

Г. Е. Шульман

Інститут біології південних морів ім. О. О. Ковалевського НАН України

ОСОБЛИВОСТІ МЕТАБОЛІЗМУ ГОЛОВОНОГИХ МОЛЮСКІВ

Головоногі молюски відзначаються специфічними особливостями метаболізму, виявленими, в основному, на пелагічних кальмарах роду *Sthenoteuthis* порівняно з іншими представниками класу (каракатицями і восьминогами), а також з черевоногими і двостулковими молюсками. Відзначено: 1) надзвичайно високий рівень енергетичного обміну; 2) значну роль гепатопанкреасу в акумуляції і використанні енергії; 3) домінуючу роль білків і азотистих продуктів в енергетичному метаболізмі; 4) високий вміст омега-3 ненасичених жирних кислот у фосфоліпідах біомембран. Отримані дані можуть бути використанні для оцінки забезпеченості популяцій молюсків їжею і для пояснення їх своєрідної адаптації до гіпоксійних зон Світового океану.

Ключові слова: кальмари, енергетичний обмін, гепатопанкреас, використання білка, омега-3 кислоти, забезпеченість їжею, адаптація до гіпоксії

G. Y. Shulman

The A. O. Kovalevsky Institute of the Southern Seas NAS of Ukraine, Sevastopol

METABOLISM FEATURES OF CEPHALOPODS

Cephalopods are characterized with specific features of metabolism, which were revealed, mainly, on pelagic squids of genus *Sthenoteuthis* in comparison with other class representatives (cattle fish and octopus) as well as Gastropoda and Bivalvia. These features are: 1) very high level of energy metabolism; 2) considerable significance of hepato-pancreas for accumulation and utilization of energy; 3) prevailing role of proteins and nitrogenous products in energy metabolism; 4) high content of omega-3 unsaturated fatty acids in phospholipid biomembranes. Data obtained may be used for estimation of population food supply and clearing the character of adaptation to World Ocean hypoxic zones.

Key words: squids, energy metabolism, hepato-pancreas, protein utilization, omega-3 acids, food supply, adaptation to hypoxia

УДК [594.1 (282.247.41)]

Г. Х. ЩЕРБИНА

Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН

Некоузский р-н, Ярославская обл., Борок, 152742, Россия

РАСПРОСТРАНЕНИЕ, ЭКОЛОГИЯ И СТРУКТУРА ДРЕЙССЕНИД В БАССЕЙНЕ ВЕРХНЕЙ ВОЛГИ

Изучено современное распространение дрейссенид и их роль в экосистеме водоемов Верхней Волги. Исследована средообразующая роль *Dreissena polymorpha* в речном участке Горьковского водохранилища и в экспериментальных мезокосмах объемом 1,5 и 15 м³. В биоценозе дрейссены водохранилища и в экспериментальных мезокосмах, где биомасса дрейссены была наибольшей, наблюдалось максимальное обилие и видовое разнообразие макробеспозвоночных, особенно пиявок, полихет, ракообразных и гетеротопных насекомых. Показано, что помимо средообразующей роли и очистки вод велика роль дрейссенид в питании многих видов рыб-бентофагов, особенно плотвы.

Ключевые слова: *D. polymorpha*, распространение, структура, мезокосмы, питание рыб

В район Верхней Волги дрейссена попадала неоднократно в течение 20 века, но массового размножения она достигла здесь лишь после сооружения Рыбинского водохранилища [8]. В

