

СОСТОЯНИЕ ПОПУЛЯЦИЙ ГЛУБОКОВОДНОГО ЭКОТИПА DREISSENA ROSTRIFORMIS BUGENSIS (MOLLUSCA: BIVALVIA) В ВОЛЖСКИХ ВОДОХРАНИЛИЩАХ

THE STATE OF POPULATION OF DEEPWATER ECOTYPE OF DREISSENA ROSTRIFORMIS BUGENSIS IN VOLGA RIVER WATER RESERVOIRS

V. Pavlova

Summary. The bivalve mollusk *Dreissena rostriformis bugensis* is highly invasive species. It plays important role in benthic communities defining their structure and functioning. The mussel *D. r. bugensis* is represented as two ecotypes: shallow-water and deepwater. In 2009 deepwater ecotype was found in the Cheboksary Reservoir. The search in deepest sites of Volga's reservoirs in 2016 revealed that this morph is absent here, even in the Cheboksary Reservoir. All mussels studied corresponded to the shallow-water morphotype. The possible reason of the morphological transformation of deepwater ecotype is discussed.

Keywords: quagga mussel, *Dreissena rostriformis bugensis*, invasive species, deepwater morph, the Cheboksary Reservoir.

Павлова Вера Валерьевна

К.б.н., с.н.с., Институт биологии внутренних вод
им. И.Д. Папанова РАН
verasmi@mail.ru

Аннотация. Двустворчатый моллюск *Dreissena rostriformis bugensis* является инвазионным видом и эдификатором в бентосных сообществах. Данный вид представлен двумя экотипами — мелководным и глубоководным. В 2009 г. глубоководный экотип был обнаружен в Чебоксарском водохранилище. В ходе мониторинга глубоководных локаций водохранилищ Волжского каскада в 2016 г. данный экотип не был выявлен, в том числе и в Чебоксарском водохранилище. Все изученные особи были морфологически сходны с мелководным экотипом. Обсуждается возможная причина морфологической трансформации глубоководного экотипа.

Ключевые слова: дрейссена, *Dreissena rostriformis bugensis*, инвазионный вид, глубоководный экотип, Чебоксарское водохранилище.

Двустворчатый моллюск *Dreissena rostriformis bugensis* является одним из самых активных инвазионных видов. К настоящему времени его ареал занимает почти всю Европу, а также Великие озёра и некоторые другие водоёмы в Северной Америке. Это колониальный прикрепленный бентосный организм, который, как и близкий вид *D. polymorpha*, в значительной степени определяет структуру и функционирование бентосных сообществ (Дрейссена, 1994; Bunnell et al., 2009), а также является ключевым звеном в переносе вещества и энергии в водоёме (Павлов и др., 2008). Это кормовой объект ценных промысловых видов рыб (лещ, плотва).

В бассейне р. Волги *D. r. bugensis* была обнаружена впервые в 1992 г. В 2009 г. в Чебоксарском водохранилище был обнаружен глубоководный экотип profunda (Dermott, Munawar, 1993; Pavlova, 2012), ранее отмечавшийся только в Северной Америке. Поселения этого экотипа были выявлены в наиболее глубоком участке водоёма (24–26.5 м) в районе воздействия Новочебоксарской ГЭС. На остальных обследованных участках, где глубины не превышали 16.7 м, были отмечены только мелководные представители вида (Pavlova, 2012).

Две морфы *D. r. bugensis* различаются морфологически, экологически и физиологически. Представители глу-

боководной морфы обладают более удлинённой, более низкой и менее выпуклой раковиной, обитают на больших глубинах (Dermott and Munawar 1993), начинают нереститься при более низкой температуре (Claxton and Maskie 1998) и потребляют кислород с меньшей скоростью (Tuner et al. 2015). Кроме того, поселения различных экотипов отличаются структурой поселений: мелководный экотип образует плотные скопления, в которых особи скреплены друг с другом мощными пучками биссуса, в то время как глубоководный экотип характеризуется слабостью биссуса и рыхлостью групповых образований (Павлова, Пряничникова, 2016).

Обнаружение глубоководного экотипа в Чебоксарском водохранилище наводит на мысль, что он может существовать и в других водохранилищах. Ранее было установлено, что в водохранилищах верхней части волжского каскада (в Ивановском, Угличском, Рыбинском, Горьковском водохранилищах) присутствует только мелководный экотип *D. r. bugensis*. В 2016 г. был проведён мониторинг глубоководных местообитаний следующих водохранилищ Волжского каскада: Чебоксарского, Куйбышевского, Саратовского, Волгоградского с целью обнаружения представителей глубоководного экотипа *D. r. bugensis*. Результаты этого мониторинга и изложены в данной статье.

