

На правах рукописи



Пряничникова Екатерина Геннадьевна

**СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ
ДРЕЙССЕНИД РЫБИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА**

03.02.08 – Экология

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Борок – 2012

Работа выполнена в лаборатории экологии водных беспозвоночных
Федерального государственного бюджетного учреждения науки Институте
биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН

Научный руководитель: доктор биологических наук
Щербина Георгий Харлампиевич

Официальные оппоненты: доктор биологических наук, профессор
Яковлев Валерий Анатольевич
кандидат биологических наук
Вербицкий Владимир Борисович

Ведущая организация: Федеральное государственное бюджетное учреждение
науки Институт озераведения РАН

Защита диссертации состоится «13» декабря 2012 г. в 10 часов на заседании
Диссертационного совета ДМ 002.036.01 при Институте биологии внутренних
вод им. И.Д. Папанина по адресу: 152742 п. Борок Некоузского р-на
Ярославской области
Тел/факс (48547) 24042; e-mail: dissovet@ibiw.yaroslavl.ru

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Федерального
государственного бюджетного учреждения науки Институте биологии
внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН

Автореферат разослан «9» ноября 2012 г.

Ученый секретарь диссертационного совета,
доктор биологических наук



Л.Г. Корнева

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность исследования. Дрейссениды при вселении в водоем оказывают значительное воздействие на экосистему водоема в целом, но особенно заметно влияние на донные сообщества, частью которых они являются. Инвазионные виды считаются одной из основных угроз для биоразнообразия экосистем (Экологические проблемы..., 2001). Бугская дрейссена сравнительно недавно начала свое вселение в водоемы, где до нее уже существовал другой вид – полиморфная дрейссена. В связи с этим актуальным является изучение совместной роли двух видов дрейссенид в формировании структуры донных сообществ и трансформации экологических условий в водоемах.

Цель и задачи исследования. Цель работы – изучение особенностей биологии двух видов дрейссенид (*Dreissena polymorpha* и *D. bugensis*) и характеристик образуемых ими сообществ макрозообентоса в Рыбинском водохранилище. Для достижения цели были поставлены следующие задачи:

- Выявить особенности пространственного распределения, сезонной и многолетней динамики сообществ дрейссенид.
- Изучить и сравнить видовой состав и структуру макрозообентоса биоценоза, формируемого моллюсками.
- Экспериментально исследовать фильтрационную активность двух видов дрейссенид.
- С помощью метода ПНЖК-маркеров определить спектр питания дрейссенид в водоеме и его сезонные изменения.

Научная новизна. Впервые для Рыбинского водохранилища в совместных поселениях двух видов дрейссенид изучены сезонная и многолетняя динамика их популяций, а также макрозообентоса сформированного сообществом этих моллюсков. Определена скорость фильтрации обоих видов дрейссенид из совместных мест обитания. Впервые в мире изучен состав пищи полиморфной и бугской дрейссены с помощью жирнокислотных маркеров в естественных условиях.

Практическое значение. Работа выполнена в рамках бюджетных тем лаборатории экологии водных беспозвоночных ИБВВ РАН и гранта РФФИ 09-04-01085-а. Полученные результаты по влиянию дрейссенид на структуру макрозообентоса позволяют прогнозировать изменение экосистем водоемов при вселении и после прекращения воздействия ключевых видов.

Полученные результаты исследования могут быть использованы для: а) расчета рыбопродукции водохранилища в условиях доминирования в донных сообществах двух видов дрейссенид; б) расчёта фильтрационной активности дрейссенид в водохранилище и уточнении их роли в процессах очищения водоема; в) чтения курсов по гидробиологии и экологии.

Защищаемые положения. 1). В Волжском плесе Рыбинского водохранилища в совместных поселениях *D. bugensis* вытесняет *D. polymorpha* за счет более высокой скорости фильтрации и особенностей питания.

2). Для биоценозов с долей *D. polymorpha* $\geq 50\%$ характерны максимальное видовое богатство и обилие макрозообентоса. При увеличении доли *D. bugensis* в совместных поселениях эти показатели достоверно снижаются. Наименьшее видовое богатство и обилие макрозообентоса обнаружены в биоценозах с долей *D. bugensis* $> 50\%$.

Апробация работы. Материалы диссертации доложены в виде секционных и стендовых докладов на международных и всероссийских конференциях: «Экологические проблемы литорали равнинных водохранилищ» (Казань, 2004), «Инвазии чужеродных видов в Голарктике-2» (Борок, 2005), «Дрейссениды: эволюция, систематика, экология» (Борок, 2008), XI съезде Гидробиологического общества РАН (Тольятти, 2006); на конференции молодых ученых (Улан-Удэ, 2007); «Бассейн Волги в XXI-м веке: структура и функционирование экосистем водохранилищ» (Борок, 2012).

Личный вклад автора. Сбор материала, определение видового состава групп макрозообентоса, изучение скорости фильтрации и статистическая обработка выполнены лично автором. Определение жирных кислот (ЖК) в пробах и статистическая обработка полученных результатов проведены сотрудниками Института биофизики СО РАН: д.б.н. Н.Н. Сущик, к.б.н. Г.С. Калачевой и к.б.н. О.Н. Махутовой. Доля личного участия автора в совместных публикациях пропорциональна числу авторов.

Публикации. По теме диссертации опубликовано 14 работ, из них 5 – в изданиях, рекомендованных ВАК.

Структура и объем диссертации. Работа изложена на 179 страницах и состоит из введения, 6 глав, выводов и списка литературы (176 источников, в том числе 35 на иностранных языках); включает 18 таблиц, 38 рисунков и 3 приложения.

Благодарности. Благодарю моего научного руководителя д.б.н. Г.Х. Щербине за консультации и неоценимую помощь при обработке материала и написании диссертации. За помощь в сборе материала огромную благодарность выражаю А.Э. Добрынину, Ю.В. Герасимову и команде НИС «Академик Топчиев». За помощь в организации и постановке экспериментов по скорости фильтрации дрейссенид автор выражает признательность д.б.н. Л. Г. Корневой. Особую благодарность хочу выразить сотрудникам Института биофизики СО РАН: О.Н. Махутовой, М.И. Гладышеву, Н.Н. Сущик и Г.С. Калачевой за разработку метода изучения питания дрейссенид с помощью полиненасыщенных жирных кислот (ПНЖК), обработку проб и проведение стажировки. За помощь в работе над рукописью диссертации выражаю признательность к.б.н. В.А. Гусакову. Автор благодарен и глубоко признателен сотрудникам лаборатории экологии водных беспозвоночных ИБВВ РАН за неоценимую помощь и поддержку.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. Обзор литературы

