: Наук. думка, 1989. — 216 с.
10. Дексбах Н.К. Распространение *Dreissena polymorpha* (Pallas) (Mollusca) в европейской части СССР и факторы, обуславливающие ее распространение // Бюл. МОИП. — 1935. — Т. 44, № 4. — С. 153—164.
11. Домбровский К.О. Значення дрейсени у формуванні індивідуальних консорцій // Вісн. Запорізьк. нац. ун-ту. — 2009. — № 2. — С. 29—39.
12. Дрейссена *Dreissena polymorpha* (Pall.) (Bivalvia, Dreissenidae). Систематика, экология, практическое значение. — М.: Наука, 1994. — 239 с.
13. Журавель П.О. Про стан деяких представників фауни Mollusca та Crustacea у водосховищі Дніпрогесу // Вісн. Дніпропетр. гідробіол. ст. — 1937. — Т. 2. — С. 149—160.
14. Журавель П.А. О расселении дрейсены бугской в искусственных водоемах // Гидробиол. журн. — 1967. — Т. 3, № 2. — С. 87—90.
15. Журавель П.А. О происхождении в Днепродзержинском водохранилище лиманно-каспийской фауны и перспективы увеличения там ее видового состава // Днепродзержинское водохранилище / Отв. ред. Г. Б. Мельников. — Днепропетровск: Днепропетр. гос. ун-т, 1971. — С. 119—128.
16. Иоффе Ц.И. Донная фауна водохранилищ Волжского каскада и ее обогащение // Волга—1. Проблемы изучения и рационального использования биологических ресурсов водоемов: Материалы Первой конф. по изучению водоемов бассейна Волги. — Куйбышев: Куйбышев. книжн. изд-во, 1971. — С. 128—134.
17. Истомина А.М. Влияние распространения моллюсков семейства Dreissenidae на продуктивность макрозообентоса Воткинского водохранилища // Современные проблемы водохранилищ и их водосборов. Т. 3. Геоэкология и водная экология: Тр. Междунар. науч.-практ. конф., 28—30 мая 2013 г., г. Пермь, Россия. — Пермь: Изд-во Перм. гос. нац. исслед. ун-та, 2013. — С. 115—118.
18. Каратаев А.Ю., Тищиков Т.М., Каратаева И.В. Население друз *Dreissena polymorpha* (Pallas) как специфическое сообщество донных животных // Биол. внутр. вод: Информ. бюл. — 1983. — № 6. — С. 18—21.
19. Карпевич А.Ф. Теория и практика акклиматизации водных организмов. — М.: Пищ. пром-сть, 1975. — 432 с.
20. Каховське водоймище. Гідробіологічний нарис / Відп. ред. Я. Я. Цееб. — К.: Наук. думка, 1964. — 304 с.
21. Качалова О.Л. Моллюски и олигохеты как показатели сапробности рек Латвийской ССР // Теория и практика биологического самоочищения загрязненных вод. — М.: Наука, 1972. — С. 169—172.
22. Киевское водохранилище. Гидрохимия, биология, продуктивность / Отв. ред. Я. Я. Цееб, Ю. Г. Майстренко. — Киев: Наук. думка, 1972. — 460 с.

23. Коновець І.М., Маргаревич М.Г., Баширова І.М. Порівняння температурної резистентності *Dreissena polymorpha* та *Dreissena bugensis* за умов їх адаптації до підвищеної температури води // Біорізноманіття та роль тварин в екосистемах: Матеріали VII Міжнар. наук. конф. — Дніпропетровськ: Ліра, 2015. — С. 82—83.
24. Коротун М. Донна фауна р. Десни // Тр. Гідробиол. ст. Акад. наук УРСР. — 1937. — № 13. — С. 37—57.
25. Кузьменко М.И. Радиозкологические проблемы водоемов Украины // Гидробиол. журн. — 1998. — Т. 34, № 6. — С. 95—119.
