

УДК 574.52

**ХАРАКТЕРИСТИКА СОСТОЯНИЯ ПОПУЛЯЦИИ ЮЖНОГО ИНВАЗИВНОГО ВИДА  
DREISSENA POLYMORPHA (PALLAS) В ИВАНЬКОВСКОМ ВОДОХРАНИЛИЩЕ**

© 2024 г. Л.П. Федорова\*, Д.А. Гвоздарев\*\*, В.О. Полянин\*

\*Институт водных проблем РАН

Россия, 119333, г. Москва, ул. Губкина, д. 3. E-mail: ludmila-54f@mail.ru

\*\*Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства  
и океанографии, филиал по пресноводному рыбному хозяйству

Россия, 141821, Московская обл., Дмитровский городской округ, пос. Рыбное, д. 40А

Поступила в редакцию 21.12.2023. После доработки 01.02.2024. Принята к публикации 01.03.2024.

В 2018-2022 гг. в Иваньковском водохранилище были проведены исследования состояния инвазивного вида *Dreissena polymorpha* (Pallas), получены количественные показатели развития личиночной и дефинитивной стадий моллюска во всех плесах водохранилища в разные сезоны, показана межгодовая динамика их численности, пространственное распределение.

Южный инвазивный вид *Dreissena polymorpha* (Pallas) в Иваньковском водохранилище вполне успешно адаптировался и существует длительное время в условиях низкой минерализации воды и стабильно формирующегося летнего дефицита растворенного кислорода в придонных горизонтах воды, который обусловил смещение зоны обитания дрейссены на глубину до 4 м; в иловых биотопах моллюск не встречался. На расширение ареала обитания южного вида-вселенца *D. polymorpha* до водоемов северных регионов влияет потепление климата, которое удлиняет процесс размножения моллюска. В настоящее время сроки прекращения нереста дрейссены в верхневолжских водохранилищах приближаются к таковым в южных водоемах. Серьезной угрозой экосистеме Иваньковского водохранилища, связанной с климатическими изменениями, может стать усиление процесса эвтрофикации.

В целом популяция дрейссены (взрослые моллюски + велигеры) играет значительную роль в процессе самоочищения водохранилища.

**Ключевые слова:** Иваньковское водохранилище, инвазивный вид, *Dreissena polymorpha*, велигеры, численность.

**DOI:** 10.24412/1993-3916-2024-3-147-154

**EDN:** ZIDJXD

Многие исследования (Антонов, 2000, 2008; Бурлакова, 1998; Дрейссена ..., 1994; Дрейссениды, 2013; Травина и др., 2020; Травина, 2023; Дудакова, Светов, 2021), связанные с распространением инвазивного вида *Dreissena polymorpha* (Pallas) в различных водных объектах показали, что южный моллюск-вселенец обладает высокой плодовитостью и мощными адаптивными способностями, позволяющими ему формировать значительные популяции и расширять ареал, заселяя новые местообитания. Основными факторами, определяющими распространение и плотность популяций дрейссены, являются температура воды, уровень pH, концентрации кислорода и кальция. Установлено, что моллюск не переносит даже умеренной гипоксии, может обитать при температуре окружающей среды в пределах 0-30°C, а при температуре менее 10°C его рост и развитие прекращаются (Karatajev et al., 1998, 2007, 2010). В местах скопления моллюска меняется структура сообществ донных организмов и формируются специфические биоценозы *Dreissena polymorpha*, улучшается качество воды в связи с ее фильтрационной деятельностью. Результаты изучения дрейссены и ее личиночной стадии, как важных компонентов планктонных и донных сообществ Иваньковского водохранилища, отражены в ряде публикаций (Лазарева и др., 2014; 2018; Перова и др., 2018; Столбунова, 2013), где уделено внимание количественным характеристикам развития личиночной стадии, ее пространственного распределения в водоеме, а также роли велигеров в структуре популяции зоопланктона.

В настоящее время в меняющихся климатических условиях важно дальнейшее изучение особенностей жизнедеятельности *Dreissena polymorpha* и ее личиночной стадии в Ивановском водохранилище, что может послужить дополнением к имеющимся сведениям по экологии этого южного моллюска и его роли в экосистеме водоема.

Цель наших исследований – оценить уровень развития популяции дрейссены речной, а также рассмотреть сезонную динамику численности и пространственного распределения велигеров в Ивановском водохранилище в 2018-2022 гг.