Во вновь заселяемых водоемах распространение дрейссенид носит взрывообразный характер, наблюдающийся нередко при естественном или искусственном вселении вида в новые условия, где он занимает свободную экологическую нишу. Биотопом дрейссены может быть любой твердый субстрат как минерального, так и органического происхождения, на богатом органическими веществами иле она не живет. *Dreissena polymorpha* весьма чувствительна к содержанию растворенного в воде кислорода. Хорошо переносит повышенную минерализацию воды, но моллюски, живущие в пресной воде, в значительной мере утрачивают способность существования в соленой воде и погибают при резком колебании солености (Жадин, 1946). *Dreissena bugensis* расселяется значительно быстрее, чем *D. polymorpha*. В бассейн Волги *D. bugensis* вселилась совсем недавно – во второй половине 80-х годов 20-го столетия. Ранее этот вид встречался только в водоемах бассейна р. Днепр. После создания Днепровского каскада водохранилищ первой начала осваивать их *D. polymorpha*, но со временем проникла в водохранилища и стала ее вытеснять менее чувствительная к недостатку растворенного в воде кислорода *D. bugensis*. Наиболее вероятный путь расселения *D. bugensis* начинается в канале Северский Донец – Донбасс, через реки Северский Донец и Дон до канала Волга–Дон, и далее вверх и вниз по Волге. Возможно так же, что происходило не только постепенное распространение вида по имеющимся водным путям, но и расселение из различных локальных исходных поселений (Антонов, Козловский, 2003). Распространение *D. bugensis* до верхней Волги могло проходить за счет различных антропогенных векторов, а вниз в течение нескольких лет она распространилась естественным путем, где ее инвазия завершилась успешной натурализацией в доступных местообитаниях (Орлова, Щербина, 2001). *D. bugensis* – эвритопный вид, который поселяется на чистых песках, песках разной степени заиления, камнях, илах, затопленных кустарниках, деревьях, корневищах, на металлических и бетонных конструкциях, на макрофитах, но избегает черных илов. Встречаются моллюски как на больших, так и на малых глубинах. Выносят колебания температуры от 0.5 до 28 °С (Лубянов, Золотарева, 1976). *D. bugensis* является менее эвригалинным видом, чем *D. polymorpha* (Алексеевко, Александрова, 1987). Дрейссениды раздельнополы (Львова, Макарова, и др., 1994).

Глава 2. Краткая характеристика района исследования

Рыбинское водохранилище, заполнение которого проходило с 1941 по 1947 г. – равнинно-котловинный водоем озерного типа. Оно создано главным образом для целей энергетики и водного транспорта. Водоохранилище также является рыбохозяйственным водоемом, источником водоснабжения и местом отдыха населения. Основные параметры гидрологические и гидрохимические параметры Рыбинского водохранилища представлены в следующих работах

(Волга и ее жизнь, 1978; Литвинов и др., 2001; Рыбинское водохранилище, 1972; Литвинов, Рощупко, 2007).

Часть Волжского плеса, расположенная от Угличской плотины до села Глебово по конфигурации и строению берегов напоминает реку. Кроме русла Волги здесь затоплена узкая полоска поймы. Ниже с. Глебово в долине Волги развита левобережная пойма, за счет которой образовалась широкая мелководная зона с довольно сложным рельефом дна. Площадь плеса 80 км^2 , или 2% от общей (Антипова, 1961; Буторин и др., 1975). В стержневой части русла Волжского плеса устойчивое накопление донных отложений начинается там, где заметное расширение плеса сопровождается уменьшением проточности. Средняя мощность слоя отложений, представленных в русле песчаным серым и серым илом, колеблется от 35 до 48 см, на склонах мощность отложений несколько больше (Рыбинское водохранилище, 1972). Волжский плес относится к наиболее проточным участкам водохранилища. В связи с этим содержание органических веществ (ОВ) существенно зависит от водности года. В многоводный год здесь задерживаются трансформированные весенние воды с относительно высоким содержанием ОВ, но меньшей цветностью, чем в верхней части водохранилища. Преобладают гидрокарбонаты кальция – около 70% мг-экв. Увеличение минерализации наблюдается от весны к зиме за счет усиления роли грунтового питания (Былинкина, 2001).

Максимальная биомасса водорослей в открытом побережье наблюдается летом при вегетации диатомовых и сине-зеленых. В среднем, общая биомасса фитопланктона открытых участков изменяется от 0.99 до 1.86 г/м^3 (Соловьева, Корнева, 2006). Основу численности и биомассы зоопланктона образуют виды, характерные для более эвтрофных вод (Ривьер, 1988). В открытом мелководье Волжского плеса минимальная биомасса бентоса постоянно регистрируется на глубине 1.5 м, где она в 3–4 раза меньше, чем на соседних с ней глубинах (Щербина, 1993).

Глава 3. Материал и методы исследований

Для изучения пространственного распределения дрейссенид в Рыбинском водохранилище материал собирали в 2005 г. в комплексных рейсах ИБВВ РАН на теплоходе «Академик Топчиев». Всего собрано 21 проба дрейссенид. Большая часть станций располагалась в юго-западной части водоема, отграниченной по историческому водоразделу между бассейнами рек Молога и Шексна линией от центрального мыса (на территории Дарвинского государственного заповедника) до Рожновского мыса Каменниковского полуострова (район плотины и шлюзов у г. Рыбинск) (рис. 1А).

Пробы отбирали модифицированным дночерпателем ДАК-100 (площадь захвата 0.01 м^2) и дночерпателем ДАК-250 (площадь захвата 0.25 м^2) по 2 выемки в трех точках на каждой станции. Определяли плотность (экз./ м^2) и биомассу (г/м^2) моллюсков. Для оценки возрастной структуры дрейссенид у всех особей в пробе проводили видовую идентификацию, определяли сырую массу и измеряли длину раковины. Дополнительно, для проверки точности

оценок численности сеголеток дрейссенид и обнаружения участков новых поселений дрейссены бугской исследовали твердые субстраты с обрастаниями моллюсков, попадавшие в донный ихтиологический трал.

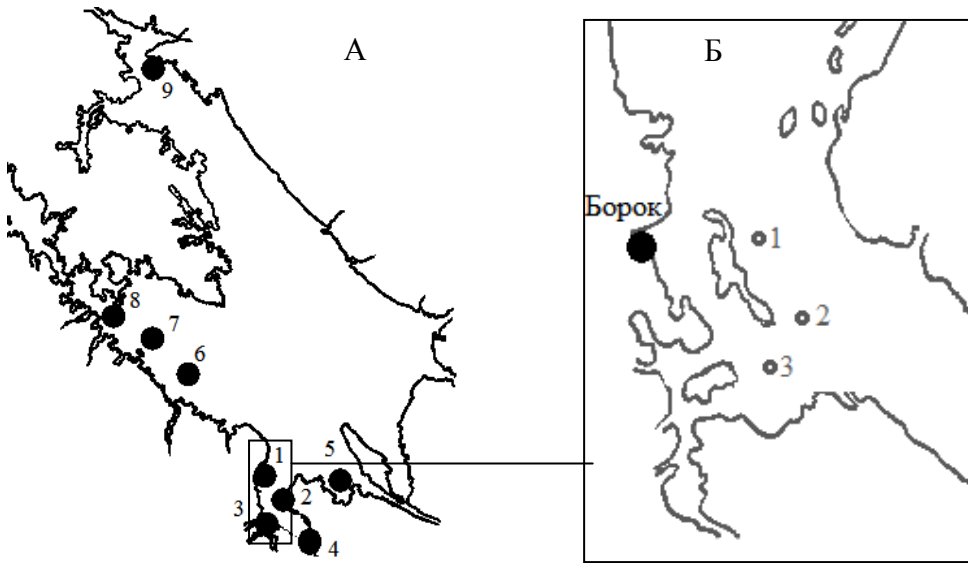


Рис. 1. Карта-схема отбора проб дрейссенид в Рыбинском водохранилище (А, 2005 г.) и в Волжском плесе при сезонных наблюдениях (Б, 2005–2007 гг.)