26. Лазарева В.И., Копылов А.И., Пырина И.Л. и др. Отклик планктона Рыбинского водохранилища на динамику североатлантического колебания (North Atlantic oscillation — NAO) // Современные проблемы водохранилищ и их водосборов. Т. 3. Геоэкология и водная экология: Тр. Международ. науч.-практ. конф., 28—30 мая 2013 г., г. Пермь, Россия. — Пермь: Изд-во Перм. гос. нац. исслед. ун-та, 2013. — С. 145—150.
27. Лубянов И.П. Вопросы экологии моллюсков Днепродзержинского и Днепровского водохранилищ // Моллюски. Вопросы теоретической прикладной малакологии: Второе совещ. по изучению моллюсков, 8—12 февр. 1965 г., г. Ленинград: тез. докл. Сб. 2. — Л.: Наука, 1965. — С. 83—85.
28. Майр Э. Популяции, виды и эволюция. — М.: Мир, 1974. — 460 с.
29. Мартемьянов И.И. Пороговые концентрации катионов во внешней среде, определяющие границы распространения *Dreissena polymorpha* и *Dreissena bugensis* в пресных водоемах // Дрейссениды: эволюция, система, экология: 2 Международ. шк.-конф., 11—15 нояб. 2013 г., пос. Борок, Россия: лекции и материалы докл. — 2013. — С. 80—83.
30. Методи гідроекологічних досліджень поверхневих вод / За ред. В. Д. Романенка. — К.: ЛОГОС, 2006. — 408 с.
31. Мордухай-Болтовской Ф.Д. Каспийская фауна в Азово-Черноморском бассейне. — М.;Л.: Изд-во АН СССР, 1960. — 288 с.
32. Мороз Т.Г. Макрозообентос лиманов и низовьев Северо-Западного Причерноморья. — Киев: Наук. думка, 1993. — 188 с.
33. Николаев И.И. Некоторые аспекты экологии стихийного расселения гидробионтов // Итоги и перспективы акклиматизации кормовых беспозвоночных в рыбохозяйственных водоемах: Сб. науч. тр. ГосНИОРХ — 1985. — Вып. 232. — С. 81—89.
34. Новский В.А. Находка *Dreissena polymorpha* в четвертичных слоях Рыбинского района Ярославской области // Бюлл. Ин-та биол. водохранилищ АН СССР. — 1960. — № 8—9. — С. 28—29.
35. Оливари Г.А. Закономерности изменения бентоса Днепра в связи с регулированием его стока // Гидробиологический режим Днепра в условиях зарегулированного стока. — Киев: Наук. думка, 1967. — С. 291—311.
36. Оливари Г.А. Макрозообентос Киевского водохранилища // Киевское водохранилище. Гидрохимия, биология, продуктивность. — Киев: Наук. думка, 1972. — С. 364—388.

37. Орлова М.И. Турриот Т.У., Протасов А.А. и др. Основные причины сходства и различий инвазий двух родственных видов на примере *Dreissena bugensis* и *Dreissena polymorpha* (Dreissenidae, Bivalvia) // Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах / Отв. ред. А. Ф. Алимов, Н. Г. Богущая. — М.;СПб.: Тов-во науч. изд. КМК, 2004. — С. 130—155.
38. Плигин Ю.В. Расширение ареала *Dreissena bugensis* (Andr.) // Моллюски. Основные результаты их изучения: Шестое всесоюз. совещ. по изучению моллюсков, 7—9 февр. 1979 г., г. Ленинград: Автореф. докл. Сб. шестой. — Л.: Наука, 1979. — С. 222—224.
39. Плігін Ю.В., Беляєв В.Є., Каленіченко К.П. та ін. Вплив гострої гіпоксії на стан макрзообентосу Київського водосховища взимку 2009—2010 рр. / Гол. ред. В. К. Хільчевський // Гідрологія, гідрохімія і гідроекологія. — К.: Обрії, 2011. — Т. 1 (22). — С. 165—173.
40. Плигин Ю.В., Матчинская С.Ф. Макрзообентос // Гидроэкологические последствия аварии на Чернобыльской АЭС. — Киев: Наук. думка, 1992. — С. 116—123.