Иваньковском водохранилище *D. polymorpha* впервые обнаружена в 1953 г. [11], в Рыбинском – в 1954 г. и уже к 1968 г. дрейссена расселилась по всем плесам водохранилища [10]. Значительно быстрее проходил процесс расселения *D. polymorpha* в Горьковском водохранилище, где она уже на второй год существования водоема стала массовым видом [7]. *D. bugensis* впервые обнаружена в Рыбинском водохранилище летом 1997 г. Осенью 2000 г. она отмечена в Угличском и Горьковском, в 2003 г. – в Иваньковском водохранилищах. Как было установлено в 2000 г. [9], *D. bugensis* доминировала в центральной части Угличского и в Волжском плесе Рыбинского водохранилищ, где ее численность и биомасса значительно превосходили аналогичные показатели *D. polymorpha*. При обследовании тех же станций в 2003 г. установлено, что дрейссена бугская по-прежнему доминирует в Волжском плесе Рыбинского водохранилища, где на ее долю приходится более 95% от общего обилия дрейссенид. В Угличском водохранилище ее доля, по сравнению с 2000 г., значительно снизилась и возросла доля *D. polymorpha*. Причем, если в 2000 г. популяция бугской дрейссены состояла в основном из особей в возрасте 2-х и более лет и сеголетки встречались единично, то в 2003 г. 63–66% от её общей численности приходилось на молодь размером 2–10 мм, вследствие чего средняя индивидуальная масса *D. bugensis* уменьшилась в два раза. В настоящее время бугская дрейссена обнаружена во всех верхневолжских водохранилищах. Максимальная ее численность (11550 экз./м²) и биомасса (9405 г/м²) отмечены в 2004 г. в Волжском плесе Рыбинского водохранилища.

Материал и методы исследований

При анализе многолетних изменений макрозообентоса в Рыбинском водохранилище установлено, что наиболее значительные изменения в структуре зообентоса и экосистемы водоема в целом происходили при вселении в него дрейссены. После расселения ее по всему водоему в конце 60-х годов, биомасса «мягкого» макрозообентоса резко возросла на всех грунтах, особенно на серых илах и заиленном ракушечнике. Причем, два основных периода резкого увеличения биомассы макрозообентоса в водохранилище (в 70-е и 90-е годы) тесно связаны с распространением в водоеме дрейссенид. В начале 1970-х годов рост биомассы на различных грунтах совпал с периодом расселения *D. polymorpha* по всем плесам водохранилища. В этот же период было отмечено первое деэвтрофирование толщи воды водоема, резкое снижение численности мелких зоопланктеров и увеличение крупных. Рост биомассы и численности дрейссенид в водохранилище в начале 1990-х годов привел к вторичному этапу деэвтрофирования толщи воды [4].

До вселения дрейссены в оз. Плещеево биомасса макрозообентоса в профундали его была ничтожна (0,8–1,7 г/м²) и слагалась из хирономид и олигохет [1]. На многих станциях донные организмы макробеспозвоночных не были обнаружены. Это связано с тем, что в марте–апреле в глубоководной зоне озера наблюдался дефицит кислорода и периодически появлялся сероводород [12]. По данным Н. Н. Жгаревой [3], *D. polymorpha* впервые обнаружена в озере в 1984 г. и через год расселилась в больших количествах по всему водоему. Исследования глубоководной зоны озера осенью 1996 г. показали, что, по сравнению с серединой 80-х годов, биомасса макрозообентоса возросла здесь более чем на порядок и появились моллюски из сем. Pisidiidae. Все это свидетельствовало об улучшении кислородного режима в профундали озера, особенно в зимний период. Основная причина происшедших изменений – фильтрационная деятельность дрейссены. Перехватывая значительную часть органического вещества, она препятствовала его поступлению в профундаль водоема, снижая тем самым процесс эвтрофирования данной зоны. До вселения дрейссены в озеро здесь обитали две локальные группировки плотвы (пелагическая и прибрежная), морфологически отличающиеся друг от друга и имеющие расхождение по спектру питания и темпу роста. После вселения *D. polymorpha* в водоем плотва очень быстро перешла на потребление моллюска, что сопровождалось увеличением темпа ее роста и максимальных размеров [12].

Результаты исследований и их обсуждение

За последние десятилетия большое внимание уделяется средообразующим видам, преобразующим состояние биотических и абиотических материалов и соответственно прямо

или опосредованно изменяющим доступность ресурсов для других видов. В настоящее время *D. polymorpha* наиболее изученный вид из пресноводных беспозвоночных. Такое пристальное внимание к ней вызвано большой ролью, которую этот моллюск играет в экосистемах пресных вод. Вселяясь в водоем, дрейссена, как правило, быстро увеличивает свою численность, изменяет и впоследствии определяет структуру гидробиоценоза [2, 5]. Средообразующая роль дрейссенид в водоемах тесно связана с их фильтрационной деятельностью, в результате которой на дно осаждаются продукты жизнедеятельности моллюсков, служащие пищей и строительным материалом для трубок–домиков многих беспозвоночных. Причем, количество осаждаемых фекалий и псевдофекалий тесно связано со скоростью фильтрации моллюска [6]. Соответственно, в местах скопления дрейссены формируется специфическое сообщество гидробионтов, что и послужило поводом для выделения в водоемах одного из наиболее продуктивных биоценозов – биоценоза дрейссенид.