Для изучения сезонной и многолетней динамики дрейссенид и макрозообентоса формируемого ими биоценоза пробы собирали на трех станциях Волжского плеса Рыбинского водохранилища. Станции № 1 (58°04'09" с.ш., 38°17'17" в.д.) и № 2 (58°03'12" с.ш., 38°18'16" в.д.) располагались на склоне затопленного русла Волги, ст. № 3 (58°03'12" с.ш., 38°18'16" в.д.) – в месте слияния р. Сутка с водохранилищем (рис. 1Б). Глубина на станциях изменялась от 4 до 6 м и зависела от сезонных колебаний уровня воды в водохранилище. Грунт на всех станциях представлен заиленным ракушечником и илистым песком. Сбор проводили через каждые 2 недели с мая по октябрь 2005–2007 г. дночерпателем ДАК-100 (по 2 выемки в пробе). Всего собрана и обработана 261 проба. Грунт промывали через сито из газа с размером ячеек 220 мкм. Дрейссенид и крупных моллюсков идентифицировали до вида, измеряли и взвешивали в живом состоянии. Определяли плотность (экз./м²) и биомассу (г/м²) моллюсков. Макробеспозвоночных из остатков грунта выбирали живыми с последующей фиксацией 8%-ным формалином. После их трехмесячной выдержки приступали к камеральной обработке. Выбранных животных, после наружного обсушивания с помощью фильтровальной бумаги, взвешивали на торсионных весах с точностью до 0.05 мг, затем измерялись их линейные размеры с точностью до 0.1 мм. У хирономид под биноклем измеряли ширину головной капсулы, что необходимо для определения их возраста и идентификации видов из родов *Procladius* и *Cryptochironomus*. Камеральную обработку проб проводили по методике, принятой в ИБВВ РАН (Методика изучения ..., 1975) с некоторыми дополнениями (Щербина, 1993).

Биоценоз *D. polymorpha* или *D. bugensis* выделяли по доле вида свыше 50% от общей численности дрейссенид.

В последующие годы (2008–2009 и 2012), для уточнения полученных результатов были проведены сборы дрейссенид на этих же станциях по методике, указанной выше.

Сбор проб дрейссенид для определения спектра питания с помощью ЖК-маркеров проводили в июне–сентябре 2007 г. на станциях 1–3. В лабораторных условиях проводили вскрытие моллюсков для отбора мышечной ткани. На тех же станциях отбирали интегральные пробы сестона с помощью батометра. Пробы сестона фильтровали через фильтры «Владипор» № 5 (диаметр пор 0.6 мкм) с прокладкой из BaSO₄. Затем фильтры подсушивали и снимали осадок вместе со слоем BaSO₄. Дальнейшая обработка 12 проб мышечной ткани моллюсков и 4 проб сестона состояла из экстракции липидов хлороформом и этанолом в соотношении 2:1, приготовления метиловых эфиров ЖК и экстракции их для газохроматографического анализа (Махутова, 2007). Определение ЖК в пробах выполнено сотрудниками Института биофизики СО РАН: Н.Н. Сущик, Г.С. Калачевой и О.Н. Махутовой. Для статистической обработки результатов использовали метод корреляционных графов, детально описанный в литературе (Gladyshev et al., 2001).

Для определения скорости фильтрации дрейссенид применяли метод, основанный на учете изменения концентрации водоросли *Chlorella* sp. в результате жизнедеятельности моллюсков (Алимов, 1981; Методика исследования двустворчатых моллюсков, 1990). Время экспозиции эксперимента составило семь суток при низкой начальной концентрации хлореллы (1.5 г/м³), восемь суток при средней (9.2 г/м³) и десять суток при высокой (31.4 г/м³) Раз в сутки осуществляли отбор проб воды для подсчета численности и биомассы хлореллы. Подробная методика и схема проведения эксперимента изложены в (Пряничникова, Щербина, 2005).

Глава 4. Сообщества дрейссенид Рыбинского водохранилища

4.1. Распространение *Dreissena polymorpha* и *D. bugensis* в 2005 г.

В Рыбинском водохранилище поселения *D. polymorpha* выявлены на всех девяти станциях, расположенных на разных участках водоема (рис. 1А). Максимальная численность и биомасса *D. polymorpha* отмечены на ст. 1. – 3050 экз./м² и 3806.87 г/м², соответственно. Минимальные численность и биомасса дрейссены полиморфной были в Волжском плесе на самой южной ст. 4, расположенной около г. Мышкин – здесь обнаружены единичные экземпляры этого вида среди плотных поселений дрейссены бугской. У *D. polymorpha* наиболее часто (35% особей) встречались экземпляры от 15 до 20 мм, максимальная длина моллюсков достигала 31 мм. Вклад сеголеток дрейссены полиморфной, найденных лишь на станциях 1 и 7, в общую численность этого вида был незначителен – <2%.

Массовые поселения *D. bugensis* встречены в речной части Волжского плеса (станции 1–4) (рис. 1А). Дрейссена бугская преобладала по численности и по биомассе на станциях 2–4. Максимальные численность (3866 экз./м² или >95% общего количества дрейссенид) и биомасса (6198.3 г/м²), бугской дрейссены отмечены на станции ст. 3, минимальные – на ст. 1 (соответственно 767 экз./м² или < 30% и 1731.17 г/м²).

Максимальная численность *D. bugensis* на всех станциях приходилась на моллюсков размерной группы 25–30 мм (в среднем 60% числа особей вида), отдельные экземпляры достигали в длину 37 мм, сеголетки в пробах отсутствовали. На границе Волжского и Главного плесов в количественных пробах и в качественных сборах с твердых субстратов, поднятых донными тралами, встречались единичные экземпляры взрослых особей *D. bugensis*. За пределами Волжского плеса бугская дрейссена не обнаружена в количествах, подтверждающих постоянное присутствие и размножение вида.

Таким образом, совместные поселения двух видов дрейссенид в Рыбинском водохранилище обнаружены только в Волжском плесе, как и в предыдущих исследованиях (Орлова, Щербина, 2001, 2002; Пряничникова и др., 2011).

4.2. Многолетняя и сезонная динамика дрейссенид в Волжском плесе

Наблюдения в 2005–2007 гг. показали, что за этот период численность популяции *D. polymorpha* увеличилась в среднем в два раза, однако биомасса не изменилась. Численность популяции *D. bugensis* за это же время возросла более чем в три раза, биомасса – вдвое. Соответственно доля бугской дрейссены в совместных поселениях, как по численности, так и по биомассе, в среднем увеличилась до 63 и 74% соответственно (рис. 2).