### Материалы и методы

Для изучения локальных поселений дрейссены, многолетней динамики ее численности и биомассы, а также размерного состава популяции в 2018-2022 гг. в течение вегетационных периодов (май-июль-октябрь) был собран материал в четырех плесах Ивановского водохранилища – Верхневолжском, Средневолжском, Нижневолжском и Шошинском в районах затопленной поймы с глубиной 3-4 м и грунтами, представленными заиленным песком или песком с примесью гальки и ракушечника; в глубоководной зоне водохранилища на иловых биотопах дрейссена речная не встречалась, что согласуется с результатами исследований других авторов (Перова и др., 2018).

Для отбора проб зообентоса использовали дночерпатель Петерсена с площадью захвата  $1/40 \text{ м}^2$ , по 2 выемки грунта на каждой станции, пробы промывали через газ № 23. Для получения сравнительных данных работы по сбору материала проводились в одних и тех же районах в синхронные периоды наблюдений. С учетом недостаточной уловистости дночерпателя (случайность попадания или непадения на скопления дрейссены) дополнительно моллюсков собирали с помощью драги – протяжки с катера на заданной глубине. Численность дрейссены определяли подсчетом особей в каждой пробе с перерасчетом на единицу площади ( $1 \text{ м}^2$ ). На основании литературных данных (Бурлакова, 1998; Протасов, 2008) промером раковин моллюсков были определены размерно-возрастные группы. Параллельно, включая глубоководные участки, отбирали зоопланктон сетью Джеди из газ-сита № 49 от дна до поверхности, все пробы фиксировались в 4% формалине; всего было собрано 255 проб зоопланктона и 273 зообентоса. Сбор и камеральная обработка материала осуществлялись по общепринятым методикам (Методические ..., 1983).

Следует отметить, что в задачи исследования не входило специальное изучение личинок дрейссены с идентификацией стадий их развития от D-образного велигера до педивелигера; учитывалось общее количество личинок как часть планктонного сообщества. Подсчет численности велигеров в пробах зоопланктона, выявление их сезонной и межгодовой динамики были необходимы при оценке состояния популяции дрейссены речной в Ивановском водохранилище, поскольку расселение и существование этого моллюска в целом обусловлено процессом размножения.

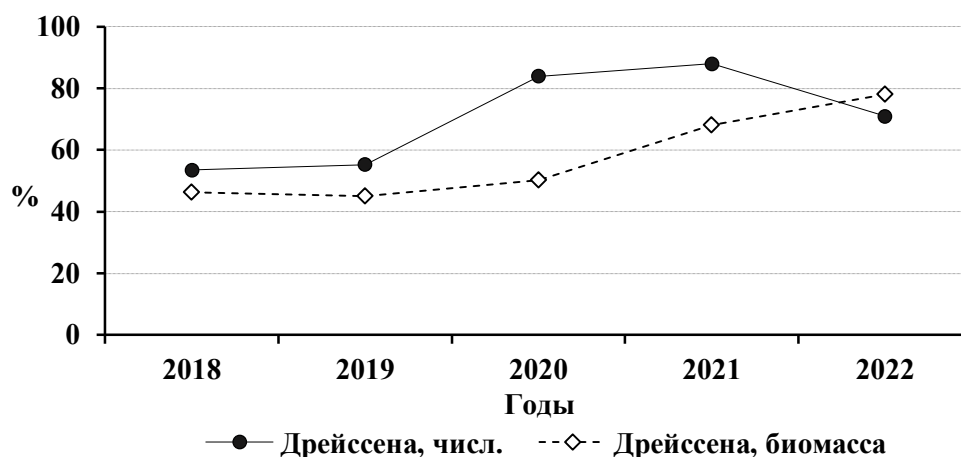
### Результаты и обсуждение

Установлено, что в Ивановском водохранилище в настоящее время обитает дрейссена речная, а бугская дрейссена не обнаружена (Перова и др., 2018). Это обусловлено тем, что вода в водохранилище характеризуется как слабоминерализованная, а бугская дрейссена менее устойчива к воде с низкой минерализацией по сравнению с речной дрейссеной, т.е. их расселение в пресные водоемы лимитируется содержанием в водной среде кальция, что доказано экспериментально (Мартемьянов, 2013). Низкая минерализация воды стала определяющим фактором развития в Ивановском водохранилище и дрейссены речной, количественные показатели которой значительно отличаются от таковых в других волжских водохранилищах, например, в Рыбинском, где численность дрейссены полиморфной с единицы площади достигала  $3050 \text{ экз./м}^2$ , а биомасса –  $3806.87 \text{ г/м}^2$  (Пряничникова, 2012), в то время как в Ивановском водохранилище аналогичные показатели в среднем на порядок ниже.