Таблица 1. Места сбора проб дрейссен

Водохранилище	Станция	Координаты	Глубина, м
Волгоградское	1. Песковатка	49.13 N, 44.90 E	25–28
	2. Антиповка	49.84 N, 45.34 E	27–32
	3. 2240-й км	50.98 N, 45.97 E	13–14
Саратовское	4. Меровская воложка	52.17 N, 47.93 E	25–28
	5. Хвалынк	52.50 N, 48.12 E	19
	6. Печерское	53.24 N, 49.07 E	12–16
Куйбышевское	7. ВАЗ, Тольятти	53.43 N, 49.42 E	31–33
	8. Мордово	53.82 N, 48.95 E	28–32
	9. Звенигово	55.95 N, 49.42 E	10–14
Чебоксарское	10. Новочебоксарск	56.14 N, 47.45 E	26 м
	11. Новочебоксарск	56.15 N, 47.45 E	5–13 м
	12. Чебоксары	56.16 N, 47.15 E	15 м

Таблица 2. Морфологические характеристики *D. r. bugensis* (ср. ± ош. ср.). Номера станций даны в соответствии с табл. 1. Обозначения: М — мелководный экотип, Г — глубоководный экотип

Станция	Н, экз.	Длина, мм	H/L	W/L	Экотип
1	80	16,44 ± 0,52	0,573 ± 0,003	0,442 ± 0,006	М
2	72	15,88 ± 0,49	0,567 ± 0,003	0,424 ± 0,008	М
3	80	15,32 ± 0,54	0,585 ± 0,004	0,436 ± 0,005	М
4	80	15,00 ± 0,45	0,576 ± 0,003	0,439 ± 0,006	М
5	65	16,07 ± 0,52	0,576 ± 0,003	0,453 ± 0,007	М
6	76	17,00 ± 0,52	0,612 ± 0,004	0,453 ± 0,005	М
7	34	18,79 ± 0,94	0,588 ± 0,007	0,434 ± 0,007	М
8	92	17,42 ± 0,55	0,587 ± 0,003	0,401 ± 0,006	М
9	26	15,00 ± 0,52	0,610 ± 0,007	0,437 ± 0,008	М
10, 2016 г.	81	19,00 ± 0,80	0,570 ± 0,004	0,411 ± 0,006	М
10, 2015 г.	95	19,13 ± 0,55	0,576 ± 0,004	0,394 ± 0,005	М-Г?
10, 2009 г.	152	16,26 ± 0,48	0,552 ± 0,002	0,369 ± 0,003	Г
11	80	19,96 ± 0,78	0,584 ± 0,004	0,442 ± 0,006	М
12	76	20,62 ± 0,74	0,558 ± 0,004	0,414 ± 0,005	М
Оз. Мичиган	97	17,69 ± 0,40	0,533 ± 0,003	0,335 ± 0,003	Г

Материал и методы

Летом 2016 г. в ходе комплексной экспедиции на судне ИБВВ РАН «Академик Топчиев» был проведён мониторинг глубоководных местообитаний следующих водохранилищ Волжского каскада: Чебоксарского, Куйбышевского, Саратовского, Волгоградского. Были обследованы участки водоёмов с глубинами 25–33 м, а также станции с меньшей глубиной, для сравнения (табл. 1). Материал собирали с помощью донного траля, драги. У моллюсков *D. r. bugensis* (всего 850 особей) измеряли длину (L), высоту (H), выпуклость (W) раковин штангенциркулем с точностью до 0.1 мм. Рассчитывали габитуальные индексы H/L и W/L. Для каждой выбор-

ки рассчитывали средние значения. Достоверность различий между выборками по индексам оценивали с помощью однофакторного дисперсионного анализа и post-hoc теста Тьюки, $p < 0.05$. Для оценки уровня связи между признаками использовали коэффициент корреляции Пирсона. Принадлежность моллюсков к тому или иному экотипу определялась по морфологическим показателям согласно ранее опубликованным данным (Dermott and Munawar 1993; Pavlova 2012; Pavlova and Pryanichnikova 2016). Для сравнительного анализа были использованы пробы с глубоководной станции Чебоксарского водохранилища (10) за 2009 и 2015 гг., а также моллюски из оз. Мичиган — типичные представители морфы profunda (предоставленные Т. Налепой, NOAA).