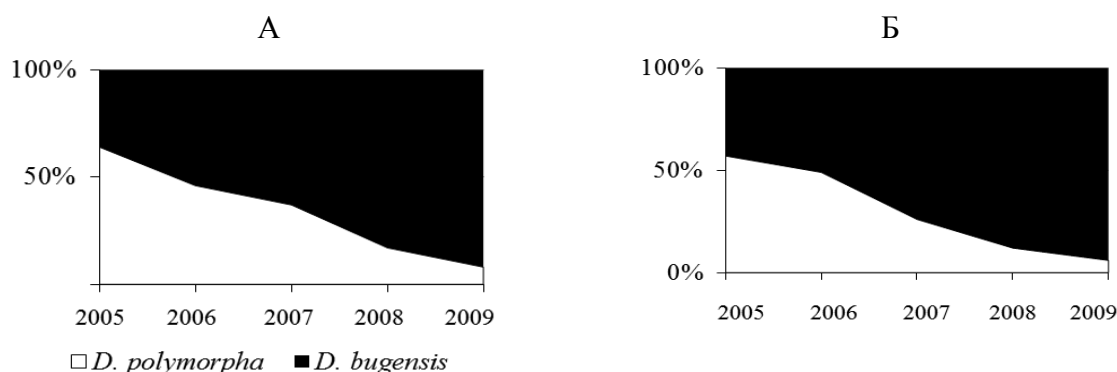


Рис. 2. Соотношение численности (А) и биомассы (Б) *D. polymorpha* и *D. bugensis* в Волжском плесе Рыбинского водохранилища в 2005–2009 гг.

Дальнейшие исследования (2008–2009 гг.) показали, что доля *D. bugensis* продолжала возрастать (Пряничникова, 2008; неопубликованные данные автора). К 2012 г. на ст. 1 она почти вытеснила *D. polymorpha*, однако за пределами Волжского плеса водохранилища бугская дрейссена не обнаружена. Вытеснение полиморфной дрейссены бугской из совместных поселений в водохранилище связано с более высокой скоростью роста *D. bugensis*. Это подтверждают результаты эксперимента, проведенного В.В. Павловой (ИБВВ РАН, устное сообщение), по данным других экспериментальных работ *D. bugensis* в условиях пониженной концентрации пищи растет в 4–19 раз быстрее, чем у *D. polymorpha* (Орлова и др., 2004). В Саратовском водохранилище *D. bugensis* стала массовым видом всего за 6 лет, вытеснив при этом почти полностью *D. polymorpha*. По численности доля бугской дрейссены

в совместных поселениях варьировала от 92 до 99.8% (Антонов, Козловский, 2001). В Куйбышевском водохранилище с появлением *D. bugensis* наметилось снижение количества *D. polymorpha*. С 2000 по 2008 г. численность моллюска в верхних плесах водохранилища сократилась на 10%, а биомасса – на 40% (Яковлева, 2010). Напротив, показатели *D. bugensis* возросли в 5.5 и 2.5 раза соответственно. В Учинском водохранилище *D. bugensis* в современный период также составляет основу сообщества двух видов дрейссенид (устное сообщение А.А. Львовой, МГУ).

Сезонная динамика численности *D. polymorpha* и *D. bugensis* характеризовалась одним пиком в июле–августе. Сезонный ход численности двух видов не различался, в то время как биомасса *D. bugensis* весь сезон была выше, чем таковая *D. polymorpha*, что объясняется более высоким темпом роста молоди бугской дрейссены.

4.3. Размерная структура и размножение *D. polymorpha* и *D. bugensis*

Сопоставление размеров и возраста дрейссенид, особенно *D. bugensis* затруднительно из-за широкого размерного диапазона одновозрастных групп. Так, в Учинском водохранилище к концу сезона размеры сеголеток полиморфной дрейссены варьируют от 1 до 17 мм (Львова, 1980). В Рыбинском водохранилище максимальный размер сеголеток *D. polymorpha* равен 11 мм (устное сообщение А.А. Львовой, МГУ).

Одной из особенностей популяции *D. polymorpha* в 2005–2007 гг. было почти полное отсутствие особей размером > 30 мм. В 2005 г. в течение всего сезона преобладали особи размером 20.1–25.0 мм. Подобная ситуация наблюдалась в Каневском водохранилище, когда в донной популяции полиморфной дрейссены отсутствовали моллюски размером > 25 мм (Протасов, 2008). Таких размеров *D. polymorpha* достигает в возрасте 3–4 лет (Львова, 1980; Львова и др., 1994). В Учинском водохранилище большую часть погибшей *D. polymorpha* составляли моллюски размером 22–26 мм (Львова, 1980). В Саратовском водохранилище большая часть (63.5%) особей *D. polymorpha* достигает возраста 4–5+. На моллюсков возраста 3+ и 6+ приходится примерно по 15% и только 4% случаев – на возраст 7+. В 63% случаев размерный ряд *D. polymorpha* заканчивается 22–28 мм (Антонов, 2000). На основании этих фактов было сделано предположение, что в Рыбинском водохранилище особи *D. polymorpha* после достижения длины 25 мм начинают отмирать. Высокая смертность моллюсков 25–30 мм подтверждается тем, что за три года исследований обнаружено только несколько экземпляров длиной 32–34 мм.

В 2005 г. в Рыбинском водохранилище зарегистрированы единичные молодые особи *D. polymorpha*, что свидетельствовало о низкой интенсивности размножения. Численность велигеров в зоопланктоне также была относительно низкой – в среднем по водохранилищу 10.8, в Волжском плесе – 5.1 тыс. экз./м³ (Соколова, 2008). В Учинском водохранилище подобная ситуация отмечена при отсутствии половозрелых сеголеток, осевших осенью предыдущего года, а также естественной убыли осевших в середине лета двухлеток и трех–четырёхлеток дрейссены (Львова, 1980). Там первый пик численности

велигеров дают сеголетки осеннего оседания, второй – двухлетки осеннего оседания и осевшие в июле сеголетки, а третий – осевшие в июле двухлетки и трех–четырёхлетки дрейссены.

В 2006 г. с июля по октябрь преобладали особи *D. polymorpha* размером ≤ 10 мм, что свидетельствовало о массовом размножении моллюсков. Численность велигеров в зоопланктоне также была высокой: в среднем 15.88–34.45 тыс. экз./м³ для водохранилища и до 56.1 тыс. экз./м³ в Волжском плесе (Соколова, 2008; Лазарева, Жданова, 2008). В 2005 и 2007 гг. моллюски ≤ 10 мм так же присутствовали, но были немногочисленны. Таким образом, *D. polymorpha* в Волжском плесе водохранилища размножалась два года из трех. Наибольшее количество осевших моллюсков длиной ≤ 5 мм появлялось в конце августа – начале сентября, тогда как максимум велигеров в планктоне наблюдали в конце июля – начале августа (Пряничникова, 2008). По видимому, *D. polymorpha* успевает к июлю–августу набрать требуемую для созревания гонад сумму эффективных температур и поэтому на следующий год она способна размножаться. Во всех популяциях *D. polymorpha* сумма градусодней, необходимых для развития гонад от первой стадии до начала нереста, близка к 2500°C (Львова, Макарова, 1994).

В 2005 г. у дрейссенид Рыбинского водохранилища фактически отсутствовали моллюски размером 1–10 мм. В 2006 г. в Волжском плесе в массе зарегистрированы сеголетки *D. bugensis*, в больших количествах они появились на месяц раньше, чем у *D. polymorpha*. Как следствие, в 2007 г. в популяции бугской дрейссены увеличилась доля размерной группы 15–20 мм. Особи *D. polymorpha* второго года жизни достигали длины 10–15 мм, то есть *D. bugensis* в водохранилище растет быстрее, чем *D. polymorpha*. Цикл развития гонад и нерест бугской дрейссены более продолжительные и заканчиваются позднее, чем у полиморфной (устное сообщение А.А. Львовой, МГУ). Более растянутые сроки размножения *D. bugensis*, возможно, способствуют более эффективному расселению и дают определенные преимущества для выживания свежесевших моллюсков. Появление в начале сезона 2007 г. моллюсков размерных групп до 10 мм говорит о том, что поздней осенью предыдущего года (2006 г.), велигеры последних стадий своего развития (педивелигер и великонх) после оседания пережили зиму и продолжили свое развитие весной. Возможность такого показана в работе (Львова, Макарова, 1994). Развитие крупных велигеров *D. polymorpha* замедляется при понижении температуры воды осенью, и они могут «входить в зиму» (Кирпиченко, 1964).