Поселения дрейссены речной в Ивановском водохранилище отмечены на глубине 3.0-4.0 м, которая по результатам собственных многолетних наблюдений была определена как зона обитания моллюска. На основе типизации хорологической структуры поселений дрейссены (Протасов, 2008), были выявлены их преобладающие типы – «щетки» и друзы, характеризующиеся одно- и двухъярусным прикреплением как к субстрату (камни, крупные моллюски, древесные остатки), так и друг к другу. Биомасса дрейссены в таких образованиях достигала сотен граммов на единицу

площади ( $\text{м}^2$ ). Максимальные для Иваньковского водохранилища значения численности и биомассы моллюска были получены в Верхневолжском плесе, где в среднем за вегетационный период в разные годы эти показатели варьировали от 167 до 780 экз./ $\text{м}^2$  и от 163.5 до 492.6 г/ $\text{м}^2$  соответственно. В других волжских плесах наблюдалась большая межгодовая изменчивость показателей численности и биомассы дрейссены: в Средневолжском – от 28 до 438 экз./ $\text{м}^2$  и от 18.8 до 336.2 г/ $\text{м}^2$ , в Нижневолжском – от 18 до 689 экз./ $\text{м}^2$  и от 15.5 до 91.3 г/ $\text{м}^2$ . В мелководном Шошинском плесе с мощными иловыми отложениями и летним дефицитом растворенного кислорода в придонном слое воды развитие дрейссены было незначительным – 51 экз./ $\text{м}^2$  и 51.4 г/ $\text{м}^2$  в среднем за период наблюдений. В отдельные годы в весенний и летний сезоны в Шошинском плесе в уловах отмечены единичные экземпляры дрейссены или наблюдалось полное ее отсутствие. С 2018 года численность популяции дрейссены речной в водохранилище возрастала и к 2020-2021 гг. достигла 84-88% от общего количества моллюсков; в 2022 году произошло небольшое снижение до 71% (рис. 1), при этом доля дрейссены в общей биомассе моллюсков за период наблюдений увеличилась за счет большего числа особей 3-4-летнего возраста размером 20-25 мм.

Летом (июль), в период наиболее благоприятных условий для роста и размножения дрейссены, в ее локальных поселениях по всему водохранилищу отмечалось до 6-7 размерных групп. В основном моллюски в сборах были представлены молодыми особями от стадии осевших велигеров до размера 5 мм и размерными группами от 10 до 30 мм, что свидетельствовало о ежегодном пополнении популяции молодью и ее росте. Исключением был жаркий 2021 год, когда в летних пробах отсутствовали ювенильные формы, а также годовики по 6-10 и 10-15 мм соответственно (рис. 2), при этом в планктоне численность велигеров достигала  $11.0 \pm 2.50$  тыс.экз./ $\text{м}^3$  в среднем по водохранилищу, что можно объяснить более поздними сроками оседания поствелигеров и дальнейшего роста моллюсков. Наличие в вегетационный период следующего 2022 года размерных групп дрейссены от  $\leq 5$  мм и до особей 10-15 мм свидетельствует об их успешной «зимовке». За время наблюдения в незначительном количестве зафиксированы моллюски размером от 30 мм в возрасте 5 лет и более: особи такой размерно-возрастной группы были отмечены только в 2018 и 2022 гг., их доля в диапазоне зафиксированных размерных групп составила менее 3% (рис. 2). В некоторых районах водохранилища были обнаружены танатоценозы, в которых основная масса отмерших моллюсков как раз и была размером 30-32 мм. Подобная картина элиминации моллюсков старших возрастных групп наблюдалась в Рыбинском (Пряничникова, 2012), Каневском (Протасов, 2008) и Саратовском (Антонов, 2000) водохранилищах, чему, возможно, способствует недостаток биотических и абиотических компонентов окружающей водной среды, необходимых для обеспечения жизнедеятельности крупных моллюсков.



**Рис. 1.** Доля *Dreissena polymorpha* (%) в общей численности и биомассе моллюсков за период 2018-2022 гг.

Известно, что процесс размножения дрейссены продолжается на протяжении всего вегетационного периода, что обусловлено различными сроками полового созревания особей

в популяции и колебаниями температуры в зоне обитания моллюска, т.к. при температуре ниже оптимальной моллюск заканчивает нерест. В Ивановском водохранилище за время наблюдений велигеры встречались с мая по октябрь. Оптимальные значения температуры воды для размножения дрейссены отмечались в III декаде мая в Верхневолжском и Шошинском плесах ежегодно кроме 2020 г.; в Средневолжском плесе – в 2018-2019 гг.; в Нижневолжском плесе – только в 2018 г. Максимальными значениями численности велигеров в период нереста дрейссены в среднем по водохранилищу отличался 2018 год за счет Нижневолжского и Шошинского плесов, где их численность составляла  $13.5 \pm 0.71$  и  $15.2 \pm 1.07$  тыс.экз./м<sup>3</sup> соответственно (табл.). Отсутствие в мае личинок дрейссены на участках с низкими температурами объясняется сдвигом начала нереста моллюска на более поздние сроки (июнь), а вот причины отсутствия велигеров весной на участках поселений дрейссены при оптимальных температурах (12.0-15.3°C), показателях растворенного кислорода (в среднем  $7.0 \pm 0.22$ ) и рН (в среднем  $7.86 \pm 0.20$ ) в придонном слое воды пока неясны.