41. Поліщук В.В. Гідрофауна Верхнього Дніпра і особливості її розвитку влітку 1972 р. // Гідробіологічні дослідження водойм України: матеріали V наук. конф. — К.: Наук. думка, 1976. — С. 62—95.
42. Протасов А.А. О роли дрейссенид в гидрозкосистемах // Дрейссениды: эволюция, система, экология: Лекции и материалы докл. Второй междунар. шк.-конф., 11—15 нояб. 2013 г., пос. Борок, Россия. — 2013. — С. 36—48.
43. Пряничникова Е.Г. Структурно-функциональные характеристики дрейссенид Рыбинского водохранилища: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Борок, 2012. — 21 с.
44. Пряничникова Е.Г., Щербина Г.Х. Сравнение скоростей фильтрации моллюсков *Dreissena polymorpha* (Pall.) и *Dreissena bugensis* (Andr.) в эксперименте // Биологические ресурсы пресных вод: беспозвоночные. — Рыбинск, 2005. — С. 278—290.
45. Соколова Н.Ю., Извекова Э.Н., Львова А.А., Сахарова М.И. Состав, распределение и сезонная динамика численности и биомассы бентоса // Бентос Учинского водохранилища. — М., 1980. — С. 7—23.
46. Старобогатов Я.И. Фауна моллюсков и зоогеографическое районирование континентальных водоемов земного шара. — Л.: Наука, 1970. — 372 с.
47. Харченко Т.А., Зорина-Сахарова Е.Е. Консорции двустворчатых моллюсков литорали равнинного водохранилища как структурно-функциональная совокупность гидробионтов // Гидробиол. журн. — 2000. — Т. 36, № 5. — С. 9—19.
48. Юришинец В.И. Кто и что скрывается под видовыми названиями *Dreissena polymorpha* и *Dreissena bugensis*? // Вісн. Житомир. пед. ун-ту. — 2002. — Вип. 10. — С. 41—42.
49. Karnaukhov V.N. The role of filtrator mollusks rich in carotenoid in the self-cleaning of fresh waters // Human Impacts Life in Fresh Waters. — Budapest, 1979. — P. 151—167.

50. Mills E., Rosenberg G., Spidle A. et al. A Review of the Biology and Ecology of the Quagga Mussel (*Dreissena bugensis*) a Second Species of Freshwater Dreissenid Introduced to North America // Amer. Zool. — 1996. — 36, N 3. — P. 271—286.
51. Pligin Yu.V. Long-Term Changes in the Composition and in the Quantitative Indices of the Development of Macrozoobenthos of the Kiev Reservoir // Hydrobiol. J. — 2009. — Vol. 45, N 1. — P. 16—31.
52. Pligin Yu.V. Realization of Conceptual Dualism in Biocenology by Example of Zoobenthos of the Lowland Reservoir // Ibid. — 2012. — Vol. 48, N 5. — P. 3—18.
53. Pligin Yu.V., Matchinskaya S.F., Zheleznyak N.I., Linchuk M.I. Long-Term Distribution of Alien Species of Macroinvertebrates in the Ecosystems of the Dnieper Reservoirs // Ibid. — 2014. — Vol. 50, N 2. — P. 3—17.
54. Pligin Yu.V., Yemelyanova L.V. Acclimatization of Caspian Invertebrates in Dnieper Reservoirs // Ibid. — 1989. — Vol. 25, N 1. — P. 1—9.
55. Saenko E.M., Nebesikchina N.A. Comparative analysis of carotenoids of mollusks from different biotopes // Probleme actuale ale protectiei si valorificarii durabile a diversitatii lumii animale, conf. (6; 2007; Chisinau) // Materiale Conf. A 6-a a Zoologilor din Rep. Moldova / Col. Red.: I. Toderas, A. Munteanu, L. Ungureanu — Ch.: S. n., 2007 (Bons Offices SRL) — P. 181—182.