Таким образом, в Волжском плесе *D. bugensis* размножалась лишь один раз за три года. Такое размножение, вероятно, связано с недостатком тепла для нее в Рыбинском водохранилище. *D. bugensis* – южный вид, вселившийся к нам относительно недавно. По-видимому, ей не хватает одного вегетационного сезона для накопления суммы температур, необходимой для начала размножения. Развитие гонад происходит только в теплый сезон, зимой рост половых клеток практически останавливается (Львова, Макарова, 1994). Размножение бугской дрейссены один раз в несколько лет зафиксировано и в Угличском водохранилище (Орлова, Щербина, 2001, 2002; Щербина, 2008).

Оседающие велигеры начинают прикрепляться к субстрату по достижении длины 200 мкм, однако большая часть особей продолжает вести планктонный образ жизни, пока нередуцированный велюм позволяет им парить в толще воды (Кирпиченко, 1971). За это время они успевают вырасти до 225–255 мкм. Одновременно подрастают велигеры нового поколения и оседают вместе с запаздывающими личинками предыдущего поколения. Таким образом, из одновременно осевших велигеров возникают разноразмерные и разновозрастные группы поствелигеров. В результате в однолетней популяции моллюска в течение года встречаются особи длиной от 0.3 до 15 мм. Зимовка мелких (1–2 мм) особей может быть причиной раннего появления моллюсков размерной группы до 5 мм в начале следующего вегетационного сезона.

Несмотря на то, что размножение *D. bugensis* происходит не каждый год, наблюдается тенденция к увеличению ее количества и вытеснению *D. polymorpha* в совместных местообитаниях. По отношению к абиотическим факторам, наибольшая разница между этими двумя видами состоит в чувствительности к содержанию кислорода в воде. Полиморфная дрейссена – более оксифильный вид, критическое насыщение воды кислородом составляет 25% (Мороз, 1980; Шкорбатов, 1983). Ее численность в условиях дефицита кислорода будет снижаться, в то время как количество бугской дрейссены сможет сохраниться неизменным или даже увеличиться.

Глава 5. Структура макрозообентоса биоценозов дрейссенид

По результатам многочисленных исследований различных авторов (Каратаев, Ляхнович, 1988; Перова, Щербина, 1998; Щербина, 2001; Пряничникова, 2007; Яковлева, Яковлев, 2011) дрейссениды в благоприятных для них условиях выступают как доминирующий элемент донных и перифитонных сообществ макробеспозвоночных, а также как мощный биотический фактор формирования всего облика экосистемы. В зависимости от различных абиотических и биотических факторов в комплекс доминантов биоценозов дрейссенид входят различные виды макробеспозвоночных. Развитие биоценоза *D. polymorpha* на затопленных руслах рек, особенно в речных плесах водохранилищ, способствует обогащению грунтов органическим веществом (Каратаев и др., 1994). В результате жизнедеятельности этого моллюска-фильтратора в донные отложения поступают агглютинаты и фекалии, которые служат пищей и строительным материалом для домиков многих донных беспозвоночных.

В течение 2005–2007 гг. в Волжском плесе Рыбинского водохранилища в составе сообществ макрозообентоса биоценоза дрейссенид обнаружено 103 таксона беспозвоночных, из них 97 в ранге вида. Наиболее широко представлены хирономиды (40 видов и форм), несколько меньше – моллюски (27 таксонов), олигохеты (12 видов) и пиявки (5). Кроме того в поселениях дрейссенид обнаружены полихеты (1 вид), ракообразные (2), личинки поденок (3), ручейников (6) и мокрецов (4). Индекс фаунистического сходства между изученными станциями Волжского плеса был достаточно высоким, наибольшие значения (0.75) отмечены между биотопами с доминированием *D. polymorpha*

(станции 1 и 3), наименьшие (0.62) – зарегистрированы между ст. 1 и ст. 2 (с доминированием *D. bugensis*). Видовое богатство макрозообентоса было максимальным на станциях, где доминировала *D. polymorpha*. Сезонный ход численности и биомассы макрозообентоса в биоценозах дрейссенид формировали изменения связанные с биологией видов основных групп бентоса: хирономид и олигохет. Резкие снижения численности и биомассы, наблюдаемые в начале-середине лета, связаны с массовым вылетом хирономид. Изменения обилия хирономид и олигохет также отразились и на динамике трофической структуры макрозообентоса биоценоза дрейссенид.

Наибольшее количество таксонов (101) обнаружено в биоценозе с доминированием *D. polymorpha*. Большинство из них представлены хирономидами (39), моллюсками (27) и олигохетами (15). В биоценозе с доминированием *D. bugensis* выявлено 55 таксонов. Основу видового богатства данного биоценоза формировали хирономиды (23) и олигохеты (11). В биоценозе *D. polymorpha* среднее число видов в пробе (12 ± 0.38) было достоверно выше ($p < 0.05$), чем в биоценозе *D. bugensis* (6 ± 0.31).

К постоянным видам макробеспозвоночных (частота встречаемости $\geq 50\%$) биоценоза *D. polymorpha* относились олигохеты: *Potamothenix moldaviensis*, *Limnodrilus hoffmeisteri*, хирономида *Cryptochironomus obreptans* и пиявка *Helobdella stagnalis* (табл. 1). *Limnodrilus hoffmeisteri* и *Helobdella stagnalis* так же являются постоянными для биоценоза полиморфной дрейссены в озере Плещеево (Щербина, 2007). В биоценозе с доминированием *D. bugensis* выделены только два постоянных вида макрозообентоса – олигохеты *Potamothenix moldaviensis* и *Limnodrilus hoffmeisteri*.

В поселениях обоих видов дрейссенид Волжского плеса водохранилища наибольшая частота встречаемости отмечена для олигохеты *Potamothenix moldaviensis*. Это связано с тем, что в Рыбинском водохранилище данный вид характеризуется высокой встречаемостью и за пределами биоценозов дрейссенид (Перова, 2004).

Таблица 1. Частота встречаемости (%) постоянных видов макробеспозвоночных в биоценозах дрейссенид Волжского плеса Рыбинского водохранилища

Вид	Биоценозы с доминированием	
	<i>D. polymorpha</i>	<i>D. bugensis</i>
<i>Potamothenix moldaviensis</i>	94	84
<i>Limnodrilus hoffmeisteri</i>	76	58
<i>Helobdella stagnalis</i>	74	21
<i>Cryptochironomus obreptans</i>	67	33

В биоценозе с доминированием *D. polymorpha* выше не только видовое богатство, но и видовое разнообразие. Между биоценозами двух видов дрейссенид существуют достоверные отличия ($p < 0.05$) по величине индекса Шеннона: 2.12 ± 0.09 (биоценоз *D. bugensis*) и 2.66 ± 0.06 (биоценоз *D. polymorpha*).

Несмотря на близкий сезонный ход обилия, количественные показатели макрозообентоса биоценозов с доминированием разных видов дрейссенид достоверно различались (табл. 2). Наибольшие численность и биомасса зарегистрированы в биоценозе с доминированием полиморфной дрейссены.

Таблица 2. Количественные характеристики макрозообентоса биоценозов дрейссенид Волжского плеса Рыбинского водохранилища

Годы	Биоценоз с доминированием	
	<i>D. polymorpha</i>	<i>D. bugensis</i>
2005	$\frac{2347 \pm 390}{11.1 \pm 0.86}$	$\frac{802 \pm 105}{4.7 \pm 0.55}$
2006	$\frac{2434 \pm 234}{8.0 \pm 0.28}$	$\frac{818 \pm 152}{4.1 \pm 0.46}$
2007	$\frac{1873 \pm 297}{7.8 \pm 0.50}$	$\frac{688 \pm 111}{3.2 \pm 0.17}$

Примечание. Над чертой – численность, экз./м², под чертой – биомасса, г/м².

Наибольший вклад в количество макрозообентоса в биоценозе *D. polymorpha* вносили олигохеты. В биоценозе *D. bugensis* олигохеты также составляли значительную долю численности макрозообентоса, но наибольший вклад в биомассу вносили хирономиды. Это связано с тем, что удельный вес особей этой группы был достоверно выше почти в два раза, чем в биоценозе *D. polymorpha*.

Олигохеты играли значительную роль также в трофической структуре макрозообентоса биоценоза дрейссенид. Эти детритофаги-глотатели составляли более 50% численности и около 40% биомассы обоих биоценозов. Высокая доля детритофагов-глотателей объясняется тем, что дрейссениды осаждают большое количество взвешенного органического вещества в виде фекалий и агглютинатов, составляющих основу питания олигохет (Монаков, 1998). Большое значение (до 19% численности и 44% биомассы) в биоценозах дрейссенид имели фитодетритофаги-фильтраторы+собиратели (в основном личинки хирономид и некоторые виды моллюсков). Представители данной трофической группы предпочитают питаться в биоценозе дрейссенид (Львова, Извекова, 1973; Монаков, 1998).

Повышение плотности поселений дрейссенид приводит к увеличению продуктов их жизнедеятельности, которые, оседая на дно, положительно влияют на развитие макрозообентоса, особенно олигохет и хищных беспозвоночных. Например, в 1990 г. в Рыбинском водохранилище плотность друз *D. polymorpha* возросла в 2.3 раза относительно 1980 г., доля олигохет в биоценозе увеличилась в 6.3 раза (Перова, Щербина, 1998). Рост биомассы донных сообществ (более чем на порядок) был отмечен при вселении *D. polymorpha* в оз. Лукомское (Ляхнович и др., 1983). Преимущество агглютинированных кормов объясняется тем, что, ослизнясь в мантийной

полости моллюсков, взвесь обогащается бактериями и становится более усвояемой благодаря пищеварительному действию экзоферментов мукоцитов моллюска (Львова-Качанова, Извекова, 1973).

В целом, видовое богатство и обилие макробеспозвоночных в биоценозе *D. polymorpha* Волжского плеса до вселения *D. bugensis* было значительно выше (табл. 3). После вселения достоверно уменьшилось видовое богатство и обилие макробентоса, особенно основных групп – олигохет и хирономид.

Таблица 3. Многолетние изменения макрозообентоса биоценозов дрейссенид

Показатель	Биоценоз <i>D. polymorpha</i> *	Биоценоз с доминированием	
		<i>D. polymorpha</i>	<i>D. bugensis</i>
H_N	<u>3.25±0.12</u>	<u>2.66±0.06</u>	<u>2.12±0.09</u>
	2.87–3.51	2.51–2.77	2.02–2.18
H_B	<u>3.14±0.14</u>	<u>2.41±0.06</u>	<u>1.68±0.08</u>
	2.70–3.46	2.29–2.49	1.61–1.74
S (в пробе)	25±1.7	12±0.38	6±0.31
N (общая)	<u>17542±3885</u>	<u>2214±178</u>	<u>768±71</u>
	5825–29800	988–4867	225–2017
N (хирономиды)	<u>3483±990</u>	<u>400±46</u>	<u>175±21</u>
	1625–7525	50–1933	33–417
N (олигохеты)	<u>13171±4006</u>	<u>1271±106</u>	<u>461±55</u>
	3850–27300	75–3350	50–1333
B (общая)	<u>60.00±10.95</u>	<u>8.92±0.79</u>	<u>3.96±0.53</u>
	21.40–82.50	2.90–22.50	0.91–12.10
B (хирономиды)	<u>43.47±9.03</u>	<u>1.72±0.28</u>	<u>1.54±0.36</u>
	13.43–63.03	0.04–13.88	0.04–9.20
B (олигохеты)	<u>10.04±2.31</u>	<u>3.77±0.32</u>	<u>1.41±0.21</u>
	3.18–18.25	0.31–10.98	0.17–4.31

Примечание. Над чертой среднее и ошибка, под чертой минимальное и максимальное значения. H_N – индекс Шеннона по численности, H_B – индекс Шеннона по биомассе, S – число видов, N – численность, B – биомасса.

* – неопубликованные данные 1990–1993 г. Г.Х. Щербины, ИБВВ РАН.

При изучении фильтрационной активности двух видов дрейссенид в местах их совместного обитания в Волжском плесе Рыбинского водохранилища было высказано предположение, что *D. bugensis* предпочитает более мелкие фракции sestона и лучше усваивает пищу, чем *D. polymorpha* (Пряничникова, Щербина, 2005). Возможно, по этой причине качество продуктов жизнедеятельности дрейссены бугской (агглютинаты и фекалии) менее привлекательно для макробеспозвоночных. Как следствие, видовой состав достоверно беднее, а количество макрозообентоса в биоценозе *D. bugensis* ниже, чем таковые в биоценозе *D. polymorpha*. В Куйбышевском водохранилище биоценозы с доминированием *D. polymorpha* также более благоприятны для других беспозвоночных, чем биоценозы с преобладанием *D. bugensis* (Яковлева, Яковлев, 2011).

Глава 6. Фильтрационная активность и питание дрейссенид

Для количественной характеристики фильтрационной активности двустворчатых моллюсков обычно используют показатель скорости фильтрации воды животными. Когда экспериментальная концентрация пищи превышает природную более чем в 10 раз, скорость фильтрации моллюсков снижается и при дальнейшем повышении концентрации сестона почти не изменяется (Алимов, 1981). Экспериментальные исследования по изучению скорости фильтрации обоих видов дрейссенид, взятых для опытов из одного водоема в местах их совместного обитания были проведены Акерманом (Ackerman, 1999). Он установил, что скорость фильтрации *D. polymorpha* и *D. bugensis* не различается. Более высокая (на 37%) фильтрационная активность бугской дрейссены по сравнению с полиморфной получена Диггинсом (Diggins, 2001).