Результаты

Морфологический анализ полученных проб моллюсков из четырёх водохранилищ показал, что средневыборочные значения индексов H/L и W/L варьировали в диапазонах 0,558–0,612 и 0,411–0,453, соответственно (табл. 2). Выявлена очень слабая корреляция значений индексов и глубины (–0,13 для H/L и –0,15 для W/L, $p < 0,05$). Полученные значения индексов соответствуют мелководному экотипу, так как для глубоководного характерны более низкие значения — см. данные для моллюсков из глубоководного участка Чебоксарского водохранилища за 2009 г. и из оз. Мичиган.

Интересно, что представители *D. r. bugensis* из Чебоксарского водохранилища, из местообитания, где в 2009 г. была обнаружена форма профунда (10), также являлись мелководными особями (средневыборочные значения индексов H/L и W/L составляли 0,570 и 0,411, соответственно). Отметим, что в 2015 г. для особей с этой станции показатель W/L был равен 0,395, т.е. имел промежуточное значение между значениями, характерными для мелководных и профундальных моллюсков. По средневыборочным значениям H/L и W/L представители *D. bugensis* с глубоководной станции Чебоксарского водохранилища в разные года достоверно различались ($p < 0,05$) (за исключением различий по H/L между 2015 и 2016 годами, $p = 0,4$).

Обсуждение

Ареал *D. r. bugensis* за последние тридцать лет существенно расширился. В процессе расселения инвазионный вид сталкивается с новыми условиями обитания, при этом происходит взаимодействие чужеродного вида и экосистемы-реципиента. Последствия вселения дрейссен для водных экосистем активно изучаются (Quagga and zebra mussels..., 2014). Гораздо меньше внимание уделяется проблеме адаптации инвазионного вида к новым условиям. В случае с *D. r. bugensis* мы наблюдаем возникновение внутривидовой дифференциации в процессе расселения. *D. r. bugensis* — эстуарный вид, исходный ареал которого был ограничен нижним течением Ингульца и Южного Буга и Днепро-Бугским лиманом. Глубоководный экотип *D. r. bugensis* появился только в результате проникновения вида в глубоководные участки водоёмов (в Североамериканские Великие озёра и Чебоксарское водохранилище). Это яркий случай адаптации экологически пластичного вида к условиям, с которыми он ранее не сталкивался.

Между представителями экотипа profunda из различных частей ареала наблюдаются экологические различия. Так, в оз. Мичиган эта морфа занимает обширные площади дна по всему озеру (Nalera et al., 2010). Усло-

вия обитания характеризуются почти полным отсутствием гидродинамики, низкими температурами, субстрат представлен мягкими илами. В Чебоксарском водохранилище район распространения морфы profunda ограничен самым глубоководным участком протяжённостью несколько сотен метров, условия в котором определяются деятельностью Новочебоксарской ГЭС. Здесь наблюдается высокая скорость течения, грунт представлен слегка заиленным песком, температуры слабо отличаются от поверхностных вследствие интенсивного перемешивания (Pavlova, 2012). Таким образом, условия обитания глубоководного экотипа *D. r. bugensis* в разных частях ареала существенно различаются, сходны лишь глубины. Это свидетельствует о его широкой экологической пластичности.

В ходе данной работы было выявлено, что местообитание в Чебоксарском водохранилище, где в 2009 г. был обнаружен глубоководный экотип, в настоящее время занято моллюсками, морфологически сходными с мелководным экотипом. Причина морфологической трансформации неясна. Пейер с соавторами показали, что в ходе морфогенеза *D. r. bugensis* существенную роль играет температура (Peyer et al., 2010). Выращивание при низкой температуре (6–8 °C) приводило к образованию у моллюсков морфотипа, приближающегося к таковому морфы profunda. И наоборот, в ходе выращивания при более высокой температуре (18–20 °C) получали моллюсков с мелководным обликом. Возможно, на глубоководных моллюсков Чебоксарского водохранилища повлияло аномально жаркое лето 2010 года. Так, в Рыбинском водохранилище численность взрослых моллюсков и велигеров снизилась в несколько раз (Пряничникова, 2013; Соколова, 2013). Можно предположить, что одним из эффектов воздействия повышенных температур было нарушение нормального морфогенеза глубоководного экотипа, что и проявилось спустя несколько лет в изменении облика моллюсков, обнаруженном нами. Скорее всего, вследствие роста среднегодовых температур, наблюдающегося в последние годы («глобального потепления»), условия для появления и нормального функционирования глубоководного экотипа в Волжском бассейне в ближайшее время не сложатся.