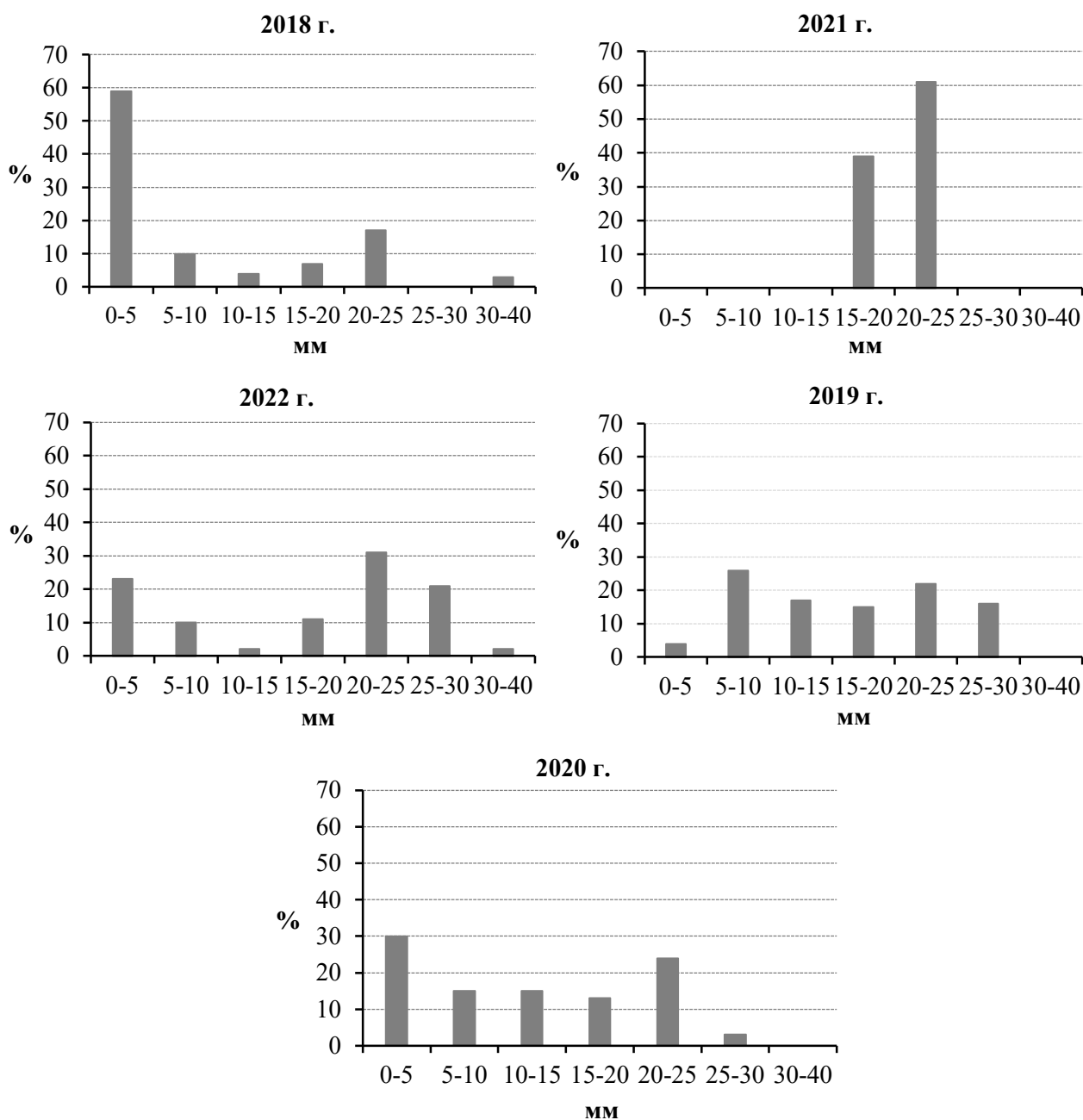


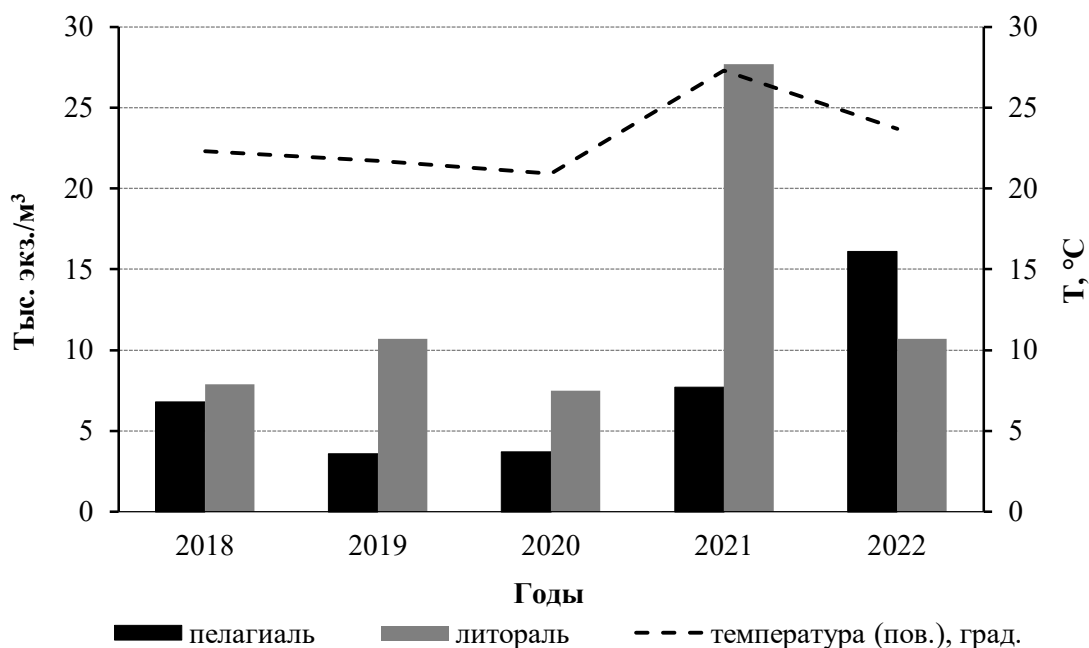
Рис. 2. Доля размерных групп *Dreissena polymorpha* по годам (лето), %.

**Таблица.** Динамика численности велигеров ( $N$  тыс.экз./м<sup>3</sup>) в период нереста *Dreissena polymorpha* (весна) в среднем по плесам.

Год	Плесы							
	Верхневолжский		Средневолжский		Нижневолжский		Шошинский	
	$T_{\text{дно}}^{\circ\text{C}}$	$N$	$T_{\text{дно}}^{\circ\text{C}}$	$N$	$T_{\text{дно}}^{\circ\text{C}}$	$N$	$T_{\text{дно}}^{\circ\text{C}}$	$N$
2018	16.6	–	15.7	$3.8 \pm 0.67$	13.4	$13.5 \pm 0.71$	16.9	$15.2 \pm 1.07$
2019	14.9	–	13.7	–	11.4	$0.4 \pm 0.0$	15.8	$8.6 \pm 1.43$
2020	11.5	–	11.1	–	11.1	–	11.0	–
2021	15.3	–	11.0	$0.1 \pm 0.0$	10.7	–	15.1	–
2022	12.7	–	11.3	–	11.1	–	12.0	–