6.1. Скорость фильтрации *D. polymorpha* и *D. bugensis*

Наши экспериментальные исследования показали, что при начальной концентрации хлореллы 1.5 и 9.2 г/м³ средняя скорость фильтрации у *D. bugensis* достоверно выше на 21–43%, чем у *D. polymorpha*. Однако при высокой (31 г/м³) начальной концентрации хлореллы скорость фильтрации двух видов почти не различалась. Следует отметить, что при высокой концентрации хлореллы на вторые сутки у моллюсков наблюдалось избыточное питание, и скорость фильтрации моллюсков резко снижалась. Такая низкая фильтрационная активность сохранялась у *D. bugensis* двое суток, а *D. polymorpha* начала фильтровать сестон уже через сутки. Визуально в эксперименте зарегистрировано, что количество агглютинатов и фекалий в опытных сосудах с *D. polymorpha* было выше. Промеры водорослей в течение эксперимента показали, что *D. bugensis* потребляла более мелкие (1.4–4.3 мкм) клетки хлореллы, а *D. polymorpha* – более крупные (до 9 мкм).

Таблица 6. Скорость фильтрации дрейссенид из совместных поселений Волжского плеса Рыбинского водохранилища

Вид	Начальная концентрация хлореллы в эксперименте, г/м ³		
	1.5	9.2	31.0
	скорость фильтрации, мл/экз. ч		
<i>D. polymorpha</i>	$\frac{6.3 \pm 1.6}{0.4-21.3}$	$\frac{8.7 \pm 1.4}{0.6-20.5}$	$\frac{11.8 \pm 0.8}{0-56.7}$
<i>D. bugensis</i>	$\frac{9.3 \pm 1.3}{1.8-16.6}$	$\frac{11.8 \pm 1.9}{0.8-18.0}$	$\frac{12.9 \pm 0.5}{0-59.0}$

Примечание. Над чертой – средние, под чертой – минимальные и максимальные значения.

Вероятно, перечисленные выше различия в комплексе с прочими факторами могут обеспечивать *D. bugensis* преимущество над *D. polymorpha* при совместном существовании и оказывать влияние на формирование макрозообентоса в совместных поселениях дрейссенид.

Проведенные эксперименты по сравнению скорости фильтрации *D. polymorpha* из Волжского и Шекснинского плесов Рыбинского водохранилища, а также Волжского плеса и Днестровского лимана, показали, что скорость фильтрации моллюсков из разных популяций достоверно не различалась.

На основе данных по распространению, обилию и размерной структуре дрейссенид в Рыбинском водохранилище (Пряничникова и др., 2011), а также литературных источников рассчитано, что дрейссениды занимающие площадь 1 м^2 при средней общей биомассе 2161 г/м^2 могут профильтровать за сутки до 0.72 м^3 воды. За сезон активной фильтрации (приблизительно 137 сут.) все дрейссениды в совокупности способны профильтровывать объем Рыбинского водохранилища дважды. Для Учинского водохранилища подобные расчёты произведены А.А. Львовой-Качановой и Э.И. Извековой (1973): за сутки популяция *D. polymorpha* отфильтровывает 1/50 часть объема водохранилищ. Для различных озер Мазурской группы (Польша) было рассчитано время, за которое популяция дрейссен могла бы отфильтровать объем воды равный объему эпилимниона. Оно оказалось равным от 2 сут. до 5–6 лет при средней скорости фильтрации 35 мл/ч на грамм живой массы моллюска (Stanczykowska, 1968). В.П. Михеев (1967) считает, что в Пяловском водохранилище дрейссены ежедневно отфильтровывают 1/20 часть его объема. Это подтверждает большое значение дрейссенид в процессах осаждения сестона в донные отложения.

6.2. Спектр питания *D. polymorpha* и *D. bugensis*

С целью выявления групп ЖК, имеющих сходную сезонную динамику процентного содержания, и, следовательно, происходящих из одного источника (пищи), были рассчитаны коэффициенты корреляции (r) между процентным содержанием всех ЖК триацилглицеринов мышц моллюсков и построен соответствующий корреляционный граф. Он включил только большие ($r > 0.5$) статистически достоверные корреляционные связи. Анализ результатов состава ЖК мышц *D. polymorpha* моллюсков из Волжского плеса водохранилища позволил выделить четыре группы жирных кислот. Жирные кислоты триацилглицеринов мышц *D. bugensis* в корреляционном графе образовали пять групп. Состав ЖК обоих видов был сходным. Различия между бугской и полиморфной дрейссенами состояли в сезонной динамике соотношения ЖК в мышцах.

Спектр питания *D. polymorpha* существенно изменялся в течение сезона. Летом основными компонентами питания дрейссены были различные бактерии, детрит (в том числе – происходящий из высших растений) и микроводоросли. Спектр питания *D. bugensis* в течение сезона тоже изменялся. В начале лета основной вклад в рацион *D. bugensis* вносили диатомовые водоросли. Различные виды бактерий и детрит моллюски потребляли относительно равномерно в течение всего сезона. Осенью оба вида моллюсков питались в основном животными объектами, предположительно отмирающим зоопланктоном, а также потребляли диатомовые водоросли.

Таким образом, спектры питания дрейссенид изменялись в течение вегетационного периода. Постоянное потребление моллюсками детрита (органно-минерально-бактериального комплекса) в течение сезона можно объяснить тем, что моллюски струями воды из выводных сифонов взмучивают частички детрита со дна, а затем их отфильтровывают. Этому может способствовать частичное погружение друз дрейссенид, особенно *D. bugensis*, в грунт.

Состав и сезонная динамика ЖК сестона в совместных местообитаниях *D. polymorpha* и *D. bugensis* резко отличались от таковых мышц моллюсков. Несовпадение жирнокислотного состава сестона водной толщи и триацилглицеринов (ТАГ) дрейссенид позволяет предположить, что моллюски получают основную часть пищи из придонного слоя воды, слабо смешивающегося с верхними слоями. На границах раздела фаз существует пространство, населённое специфическими видами организмов – контуробионтов, имеющих особый химический состав, что хорошо известно (Zaitsev, 1986; Gladyshev, 2002).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Несмотря на то, что размножение *D. bugensis* происходит не каждый год, наблюдается тенденция к увеличению ее количества и вытеснению *D. polymorpha* в совместных местообитаниях. По-видимому, из-за более высокой скорости фильтрации сестона *D. bugensis* может получать преимущество (Пряничникова, Щербина, 2005) и конкурировать с *D. polymorpha* за пищу. Возможно, усвоение частиц сестона выше у *D. bugensis*, которая в условиях пониженной концентрации пищи растет в 4–19 раз быстрее, чем *D. polymorpha* (Орлова и др., 2004).

Смена доминантов в совместных поселениях дрейссенид может быть и частным случаем сопряженной инвазии (Орлова, 2010). Тогда в роли эдификатора выступает *D. polymorpha*, а *D. bugensis* – в роли одного из консортов, который в последующем может выступать в роли эдификатора. То есть, вселяясь в систему-реципиент, *D. polymorpha* скорее всего «кондиционирует» среду для *D. bugensis* в двух направлениях: (1) создает запасы недолговечного и рассеянного субстрата в профундальной зоне из своих отмерших створок; (2) понижает трофический статус водной толщи в мезотрофных или слегка эвтрофных участках, тем самым меняя условия на более подходящие для дрейссены бугской, нежели для себя.