Таким образом, на настоящий момент глубоководный экотип *D. r. bugensis* в водохранилищах Волги отсутствует вследствие изменения условий обитания, причиной которых может быть «глобальное потепление».

Благодарности

Автор благодарит Д.Д. Павлова (ИБВВ РАН) за помощь в сборе материала. Исследование выполнено при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 16–34–00640)

ЛИТЕРАТУРА

1. Bunnell D. B., Madenjian C. P., Holuszko J. D., Adams J. V., French III J. R. P. Expansion of *Dreissena* into offshore waters of Lake Michigan and potential impacts on fish populations // *J. Great Lakes Res.* — 2009. — V. 35 — P. 74–80.
2. Claxton W.T., Mackie G. L. Seasonal and depth variations in gametogenesis and spawning of *Dreissena polymorpha* and *Dreissena bugensis* in eastern Lake Erie // *Can. J. Zool.* — 1998. — V. 76 — P. 2010–2019.
3. Dermott R., Munawar M. Invasion of Lake Erie offshore sediments by *Dreissena*, and its ecological implications // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* — 1993. — V. 50 — P. 2298–2304.
4. Nalepa T.F., Fanslow D. L., Pothoven S. A. Recent changes in density, biomass, recruitment, size structure, and nutritional state of *Dreissena* populations in southern Lake Michigan // *J. Great Lakes Res.* — 2010. — V. 36 — P. 5–19.
5. Pavlova V. First finding of deepwater profunda morph of quagga mussel *Dreissena bugensis* in the European part of its range // *Biol. Invasions.* — 2012. — V. 14 — № 3 — P. 509–514.
6. Peyer S.M., Hermanson J. C., Lee C. E. Developmental plasticity of shell morphology of quagga mussels from shallow and deep-water habitats of the Great Lakes // *J. Exp. Biol.* — 2010. — V. 213 — P. 2602–2609.
7. Quagga and zebra mussels: Biology, impacts, and control. Nalepa T. F., Schloesser D. (eds). Second Edition. Boca Raton: CRC Press, 2014. 775 p.
8. Turner E.H., Bootsma H. A., Lafrancois B. M. Dreissenid metabolism and ecosystem-scale effects as revealed by oxygen consumption. *J Great Lakes Res.* — 2015. — V. 41 — S3 — P. 27–37.
9. Дрейссена *Dreissena polymorpha* (Pall.) (Bivalvia, Dreissenidae): Систематика, экология, практическое значение. — М.: Наука, 1994. 240 с.
10. Павлов Д.Ф., Щербина Г.Х., Пряничникова Е.Г. Накопление некоторых тяжёлых металлов *Dreissena polymorpha* (Pallas) и *D. bugensis* (Andrusov) Рыбинского водохранилища и вопрос об их роли в самоочищении водоёма // В сб.: Дрейссениды: Эволюция, систематика, экология. Лекции и материалы докладов I-ой Международной школы-конференции. — Ярославль: Ярославский печатный двор, 2008. С. 106–110.
11. Павлова В.В., Пряничникова Е.Г. Эколого-морфологическая характеристика *Dreissena bugensis* Чебоксарского водохранилища (с описанием глубоководного экотипа) // *Российский журнал биологических инвазий.* — 2016. — № 2 — С. 116–127.
12. Пряничникова Е.Г. // В сб.: Дрейссениды: Эволюция, систематика, экология. Лекции и материалы II-ой Международной школы-конференции. — Ярославль: Канцлер, 2013. С. 91–94.
13. Соколова Е. А. Влияние аномально высокой температуры на численность велигеров дрейссен в планктоне Рыбинского водохранилища // В сб.: Дрейссениды: Эволюция, систематика, экология. Лекции и материалы II-ой Международной школы-конференции. — Ярославль: Канцлер, 2013. С. 102–105.

© Павлова Вера Валерьевна (verasm@mail.ru).

Журнал «Современная наука: актуальные проблемы теории и практики»



Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина