

ОЦЕНКА ФИЛЬТРАЦИОННОЙ АКТИВНОСТИ *DREISSENA POLYMORPHA* – ЮЖНОГО ВИДА-ВСЕЛЕНЦА ИВАНЬКОВСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

© 2023 г. Л.П. Федорова, В.О. Полянин

Институт водных проблем РАН

Россия, 119991, г. Москва, ул. Губкина, д. 3. E-mail: ludmila-54f@mail.ru

Поступила в редакцию 22.12.2022. После доработки 01.02.2023. Принята к публикации 10.02.2023.

Двустворчатые моллюски являются важной составляющей экосистемы многих естественных и искусственных водоемов. Однако экологическая роль некоторых из них весьма неоднозначна, особенно если говорить об инвазивных видах, широко распространившихся за пределы своих естественных ареалов обитания за последние 100 лет. Настоящее исследование имеет целью получить количественные оценки распространения южного вида-вселенца, двустворчатого моллюска дрейссены полиморфной, по акватории Иваньковского водохранилища и оценить вклад ее фильтрационной способности в самоочищение воды.

Ключевые слова: Иваньковское водохранилище, зообентос, двустворчатые моллюски, дрейссена полиморфная, самоочищение природных вод, скорость фильтрации воды, инвазивный вид.

DOI: 10.24412/1993-3916-2023-3-148-155

EDN: BXGEXH

Зообентос – одно из основных звеньев водной экосистемы, отвечающих за процессы самоочищения водохранилища и формирование качества его воды. Среди донных беспозвоночных по типу питания, помимо глотателей и собирателей, выделяются фильтраторы, к которым, в частности, относятся двустворчатые моллюски, принимающие активное участие в миграции, преобразовании и разложении загрязняющих веществ.

В качестве объекта исследования выбрано Иваньковское водохранилище на р. Волге. Площадь водохранилища при НПУ = 124.0 м.н.у.м. БС составляет 32700 га. Водоохранилище мелководно, средняя глубина равна 3.4 м, наибольшая – 19.0 м. Распределение площадей по глубинам представлено в таблице 1.

Таблица 1. Распределение площадей водохранилища по глубинам (Денисов и др., 1961; Никаноров, 1975).

Площадь	Диапазон глубин, м						Всего
	0-1	1-2	2-3	3-4	4-5	> 5	
га	9600	6000	4300	3400	2300	7100	32700
%	29.3	18.3	13.1	10.4	7.3	21.6	100

Иваньковское водохранилище относится к долинному типу и имеет довольно сложную конфигурацию. В водохранилище выделены четыре плеса, морфологические особенности которых обуславливают их эколого-биологические различия (Никаноров, 1975).

Верхневолжский плес – от г. Тверь до устья Шошинского плеса – представляет собой вышедшую из берегов реку; Средневолжский плес простирается от места слияния Шошинского и Верхневолжского плесов до широкого разлива в районе устья р. Созь; Нижневолжский плес – от устья р. Созь до плотины; Шошинский плес представляет собой затопленную долину р. Шоша и является обособленной частью водоема (рис. 1).

Исследования самоочищения Иваньковского водохранилища в условиях его многоотраслевой эксплуатации и с учетом его значения как источника питьевого водоснабжения весьма актуальны.

Цель наших исследований – изучение роли дрейссены речной (*Dreissena polymorpha* (Pallas) – сем. Dreissenidae – кл. Bivalvia) – южного инвазивного вида моллюсков в процессе биологического самоочищения Иваньковского водохранилища. Для достижения указанной цели на первом этапе работы, изложенном в настоящей статье, ставились следующие задачи:

- проанализировать современное состояние зообентоса водохранилища и соотношение основных групп малакофауны, их доли в сообществе донных организмов;
- количественно оценить степень участия *Dreissena polymorpha* Pallas в процессе фильтрации воды Иваньковского водохранилища.



Рис. 1. Карта-схема Иваньковского водохранилища (границы плесов и места отбора проб).

Следует отметить, что бентофауна Иваньковского водохранилища достаточно изучена (Волга и ее жизнь, 1978; Гурова и др., 1983; Дьяченко, 1968; Иваньковское водохранилище ..., 1978; Митропольский, 1973; Поддубная, 1974; Фенюк, 1959). Ее исследования проводились еще до зарегулирования р. Волги, когда дно русла реки было представлено песчаными грунтами, характеризующимися бедной фауной, состоящей из немногих видов личинок хирономид и моллюсков (Себенцов и др., 1940). После создания водохранилища произошло преобразование состава и структуры речных биоценозов вследствие накопления иловых отложений в русловой зоне и прилегающих к ней пойменных участков, затопленных в ходе создания водохранилища. В экосистеме водохранилища сложилось устойчивое сообщество донных беспозвоночных с тремя ведущими группами животных – олигохетами, личинками хирономид и моллюсками, при этом отмечена приуроченность животных к определенным биотопам: на иловых грунтах русловой зоны преобладал олигохетно-хирономидный комплекс, на песчаных и слабозаиленных грунтах открытых и заросших мелководий – моллюски, личинки насекомых, пиявки, нематоды, гаммариды.

К середине 50-х годов прошлого столетия доля моллюсков в биомассе бентоса водохранилища являлась существенной и достигала 47.3%. По данным В.И. Митропольского (1973), Иваньковское водохранилище в тот период отличалось от других водохранилищ волжского каскада обилием сфериид, роль которых в дальнейшем снизилась и к концу 60-х годов составляла 2.5-1.7% от общей

биомассы бентоса. Массовое развитие сфериид (достаточно стабильные и распространенные представители волжской фауны) очевидно связано с особенностями формирования экосистемы водохранилища в первые два десятилетия после его создания, последующее снижение их количества, по мнению автора (Митропольский, 1973), является следствием антропогенного влияния, в основном – увеличения объема сбросных сточных вод (промышленные предприятия, животноводство, водный транспорт). К этому времени в мелководной зоне водоема преобладали моллюски класса гастропод, особенно планорбииды (*Planorbis planorbis*, *P. vortex*), крупные *Limnaea stagnalis* и *Viviparus viviparus*.

Большой интерес у многих исследователей (Алимов, 1981; Алимов, Бульон, 1972; Кондратьев, 1969, 1973; Набеева, 2010; Пряничникова, Щербина, 2005; Щербина, 2009) вызывают двустворчатые моллюски-фильтраторы, в частности, дрейссениды, которые со своей способностью быстро расселяться и размножаться играют большую роль в функционировании водных экосистем. В настоящее время представители семейства дрейссенид имеют довольно обширный ареал обитания, расселившись в регионах с благоприятными для жизнедеятельности климатическими, гидрологическими и гидрохимическими условиями. В России их изначальный природный ареал обитания, который ограничивался южными частями бассейнов Черного, Каспийского и Азовского морей, к началу XXI века распространился на севере до 62 параллели, на востоке – до бассейна р. Камы (Дрейссена ..., 1994; Дрейссениды ..., 2013; Самые опасные инвазионные ..., 2018). Их распространение до Верхней Волги обусловлено хозяйственной деятельностью, в основном – эксплуатацией водного транспорта (обрастание судов, балластные воды); также моллюски могли быть занесены с посадочным материалом рыб в водоемы, где проводились рыбохозяйственные мероприятия.

Подробные исследования дрейссенид начаты в середине прошлого столетия, но результаты авторов, полученные с применением различных методик и в разные временные периоды, были не всегда сопоставимы. Единый методический подход к эколого-физиологическим исследованиям с целью получения сравнимых результатов был применен с 1979 по 1983 гг. при изучении дрейссенид в водохранилищах Средней и Нижней Волги, а также Днепра (Дрейссена ..., 1994).

В верхневолжских водохранилищах семейство дрейссенид представлено двумя видами моллюсков – дрейссеной речной или полиморфной (*Dreissena polymorpha* Pallas) и дрейссеной бугской (*Dreissena bugensis* Andrusov), первая из которых в Ивановском водохранилище появилась в середине прошлого столетия (Фенюк, 1959). Бугская дрейссена в Ивановском водохранилище в настоящее время не обнаружена (Перова и др., 2018), верхняя граница ее распространения достигла Угличского водохранилища (Щербина, 2009). Оба вида относятся к числу наиболее опасных инвазивных видов России (Самые опасные инвазионные ..., 2018) и не являются естественными для Верхней Волги.

Определяющим фактором массового развития дрейссены речной является наличие твердых, доступных для прикрепления субстратов (рис. 2), включая части гидротехнических сооружений, камни, крупнозернистый песок, затопленные деревья, крупные моллюски других видов, на богатом органическими веществами иле она не живет (Дрейссена ..., 1994; Перова и др., 2018).

Также на распространение и плотность популяций этого моллюска влияют температура воды, уровень рН, концентрации кислорода и кальция (Karatayev et al., 1998, 2007, 2010). Установлено, что дрейссена не переносит даже умеренной гипоксии, может переносить температуру окружающей среды в пределах 0-30°C, а при температуре менее 10°C ее рост и развитие прекращаются (Karatayev et al., 2007).

Размножаться дрейссена начинает на второй год жизни при 12-15°C, и в естественных условиях нерест может продолжаться весь вегетационный период (конец весны – начало осени) с летним максимумом при температуре воды 18-20°C. Нерест порционный, плодовитость одной самки в год – около миллиона яиц (Дрейссена ..., 1994).

В Ивановском водохранилище дрейссена речная встречается повсеместно, однако распределение ее по водоему неоднородно: в волжских плесах на песчаных и песчано-илистых грунтах дрейссена играет ведущую роль в формировании донных биоценозов, в Шошинском плесе с мощными иловыми отложениями ее развитие незначительно, в отдельные годы моллюск в этом плесе отсутствовал полностью.



Рис. 2. Колония дрейссены речной (*Dreissena polymorpha*) на твердом субстрате.

По результатам собственных многолетних наблюдений и на основании литературных данных (Дрейссена ..., 1994; Дрейссениды ..., 2013; Набеева, 2010; Самые опасные инвазионные ..., 2018), с учетом биологических особенностей моллюска и его приуроченности к твердому субстрату была определена зона обитания дрейссены полиморфной в Иваньковском водохранилище, ограниченная глубинами 3.0-4.0 м. Для расчета объемов профильтрованной моллюском воды на всю зону обитания была взята площадь мелководья с соответствующими параметрами (табл. 1), рассчитанная для Иваньковского водохранилища Л.И. Денисовым и Е.В. Мейснером (1961).

Сбор материала для настоящего исследования проводился в вегетационный период 2018-2021 гг. в четырех плесах Иваньковского водохранилища: Верхневолжском, Средневолжском, Нижневолжском и Шошинском (рис. 1). Для получения сравнительного материала за период наблюдений пробы зообентоса отбирали на 6 постоянных разрезах по стандартной методике (Методические рекомендации ..., 1983) дночерпателем Петерсена с площадью захвата 1/40 м² по 2 выемки грунта на каждой станции, промывали через газ № 23, фиксировали в 4% формалине. Принимая во внимание утверждение некоторых авторов (Баканов и др., 2001) о том, что точность количественного учета крупных моллюсков при отборе проб дночерпателем недостаточно информативна (элемент случайности), нами в 2021 г. дополнительно использовалась драга. Сбор моллюсков драгой проводили методом протяжки с катера. Места для работы драгой выбирали в районах мониторинговых исследований зообентоса на заданной глубине (3-4 м) с использованием эхолота марки Matrix 47 3D-Fishing System. Всего собрано и обработано 217 проб зообентоса. Общие численность и биомасса организмов для всего водоема рассчитывались как средневзвешенные величины с учетом площади биотопов.

Анализ результатов отбора показал, что в настоящее время малакофауна Иваньковского водохранилища представлена в основном брюхоногими (Gastropoda) и двустворчатыми (Bivalvia) моллюсками сем. Viviparidae, Valvatidae, Pisidiidae, Unionidae и Dreissenidae, на долю которых приходится более 90% биомассы зообентоса при их довольно незначительной численности (рис. 3).

Также полученные данные позволили определить долю дрейссены в общей численности и биомассе моллюсков водохранилища в 2018-2021 гг., которые изменялись от 53.5% до 88% и от 45.1-50.3% соответственно (рис. 4).

Несмотря на незначительный уровень развития дрейссены полиморфной в Иваньковском водохранилище, по сравнению с другими волжскими водохранилищами ее участие в процессе самоочищения водоема нельзя недооценивать, т.к. среди пресноводных моллюсков дрейссена является наиболее активным фильтратором и принимает участие в трансформации и деструкции органических веществ.

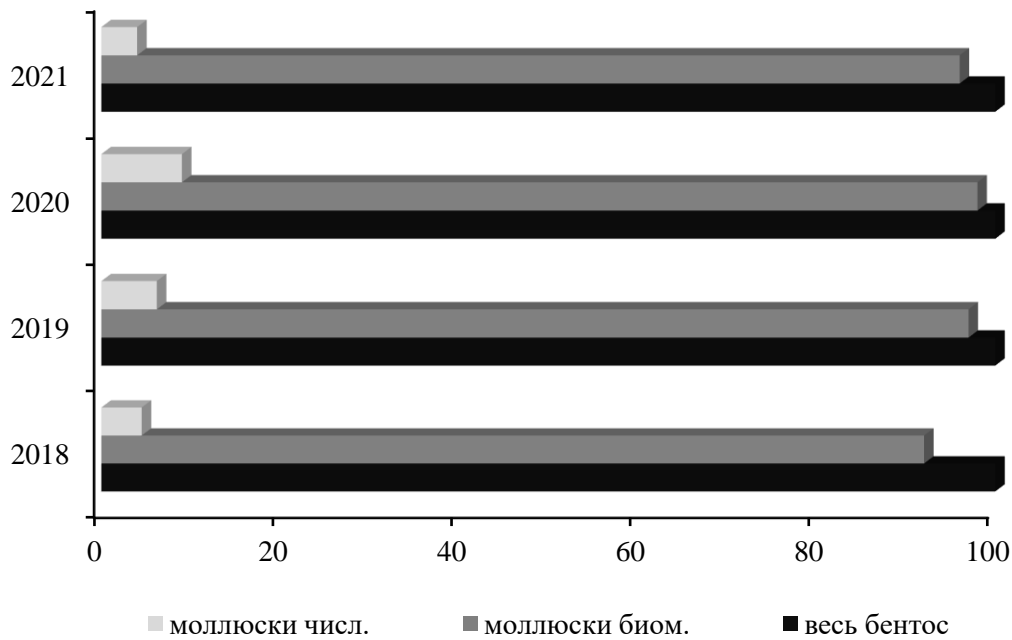


Рис. 3. Доля моллюсков (% численности и биомассы) в общем количестве донных организмов Иваньковского водохранилища.