При изучении фильтрационной активности двух видов дрейссенид в местах их совместного обитания в Волжском плесе Рыбинского водохранилища было показано, что *D. bugensis* предпочитает более мелкие фракции сестона и, вероятно, лучше усваивает пищу, чем *D. polymorpha* (Пряничникова, Щербина, 2005). Возможно, по этой причине качество и количество продуктов жизнедеятельности *D. bugensis* (агглютинаты и фекалии) менее привлекательно для макробеспозвоночных, чем у *D. polymorpha*. По данным Н.А. Тимофеевой (устное сообщение, ИБВВ РАН), количество фитопигментов, содержание которых напрямую связано с органическим веществом, в биоценозе с

доминированием бугской дрейссены ниже. Как следствие, видовой состав макрозообентоса достоверно богаче, а его количество в биоценозе *D. polymorpha* выше, чем в биоценозе с доминированием *D. bugensis*. Также, в 2005–2007 гг. с увеличением доли бугской дрейссены в совместных поселениях происходило уменьшение обилия макрозообентоса.

ВЫВОДЫ

1. За период исследования (2005–2007 гг.) в совместных поселениях дрейссенид Волжского плеса водохранилища увеличилась доля *Dreissena bugensis* по численности и биомассе. К 2012 г. она на отдельных станциях фактически вытеснила *D. polymorpha*.
2. Особенность развития популяции *D. bugensis* заключается в нерегулярном (один раз в 2–3 года) размножении, а также более раннем по сравнению с *D. polymorpha* массовом появлении сеголеток.
3. В составе макрозообентоса биоценозов дрейссенид Волжского плеса водохранилища обнаружено 103 таксона беспозвоночных, наибольшее их количество зарегистрировано для хирономид (40 видов и форм).
4. Максимальное видовое богатство и обилие макрозообентоса характерны для биоценоза с преобладанием *D. polymorpha*. При увеличении доли *D. bugensis* эти показатели достоверно снижаются. В макрозообентосе биоценозов обоих видов дрейссенид наибольшую роль играют детритофаги-глотатели, представленные олигохетами с доминирующим видом *Potamothrix moldaviensis*.
5. В экспериментальных условиях *D. bugensis* предпочитает потреблять мелкие клетки хлореллы, *D. polymorpha* – крупные. При концентрации взвеси близкой к природной скорость фильтрации *D. bugensis* достоверно выше, чем таковая *D. polymorpha*. Фильтрационная активность *D. polymorpha* из различных популяций достоверно не различается.
6. По данным анализа содержания жирных кислот в мышцах дрейссенид из совместных поселений водохранилища, установлено, что спектры питания обоих видов изменяются в течение сезона. Наибольшие различия между *D. polymorpha* и *D. bugensis* отмечены в потреблении диатомовых водорослей – источника важных для формирования гонад полиненасыщенных жирных кислот.
7. В совместных поселениях дрейссенид *D. bugensis* имеет преимущество перед *D. polymorpha*, благодаря более высокому темпу роста особей и скорости фильтрации, а также особенностям потребления и усвоения пищи, богатой незаменимыми ПНЖК.

ПУБЛИКАЦИИ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

В изданиях, рекомендованных ВАК

1. Махутова О.Н., Пряничникова Е.Г., Гладышев М.И., Суццик Н.Н. Сезонная динамика спектра питания *Dreissena polymorpha* в Рыбинском водохранилище // ДАН. 2008. Т. 423. № 5. С. 710–713.

2. Zhulidov A.V., Kozhara A.V., Scherbina G.Kh., Nalepa T.F., Protasov A.A., Afanasiev S.A., **Pryanichnikova E.G.**, Zhulidov D.A., Gurtovaya T.Yu., Pavlov D.F. Invasion history, distribution and relative abundances of *Dreissena bugensis* in the old world: a synthesis of data // Biological Invasions, 2010. V. 12. № 7. P. 1923–1940.

3. **Пряничникова Е.Г.**, Тютин А.В., Щербина Г.Х. Сравнительный анализ структуры сообществ двух видов дрейссенид (MOLLUSCA, DREISSENIDAE) и фауны их эндосимбионтов в условиях верхневолжских водохранилищ // Биология внутр. вод. 2011. № 2. С. 57–64.

4. Makhutova O.N., Sushchik N.N., Gladyshev M.I., Ageev A.V., **Pryanichnikova E.G.**, Kalachova G.S. Is the Fatty Acid Composition of Freshwater Zoobenthic Invertebrates Controlled by Phylogenetic or Trophic Factors // Lipids. 2011. V. 46. №. 8. P. 709–721.

5. Махутова О.Н., **Пряничникова Е.Г.**, Лебедева И.М. Сравнение спектров питания дрейссен *Dreissena polymorpha* и *Dreissena bugensis* по биохимическим маркерам // Сибирский экологич. журн. 2012. № 4. С. 619–631.

В прочих изданиях

6. Щербина Г.Х., **Пряничникова Е.Г.** Сравнение фильтрационной активности двух видов моллюсков из рода *Dreissena* в эксперименте // Мат. Междунар. конф. «Экологические проблемы литорали равнинных водохранилищ», 11–15 октября 2004 г. Казань, 2004. С. 147–148.

7. **Пряничникова Е.Г.**, Щербина Г.Х. Сравнительный анализ скорости фильтрации двух видов дрейссенид при различных концентрациях хлореллы // Тез. докл. II Междунар. симп. «Чужеродные виды в Голарктике (Борок–2)», 27 сентября – 1 октября 2005 г. С. 100–101.

8. **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.

9. **Пряничникова Е.Г.**, Щербина Г.Х. Сравнительный анализ скорости фильтрации *Dreissena polymorpha* (Pall.) и *Dreissena bugensis* (Andr.) // Тез. докл. XI съезда Гидробиологического общества РАН Т. II. Тольятти, 2006. С. 105–106.

10. **Пряничникова Е.Г.**, Щербина Г.Х. Сравнительный анализ скорости фильтрации моллюсков *Dreissena polymorpha* (Pall.) и *D. bugensis* (Andr.) // Моллюски: морфология, таксономия, филогения, биогеография и экология. Седьмое (XVI) Совещание по изучению моллюсков, 13–17 ноября 2006 г. Сб. науч. работ. СПб: ЗИН, 2007. С.211–213.

11. **Пряничникова Е.Г.** Сезонная динамика донных макробеспозвоночных в биоценозе дрейссенид Волжского плеса Рыбинского водохранилища // Экология водных беспозвоночных. Нижний Новгород: Вектор ТиС, 2007. С. 223–241.

12. **Пряничникова Е.Г.** Сезонная динамика размерно-весовой структуры двух видов р. *Dreissena* Волжского плеса Рыбинского водохранилища // Экология в современном мире: взгляд научной молодежи. Мат. Всерос. конф. молодых ученых. Улан-Удэ, 2007. С. 89–90.

13. **Пряничникова Е.Г.** Динамика размерно-весовой структуры дрейссенид Волжского плеса Рыбинского водохранилища // Дрейссениды: эволюция, систематика, экология. Лекции и материалы докл. I-й Межд. школы-конф. Борок, 2008. С. 116–119.

14. **Пряничникова Е.Г.** Сезонная динамика видового состава и структуры макрозообентоса биоценоза дрейссенид Волжского плеса Рыбинского водохранилища // Бассейн Волги в XXI-м веке: структура и функционирование экосистем водохранилищ. Мат. докл. Всерос. конф. Борок, 2012. С. 226–228.