**Примечания к таблице:** прочерк – организмы не обнаружены.

По нашим наблюдениям, в июле велигеры дрейссены встречались на всей акватории водохранилища, межгодовая динамика их численности в пространственном (горизонтальном) отношении показала, что максимальных значений в среднем по водохранилищу (от  $7.5 \pm 1.71$  до  $27.7 \pm 6.30$  тыс.экз./м<sup>3</sup>) она достигала в литорали с глубинами до 2.5 м., и лишь в июле 2022 года численность велигеров преобладала в пелагиали –  $16.1 \pm 3.53$  (рис. 3).



**Рис. 3.** Распределение численности велигеров между пелагиалью и литоралью за период 2018-2022 гг.

Сезонная динамика численности велигеров соответствовала общей закономерности развития дрейссены: в летний период при хорошем прогреве воды она достигала максимальных за вегетационный период значений, весной (исключение – 2018 г.) и осенью численность велигеров была невысокой. В волжских плесах водохранилища межгодовые колебания численности личинок дрейссены в летний период достигали 2-87 раз, в Шошинском плесе – 2-8 раз, что зависело от численности моллюсков и их репродуктивного процесса в локальных поселениях, погодных условий конкретного года наблюдений, а также от стабильно образующегося в водохранилище летнего недостатка растворенного кислорода до  $2.0\text{-}0.6$  мгО<sub>2</sub>/дм<sup>3</sup> (Лазарева и др., 2013, 2018; Гречушникова и др., 2023) в придонном слое воды. К концу вегетационного периода (в сентябре – начале октября) со снижением придонной температуры нерест дрейссены в водохранилище прекращался. В среднем

за вегетационный период в разные годы доля ее личинок в общем количестве планктонных организмов достигала 6-15%.

По имеющимся в литературе данным, в некоторых водоемах северной части Европейской России сдвиг сроков окончания нереста дрейссены на конец октября-ноябрь связан с потеплением климата. По материалам, опубликованным Росгидрометом (Доклад ..., 2023), потепление наблюдается на всей территории России, скорость роста температуры приземного воздуха ( $^{\circ}\text{C}/10$  лет) с 1976 по 2022 гг. в центре и на севере европейской части России составил за год  $0.53^{\circ}\text{C}$  (зимой –  $0.66^{\circ}\text{C}$ , весной –  $0.42^{\circ}\text{C}$ , летом и осенью – по  $0.52^{\circ}\text{C}$ ). Например, в Рыбинском водохранилище (Лазарева и др., 2013) окончание нереста дрейссены происходит в октябре, что близко к таковому в южных регионах. Результаты наших наблюдений показали, что к концу октября (III декада) 2018 и 2020 гг. в Иваньковском водохранилище велигеры отмечены в незначительном количестве – не более  $0.5 \pm 0.01$  тыс. экз./ $\text{м}^3$  только в Нижневолжском и Шошинском плесах (рис. 4).

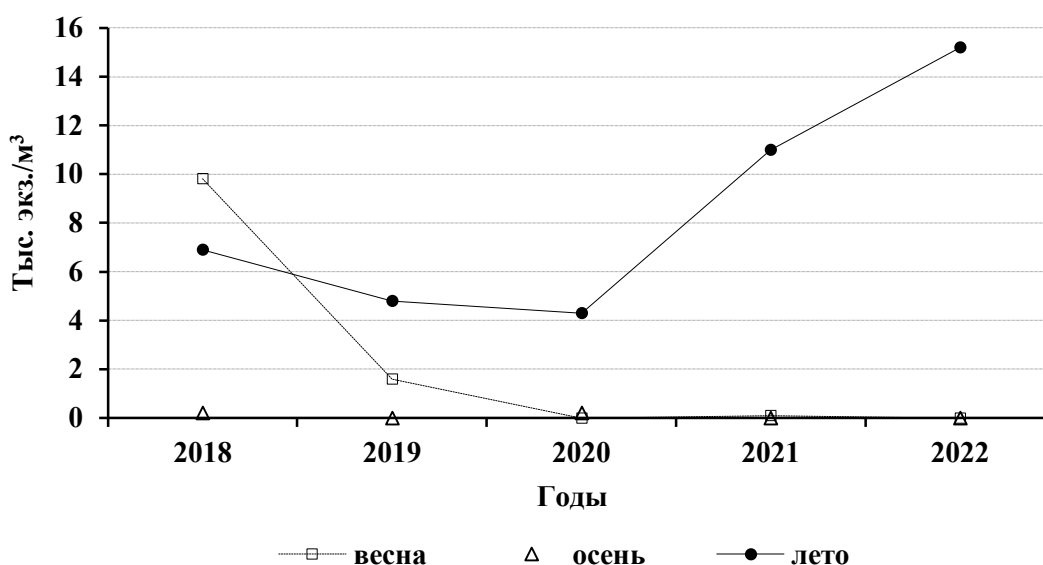


Рис. 4. Распределение численности велигеров дрейссены по сезонам за период 2018-2022 гг.

### Выводы

Южный инвазивный вид *Dreissena polymorpha* (Pallas) в Иваньковском водохранилище вполне успешно адаптировался и существует длительное время в условиях низкой минерализации воды и стабильно формирующегося летнего дефицита растворенного кислорода в придонных горизонтах воды, который обусловил смещение зоны обитания дрейссены на глубину до 4 м; в иловых биотопах моллюск не встречался. На расширение ареала обитания южного вида-вселенца *D. polymorpha* до водоемов северных регионов влияет потепление климата, которое удлиняет процесс размножения моллюска. В настоящее время сроки прекращения нереста дрейссены в верхневолжских водохранилищах приближаются к таковым в южных водоемах. Серьезной угрозой экосистеме Иваньковского водохранилища, связанной с климатическими изменениями, может стать усиление процесса эвтрофикации. В таких условиях огромное значение имеет фильтрационная деятельность дрейссены, приводящая к деэвтрофикации водоема, которая снижает концентрацию в воде взвешенных органических веществ.

По результатам полевых исследований ранее мы дали оценку фильтрационной активности моллюска и сделан расчет за 2018-2021 гг., показавший, что обитающие в Иваньковском водохранилище дрейссениды способны профильтровать до 1.3 его объема за вегетационный период (Федорова, Полянин, 2023). Велигеры дрейссены также являются фильтраторами и участвуют в снижении концентрации кормового сестона в воде наряду с другими фильтраторами планктона. В целом популяция дрейссены (взрослые моллюски + велигеры) играет значительную роль в

процессе самоочищения водохранилища.

*Финансирование.* Работа выполнена в рамках темы госзадания Института водных проблем РАН № FMWZ-2022-0002 «Исследования геоэкологических процессов в гидрологических системах суши, формирования качества поверхностных и подземных вод, проблем управления водными ресурсами и водопользованием в условиях изменений климата и антропогенных воздействий».

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Антонов П.И. 2000. Особенности формирования и динамика популяции моллюска *Dreissena* в Саратовском водохранилище // Известия Самарского научного центра РАН. Т. 2. № 2. С. 268-273.
- Антонов П.И. 2008. Биоинвазийные организмы в водоемах Средней Волги. Результаты научных исследований // Самарская Лука. Т. 17. № 3 (25). С. 500-517.
- Бурлакова Л.Е. 1998. Экология моллюска *Dreissena polymorpha* (Pallas) и его роль в структуре и функционировании водных экосистем. Автореф. дисс. ... к.б.н. Минск. 18 с.
- Гречушникова М.Г., Ломова Д.В., Ломов В.А., Кременецкая Е.Р., Григорьева И.Л., Комиссаров А.Б., Федорова Л.П. 2023. Пространственно-временные различия гидроэкологических характеристик Ивановского водохранилища в годы с различными погодными условиями // Водные ресурсы. Т. 50. № 1. С. 81-89.
- Доклад об особенностях климата на территории Российской Федерации за 2022 год. 2023 [Электронный ресурс: <http://www.meteorf.ru> (дата обращения 03.02.2024)].
- Дрейссена, *Dreissena polymorpha* (Pall.) (Bivalvia, Dreissenidae). 1994 // Систематика, экология и практическое значение. М.: Наука. 240 с.
- Дрейссениды. 2013 // Эволюция, систематика, экология: Лекции и материалы докладов II Международной школы-конференции, 11-15 ноября 2013 г., Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина / Ред. А.В. Крылов, Е.Г. Пряничникова. Ярославль: Канцлер. 129 с.
- Дудакова Д.С., Светов С.А. 2021. Инвазия дрейссены полиморфной *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771) в водоем бассейна Ладожского озера и биохимическая роль вида-вселенца // Российский журнал биологических инвазий. № 1. С. 71-81.
- Лазарева В.И., Копылов А.И., Соколова Е.А., Пряничникова Е.Г. 2013. Велигеры дрейссенид в трофической сети планктона водохранилищ Волги // Дрейссениды: эволюция, систематика, экология. Лекции и материалы докладов II Международной школы-конференции. Ярославль: Канцлер. С. 18-35.
- Лазарева В.И., Соколова Е.А., Столбунова В.Н. 2014. Велигеры дрейссенид в зоопланктоне водохранилищ Верхней Волги // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. Т. 23. № 2. С. 40-49.
- Лазарева В.И., Степанова И.Э., Цветков А.И., Пряничникова Е.Г., Перова С.Н. 2018. Кислородный режим водохранилищ Волги и Камы в период потепления климата: последствия для зоопланктона и зообентоса // Труды ИБВВ РАН. Вып. 81 (84). С. 46-80.
- Мартмянов В.И. 2013. Пороговые концентрации катионов во внешней среде, определяющие границы распространения *Dreissena polymorpha* и *Dreissena bugensis* в пресных водоемах // Дрейссениды. Эволюция, систематика, экология: Лекции и материалы докладов II Международной школы-конференции. Ярославль: Канцлер. С. 80-83.
- Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресноводных водоемах. Зообентос и его продукция. 1983. Л.: ГосНИОРХ. 33 с.
- Перова С.Н., Пряничникова Е.Г., Жгарева Н.Н., Зубишина А.А. 2018. Таксономический состав и обилие макрозообентоса волжских водохранилищ // Труды ИБВВ РАН. Вып. 82 (85). С. 52-65.
- Протасов А.А. 2008. Из опыта исследований популяций и сообществ дрейссены // Дрейссениды: эволюция, систематика, экология. Лекции и материалы докладов I Международной школы-конференции. Ярославль: ООО «Ярославский печатный двор». С. 9-23.
- Пряничникова Е.Г. 2012. Структурно-функциональные характеристики дрейссенид Рыбинского водохранилища. Автореф. дисс. ... к.б.н. Борок. 21 с.
- Столбунова В.Н. 2013. Велигеры дрейссены в верхневолжских водохранилищах: многолетняя и сезонная динамика численности, распределение // Поволжский экологический журнал. № 1. С. 71-80.
- Травина О.В. 2023. Инвазионный вид *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771) на Европейском севере: популяционная экология. Филогеография и роль в биоценозах. Автореф. дисс. ... к.б.н. Архангельск. 23 с.
- Травина О.В., Беспалая Ю.В., Аксенова О.В., Шевченко А.Р., Соколова С.Е., Кошелева А.Е., Овчинников Д.В. 2020. Распространение и плотность популяций *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771) в периферийной части ареала // Российский журнал биологических инвазий. Т. 13. № 1. С. 61-71.
- Федорова Л.П., Полянин В.О. 2023. Оценка фильтрационной активности *Dreissena polymorpha* – южного вида-вселенца Ивановского водохранилища // Аридные экосистемы. Т. 29. № 3 (96). С. 148-155.

- [*Fedorova L.P., Polyinin V.O.* 2023. Evaluation of the Filtration Activity of the *Dreissena Polymorpha* Southern Invasive Species for the Ivankovo Reservoir // *Arid Ecosystems*. Vol. 13. No. 3. P. 363-369.]
- Karatayev A.Y., Burlakova L.E., Padilla D.K.* 1998. Physical Factors that Limit the Distribution and Abundance of *Dreissena polymorpha* (Pall.) // *Journal of Shellfish Research*. Vol. 17. No. 4. P. 1219-1235.
- Karatayev A.Y., Burlakova L.E., Padilla D.K.* 2010. *Dreissena polymorpha* in Belarus: History of Spread, Population Biology and Ecosystem Impacts // *The Zebra Mussel in Europe* / Eds. G. Van der Velde, S. Rajagopal, A. Bij de Vaate. Backhuys Publishers, Leiden, Margraf Publishers, Weikersheim. P. 101-112.
- Karatayev A.Y., Padilla D.K., Minchin D., Boltovskoy D., Burlakova L.E.* 2007. Changes in Global Economies and Trade: the Potential Spread of Exotic Freshwater Bivalves // *Biological Invasions*. Vol. 9. No. 2. P. 161-180.