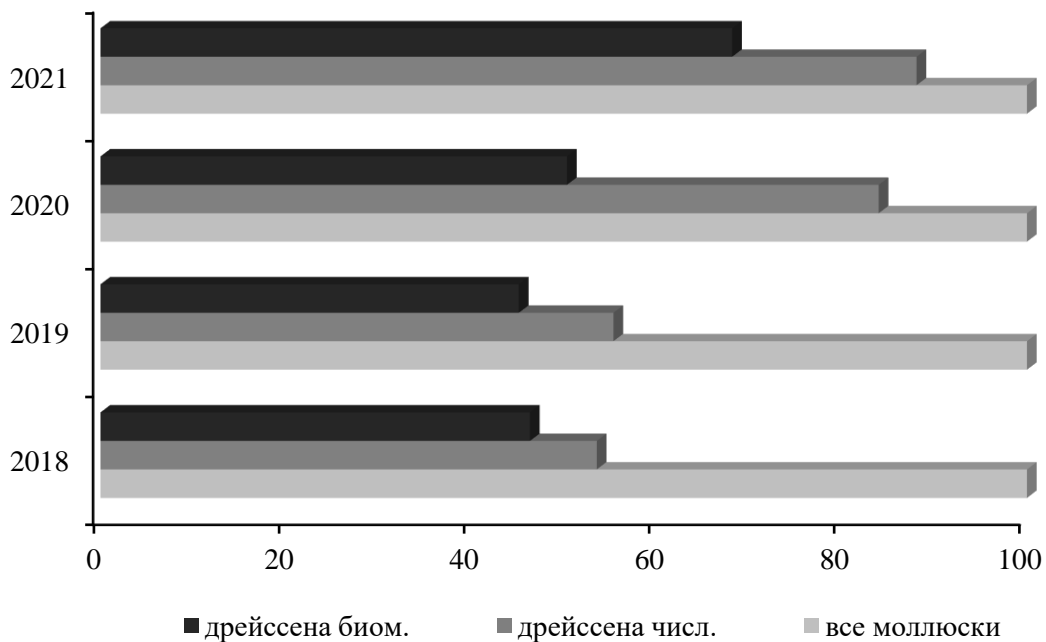


Рис. 4. Численность и биомасса *Dreissena polymorpha* (%) в группе моллюсков.

Фильтрационная активность дрейссены определяется суточными и сезонными биоритмами, а также состоянием окружающей среды (температура воды, освещенность, концентрация растворенного кислорода). В течение суток продолжительность фильтрации у моллюска составляет 50-70% времени, наиболее активно этот процесс происходит в дневные часы. В сезонном аспекте максимальная фильтрационная активность у дрейссены отмечается летом в период размножения, что связано с большими потребностями моллюска в кислороде (Алимов, 1981; Кондратьев, 1969, 1973).

Для оценки участия дрейссены полиморфной в процессе самоочищения Иваньковского

водохранилища впервые для указанного водоема нами был выполнен расчет общего объема воды, профильтрованного моллюсками, с использованием данных по средней численности моллюска на единицу площади (1 м^2), среднему весу одной особи (г), интенсивности фильтрации воды моллюском на единицу веса (мл/ч•г), фильтрационной активности моллюска (12 час/сутки), длительности активной фильтрации моллюсков (вегетационный период), площади мелководной зоны водохранилища с глубинами 3-4 м (Алимов, 1981; Денисов, Мейснер, 1961).

Продолжительность «вегетационного» периода для дрейссены приравнивается к периоду ее интенсивного размножения, при котором усиливается фильтрационная активность моллюска. Эти процессы, как отмечалось выше, происходят при температуре воды 12-15°C (Дрейссена ..., 1994). На основании имеющихся данных о внутригодовом ходе температуры воды сезон активной фильтрации дрейссены для Иваньковского водохранилища условно принят со второй половины мая до первой половины октября, в нашем случае – 147 суток. Для сравнения: в Рыбинском водохранилище при аналогичных исследованиях длительность периода активной фильтрации дрейссенид равна приблизительно 137 суткам (Пряничникова, Щербина, 2005). Здесь роль играют региональные климатические и гидрологические условия, такие как температура окружающей среды, время ледостава и его длительность, глубины и грунты в водоеме.

Объем воды, профильтрованный моллюсками за вегетационный период, рассчитывали по формуле, применяемой многими авторами (Набеева, 2010; Пряничникова и др., 2005):

$$V_{\text{общ.}} = N_{\text{др.}} \times V_{\text{ф.в.}} \times 147_{\text{сут.}} \times S,$$

где $V_{\text{общ.}}$ – объем воды, фильтруемый дрейссеной за весь сезон на определенной площади, м^3 ; $N_{\text{др.}}$ – средняя численность дрейссены на единицу площади, экз./ м^2 ; $V_{\text{ф.в.}}$ – объем воды, фильтруемый дрейссеной в сутки, л; S – площадь мелководной зоны водохранилища, м^2 .

При расчетах использовались собственные первично измеряемые параметры: размеры пробных площадок, глубина в месте отбора, численность, биомасса и размеры моллюсков, остальные показатели вычислялись.

Среднюю численность дрейссены на единицу площади для всего водоема рассчитывали как средневзвешенную величину с учетом площади биотопов; средний вес одной особи и его стандартную погрешность (также для всего водоема) вычисляли как средневзвешенную величину, используя средний вес моллюска для каждой разновозрастной группы.

Объемы профильтрованной воды за разные временные отрезки для площади мелководной зоны и единицы площади рассчитывали, используя скорость фильтрации (F) дрейссены, вычисляемую по формуле А.Ф. Алимова (1981):

$$F = mW^n,$$

где m – интенсивность фильтрации воды на единицу веса моллюска; W – средний вес животного; n – константа уравнения.

Расчеты показали, что фильтрационная активность *Dreissena polymorpha* по значениям численности с единицы площади в сутки составляла в разные годы от 73.5 до 296.9 л. С площади мелководной зоны водохранилища (глубина 3-4 м) в сутки – от 2.5 млн. до 10.1 млн. м^3 воды. За вегетационный период (май-октябрь) моллюски, согласно нашим расчетам, в разные годы профильтровывали от 367.2 млн. м^3 до 1.48 млрд. м^3 воды, что соответствует 0.3 и 1.3 объема воды водохранилища (табл. 2).

Выводы

Адаптивные способности моллюсков семейства Dreissenidae способствуют их интенсивному расселению в пресноводных экосистемах, значительно расширяя ареал обитания, а также оказывают влияние на структуру донных биоценозов. Поселения дрейссенид играют существенную роль в жизнедеятельности различных бентонтов, хотя эта роль в водной экосистеме может быть далеко не однозначна. Тем не менее, выполненные оценки объемов отфильтрованной моллюском *Dreissena polymorpha* (Pallas) воды позволяют нам сделать вывод о том, что вклад этого вида в самоочищение водоемов от таких загрязнений, как, например, взвешенные органические вещества, может быть весьма значительным при условии его массового развития. По полученным в результате полевых исследований за 2018-2021 гг. оценкам, обитающие в Иваньковском водохранилище дрейссениды способны профильтровать до 1.3 его объема за вегетационный период.

Таблица 2. Расчет объемов воды, профильтрованной *Dreissena polymorpha*.

Показатели	2018 г.	2019 г.	2020 г.	2021 г.*
Средний вес 1 особи, г	0.459± 0.22	0.760 ± 0.03	0.809 ± 0.007	0.804 ± 0.08
Сред. численность, экз./м ²	156	256	328	360
V _{ф.в.} за сутки с 1 м ² , л	73.466	199.619	272.251	296.965
V _{ф.в.} за сезон с 1 м ² , л	10799.502	29343.993	40020.897	43653.855
V _{ф.в.} за сутки с S _{мелк.зоны} , м ³	2497844	6787046	9256534	10096810
V _{ф.в.} за сезон с S _{мелк.зоны} , м ³	367183068	997695762	1360710498	1484231070
От объема водохранилища	0.3	0.9	1.2	1.3

Примечание к таблице 2: * – отбор моллюсковой драгой.

Финансирование. Работа выполнена в рамках темы № FMWZ-2022-0002 государственного задания Института водных проблем РАН «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

- Алимов А.Ф. 1981. Функциональная экология пресноводных двустворчатых моллюсков. Л.: Наука. 248 с.
- Алимов А.Ф., Бульон В.В. 1972. Фильтрационная активность моллюсков *Sphaerium sueticum* Clessin при разных концентрациях взвешенных веществ // Общая биология. Т. 33. № 1. С. 97-104.
- Баканов А.И., Сметанин М.М., Шихова Н.М. 2001. Основные источники ошибок в гидробиологических и ихтиологических исследованиях // Биология внутренних вод. № 4. С. 79-87.
- Волга и ее жизнь. 1978 / Ред. Н.В. Буторин, Ф.Д. Мордухай-Болтовской. Л.: Наука. 348 с.
- Гурова Л.А., Тарасенко Л.В., Кудинов М.Ю. 1983. Многолетние изменения планктонных и донных сообществ Ивановского водохранилища // Биологические ресурсы водоемов Верхней Волги и их рациональное использование. Сборник научных трудов ГосНИОРХ. № 2. 78 с.
- Денисов Л.И., Мейснер Е.В. 1961. Ивановское водохранилище // Известия ГосНИОРХ. Т. 50. С. 10-30.
- Дрейссена, *Dreissena polymorpha* (Pall.) (Bivalvia, Dreissenidae). 1994. Систематика, экология и практическое значение. М.: Наука. 240 с.
- Дрейссениды. Эволюция, систематика, экология. 2013 // Лекции и материалы докладов 11-ой Международной школы-конференции, 11-15 ноября 2013 г. / Сост. А.В. Крылов, Е.Г. Пряничникова. Ярославль: Канцлер. 129 с.
- Дьяченко И.П. 1968. Фауна зарослей прибрежной зоны Ивановского и Углицкого водохранилищ // Известия ГосНИОРХ. Т. 67. С. 289-298.
- Ивановское водохранилище и его жизнь. 1978 / Ред. Н.В. Буторин. Труды ИБВВ АН СССР. Вып. 34 (37). 304 с.
- Кондратьев Г.П. 1969. Влияние температуры воды на длительность фильтрационной активности у некоторых пресноводных ракушек // Видовой состав, экология и продуктивность гидробионтов Волгоградского водохранилища. Саратов. С. 31-36.
- Кондратьев Г.П. 1973. Сезонность изменения фильтрационной активности у двустворчатых моллюсков Волгоградского водохранилища // Труды комплексной экспедиции Саратовского университета по изучению Волгоградского и Саратовского водохранилищ. Вып. 3. С. 127-130.
- Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресноводных водоемах. Зообентос и его продукция. 1983. Л.: ГосНИОРХ. 33 с.
- Митропольский В.И. 1973. К распространению сфериид в Ивановском водохранилище и его притоках // Гидробиологический журнал. Т. 9. № 6. С. 96-99.
- Набеева Э.Г. 2010. Оценка восстановления и самоочищения разнотипных водных экосистем по показателям макрозообентоса. Автореф. дисс. ... к.б.н. Нижний Новгород. 204 с.
- Никаноров Ю.И. Ивановское водохранилище. 1975 // Известия ГосНИОРХ. Т. 102. С. 5-25.
- 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.
- Поддубная Т.Л. 1974. Состояние донной фауны Ивановского водохранилища на 32-й год его существования. Флора, фауна и микроорганизмы Волги. Рыбинск. С. 143-154.
- Пряничникова Е.Г., Щербина Г.Х. 2005. Сравнение скоростей фильтрации моллюсков *Dreissena*

- polymorpha* (Pall.) и *Dreissena bugensis* (Andr.) в эксперименте // Биологические ресурсы пресных вод: беспозвоночные. Рыбинск. С. 278-290.
- Самые опасные инвазионные виды России (ТОП-100). 2018 / Ред. Ю.Ю. Дгебуадзе, В.Г. Петросян, Л.А. Хляп. М.: Тов-во научных изданий КМК. 688 с.
- Себенцов Б.М., Биск Д.И., Мейснер Е.В. 1940. Режим и рыба Иваньковского водохранилища в первые 2 года его существования // Труды Воронежского отделения ВНИИПРХ. Т. 3. Вып. 2. С. 9-95.
- Фенюк В.Ф. 1959. Донная фауна Иваньковского и Угличского водохранилищ // Труды ИБВ АН СССР. Вып. 1 (4). С. 139-160.
- Щербина Г.Х. 2009. Изменение видового состава и структурно-функциональных характеристик макрозообентоса водных экосистем Северо-Запада России под влиянием природных и антропогенных факторов. Автореф. дисс. ... д.б.н. СПб. 468 с.
- 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.