Средообразующую роль *D. polymorpha* в естественных условиях изучали в русловой зоне речного участка Горьковского водохранилища, который оказался наиболее пригодным для этого, так как на всем своем протяжении основными грунтами здесь являются слабо заиленные пески. Как показали исследования, весной биомасса макрозообентоса в русловой зоне Горьковского водохранилища в биоценозе дрейссены была почти в 2 раза выше, чем на заиленных песках, а численность достоверно не различалась. В летний период эти различия более существенны и составляли соответственно 4 и 11,5 раза (табл. 1).

Таблица 1

Средняя численность (Ч, экз./м²) и биомасса (Б, г/м²) основных групп зообентоса на русловых станциях речного участка Горьковского водохранилища в 1992 г

| Полихеты | | Олигохеты | | Пиявки | | Ракообразные | | Прочие | | Общая | |
|------------------|-------------------|---------------------|---------------------|-----------------|------------------|------------------|---------------------|-------------------|---------------------|---------------------|-----------------------|
| Ч | Б | Ч | Б | Ч | Б | Ч | Б | Ч | Б | Ч | Б |
| Весна | | | | | | | | | | | |
| <u>125</u> 0 | <u>1,62</u> 0 | <u>1900</u> 3136 | <u>2,14</u> 9.81 | <u>435</u> 0 | <u>8,95</u> 0 | <u>550</u> 43 | <u>8,95</u> 0.27 | <u>473</u> 392 | <u>4,05</u> 2.98 | <u>3483</u> 3571 | <u>21,91</u> 12.00 |
| Лето | | | | | | | | | | | |
| <u>3260</u> 0 | <u>29,69</u> 0 | <u>3890</u> 1908 | <u>6,32</u> 3.61 | <u>320</u> 0 | <u>3,30</u> 0 | <u>350</u> 17 | <u>0,57</u> 0.02 | <u>370</u> 133 | <u>0,57</u> 0.18 | <u>8190</u> 2058 | <u>43,93</u> 12.00 |

Примечание. Над чертой – численность и биомасса основных групп в биоценозе дрейссены, под чертой – то же самое на станциях, где друзы дрейссены отсутствовали

При проведении экспериментальных исследований в мезокосмах объемом 1,5 м³ было установлено, что различная плотность поселений дрейссены по разному влияла на структуру донных сообществ, особенно в первой половине эксперимента. В мезокосмах с биомассой дрейссены 0,5 кг/м² и в контроле динамика основных групп макрозообентоса, его трофической структуры, доминирующих видов и другие характеристики существенно не различались. Значительные отличия наблюдались в мезокосмах с биомассой друз дрейссены 1,5 кг/м². Причем, в контроле численность макробеспозвоночных через 2 недели после начала эксперимента возросла в 2,7 раза, в лотках с биомассой дрейссены 0,5 и 1,5 кг/м² – в 3,2 и 4 раза соответственно. Во всех трех вариантах основу пика численности макробеспозвоночных составили хирономиды–вселенцы, в то время как динамика численности аборигенных видов была одинаковой [13].

Экспериментальные исследования в мезокосмах объемом 15 м³ показали, что большинство структурных характеристик в бассейнах с дрейссеной существенно выше, чем без нее. Контрольные мезокосмы занимали промежуточное положение. Хотя по числу вылетевших видов хирономид различий не обнаружено, введенный нами индекс вылета хирономид в вариантах с дрейссеной оказался выше, причем дрейссена увеличивала его значение в обоих вариантах на 1,6. Влияние возраста окуня было более существенным – на 2,5 (табл. 2).

Структура макрозообентоса в различных вариантах экспериментальных мезокосмов объемом 15 м³

| Структурная характеристика | Вариант | | | | |
|---|---------|-------|-------|------|-------|
| | К | ЛО | ЛО+Д | ГО | ГО+Д |
| Всего обнаружено видов | 69 | 65 | 79 | 61 | 75 |
| Из них: Хирономиды | 36 | 30 | 38 | 29 | 33 |
| Олигохеты | 14 | 15 | 15 | 12 | 15 |
| Моллюски | 15 | 16 | 15 | 13 | 15 |
| Прочие | 4 | 4 | 11 | 7 | 12 |
| Число аборигенных видов | 48 | 48 | 48 | 40 | 46 |
| Число видов-вселенцев | 21 | 17 | 31 | 21 | 29 |
| Среднее число обнаруженных видов | 21±1 | 21±1 | 26±1 | 18±1 | 25±1 |
| Число вылетевших видов хирономид | 22 | 15 | 17 | 10 | 23 |
| Индекс вылета хирономид, D _x | 3,4 | 5,5 | 7,1 | 3,0 | 4,6 |
| Число постоянных видов, P ≥ 50% | 15 | 14 | 17 | 9 | 22 |
| Сумма структурных характеристик | 130,4 | 120,5 | 146,1 | 101 | 149,6 |

Примечание. К – контроль, ЛО – личинки окуня, ЛО+Д – личинки окуня и дрейссены, ГО – годовики окуня, ГО+Д – годовики окуня и дрейссены.

Дрейссена увеличивала индекс вылета хирономид благодаря улучшению трофических условий их обитания. Возраст окуня оказывал более существенное влияние, потому что личинки окуня не могут питаться куколками во время вылета хирономид из-за их крупных размеров. Годовики окуня даже в естественных водоемах предпочитают питаться куколками хирономид, которые некоторое время находятся в толще воды, где становятся их легкой добычей. В бассейнах с годовиками окуня и дрейссеной отмечена максимальная сумма основных структурных характеристик. Это связано с тем, что многие крупные беспозвоночные могут успешно прятаться среди друз дрейссены, становясь менее доступными при питании окуня. Косвенным подтверждением данного предположения являлся рост доминирующих в составе макрозообентоса экспериментальных мезокосмов личинок *Chironomus cingulatus*. В обоих вариантах с личинками окуня рост средней индивидуальной массы личинок практически не различался и к концу эксперимента они достигали стадии предкуколки. В мезокосмах с годовиками окуня рост средней индивидуальной массы личинок по вариантам существенно различался. В бассейнах, где дрейссена отсутствовала их рост был незначителен и популяция хирономид к концу эксперимента не достигала состояния предкуколки. В бассейнах с дрейссеной личинки, наоборот, очень быстро росли и через 3 недели достигали стадии предкуколки. Несомненно, что основная причина такого быстрого роста личинок – хорошие трофические условия в мезокосмах с дрейссеной и возможность взрослых личинок использовать друзы дрейссены в качестве убежищ.

Характеризуя в целом влияние различных плотностей поселений дрейссены и возрастных групп окуня на структуру макрозообентоса экспериментальных мезокосмов, можно отметить сходные черты, не зависящие от объема мезокосмов и длительности эксперимента. Хотя в 1991 г. в фауне макрозообентоса обнаружено 74 вида, в 1993 г. – 116 видов, число постоянных видов было одинаковым. Из шести доминирующих по численности и биомассе видов пять были в оба года исследований (*Cincina piscinalis*, *Limnodrilus hoffmeisteri*, *Potamothenix moldaviensis*, *Cladotanytarsus wexionensis* и *Tanytarsus pallidicornis*) и только *Chironomus melanescens*, доминировавший в 1991 г., в 1993 г., был заменен другим представителем рода – *Ch. cingulatus*. Таким образом, проведенные исследования по средообразующей роли *D. polymorpha* показали, что основу биомассы макрозообентоса в природных условиях составляли хирономиды, полихеты, олигохеты и ракообразные, в экспериментальных условиях – хирономиды-вселенцы и пиявки. На примере питания разных возрастных групп окуня в мезокосмах экспериментально показано, что дрейссена – не только источник пищи для собирателей, глотателей, фильтраторов-собирателей и хищников (пиявок), но и убежище для крупных личинок хирономид.

1. *Баканов А. И.* Бентос оз. Плещеево / А. И. Баканов // Функционирование озерных экосистем. – Рыбинск, 1983. – Вып. 51 (54). – С. 70–83.
2. *Дрейссена Dreissena polymorpha* (Pall.) (Bivalvia, Dreissenidae). Систематика, экология, практическое значение. – М. : Наука, 1994. – 241 с.
3. *Жгарева Н. Н.* Состав и распределение фауны зарослей озера Плещеево / Н. Н. Жгарева // Факторы и процессы эвтрофикации оз. Плещеево / Н. Н. Жгарева. – Ярославль : Ярослав. гос. ун-т, 1992. – С. 95–105.
4. *Лазарева В. И.* Экология зоопланктона разнотипных водоемов бассейна Верхней Волги : автореф. дис. на соискание научн. степени докт. биол. наук / В. И. Лазарева. – Тольятти, 2008. – 42 с.
5. *Ляхнович В. П.* Влияние *Dreissena polymorpha* Pallas на экосистему евтрофного озера / В. П. Ляхнович, А. Ю. Каратаев, П. А. Митрахович // Биол. внутр. вод. – 1983. – № 60. – С. 25–28.
6. *Михеев В. П.* Количественное исследование питания дрейссены радиоуглеродным методом / В. П. Михеев, Ю. И. Сорокин // Журн. общей биологии. – 1966. – Т. XXVII, № 4. – С. 463–472.
7. *Мордухай-Болтовской Ф. Д.* Процесс формирования донной фауны в Горьковском и Куйбышевском водохранилищах / Ф. Д. Мордухай-Болтовской // Тр. Ин-та биол. водохр. АН СССР. – 1961. – Вып. 4 (7). – С. 49–177.
8. *Овчинников И. Ф.* Дрейссена Рыбинского водохранилища / И. Ф. Овчинников // Тез. докл. III Экол. конф. – Киев, 1954. – С. 107–109.
9. *Орлова М. И.* О распространении *Dreissena bugensis* (Dreissenidae, Bivalvia) в верхневолжских водохранилищах / М. И. Орлова, Г. Х. Щербина // Зоологический журн. – 2002. – Т. 81, № 5. – С. 515–520.
10. *Рыбинское водохранилище и его жизнь* / [ред. Б. С. Кузин]. – Л. : Наука, 1972. – 364 с.
11. *Фенюк В. Ф.* Донная фауна Ивановского и Углицкого водохранилищ / В. Ф. Фенюк // Тр. Ин-та биол. водохр. АН СССР. – 1959. – Вып. 1(4). – С. 139–160.
12. *Федорова Е. И.* Гидрохимические изменения в Переславском (Плещеевском) озере под влиянием загрязнения / Е. И. Федорова // Типология озер. – М. : Наука, 1967. – С. 53–79.
13. *Щербина Г. Х.* Влияние моллюска *Dreissena polymorpha* (Pall.) на структуру макрозообентоса экспериментальных мезокосмов / Г. Х. Щербина // Биол. внутр. вод. – 2001. – № 1. – С. 63–70.
14. *Щербина Г. Х.* Структура биоценоза *Dreissena polymorpha* (Pallas) и роль моллюска в питании плотвы *Rutilus rutilus* (Linnaeus) озера Плещеево / Г. Х. Щербина // Биол. внутр. вод. – 2008. – № 4. – С. 89–97.

Г. Х. Щербина

Институт біології внутрішніх вод ім. І. Д. Папаніна РАН

ПОШИРЕННЯ, ЕКОЛОГІЯ І СТРУКТУРА ДРЕЙСЕНІД В БАСЕЙНІ ВЕРХНЬОЇ ВОЛГИ

Висвітлено сучасне поширення дрейсенід та їх роль в екосистемі водойм Верхньої Волги. Досліджено середовищеутворюючу роль *D. polymorpha* в річковій ділянці Горьківського водосховища і експериментальних мезокосмах об'ємом 1,5 і 15 м³. В біоценозі дрейсени водосховища і експериментальних мезокосмах, де біомаса дрейсени була найбільшою, спостерігалися максимально велика кількість і видове різноманіття макробезхребетних, особливо п'явок, поліхет, ракоподібних і гетеротопних комах. Показано, що крім середовищеутворюючої ролі та очищення вод, значну роль відіграють дрейсеніди в живленні багатьох видів риб-бентофагів, особливо пліток.

Ключові слова: *D. polymorpha*, поширення, структура, мезокосми, живлення риб

G. K. Shcherbina

I. D. Papanin Institute for Biology of inland waters RAS

THE DREISSENIDS DISTRIBUTION, ECOLOGY AND STRUCTURE IN THE BASIN OF UPPER VOLGA

The modern distribution of dreissenids and their role in the ecosystem of the Upper Volga reservoirs are studied. The role of *Dreissena polymorpha* in the environment formation in the riverine parts of the Gorky Reservoir and in the experimental mesocosms of 1,5 and 15 m³ in volume is studied. In the dreissena communities in the reservoirs and in the experimental mesocosms with the highest zebra mussel biomass the maximal abundance and species diversity of macroinvertebrates (especially of leeches, polychaetes, and heterotopic insects) were observed. It is shown that in addition to the role

that the zebra mussels play in formation of the environment and water purification, the dreissenids are very important food objects for the benthophage fish and especially for the roach.

Key words: D. polymorpha, distribution, structure, mesocosms, feeding of fish

УДК (576.89:594):502.51

В. І. ЮРИШИНЕЦЬ, Ю. С. ІВАСЮК, Н. О. КРАСУЦЬКА

Інститут гідробіології НАН України
пр-т Героїв Сталінграду, 12, Київ, 04210, Україна

СИМБІОЦЕНОЗ МОЛЮСКА *VIVIPARUS VIVIPARUS* (L.) (GASTROPODA, VIVIPARIDAE) У ВОДНИХ ОБ'ЄКТАХ УРБАНІЗОВАНИХ ТЕРИТОРІЙ

Досліджено особливості симбіотичного угруповання молюска *Viviparus viviparus* (L.) в водоймах та водотоках урбанізованих територій м. Києва. Показано можливість використання структурних показників симбіоценозу в біологічній індикації якості водного середовища.

Ключові слова: симбіоценоз, червоногі молюски, урбанізація, біологічна індикація

Надзвичайно високі темпи урбанізації визначають суттєву трансформацію водних об'єктів, що є невід'ємною частиною територій мегаполісів, а також населених пунктів менших за розмірами. Водойми урбанізованих територій використовуються як водойми комплексного призначення і зазнають значного ступеню антропогенного впливу: гідроморфологічна трансформація, евтрофікація, забруднення токсикантами та радіонуклідами тощо. Симбіоценози гідробіонтів у водоймах урбанізованих територій також зазнають комплексного антропогенного впливу, результатом якого є їх різнорівнева трансформація. На нашу думку, такі зміни у симбіоценозах гідробіонтів можуть бути використані для індикації якості водного середовища та екологічного стану водних об'єктів. Молюск *Viviparus viviparus* (L.) є домінуючим видом червоногих молюсків для водойм та водотоків урбанізованих територій м. Києва, у симбіоценозі якого в умовах Дніпра в межах Києва нараховується не менше семи видів симбіонтів – паразитичних трематод [1, 7].

Метою роботи було виявлення особливостей структури моноксеного симбіоценозу молюска *Viviparus viviparus* в умовах водних об'єктів урбанізованих територій.

Матеріал і методи досліджень

Об'єктами досліджень були симбіотичні угруповання молюсків *V. viviparus*. Матеріал відбирався з водойм різного екологічного стану, які знаходяться на території м. Києва: озера Опечинь–верхнє, Бабине, верхня ділянка Канівського водосховища – рукав Десенка. Період досліджень – 2005–2008, 2009 р.р.

Молюсків відбирали з глибини 0,5–1,0 м з біотопів з високими показниками чисельності за допомогою рамки площею 0,25 м². Після визначення видової приналежності [4] всі молюски, або частина вибірки піддавались повному паразитологічному розтину. Виявлені симбіотичні організми досліджувалися за стандартними методами [3]. Визначення симбіонтів проводилось з використанням відповідних літературних джерел [2, 5]. Статистична обробка даних проводилась методом описової статистики із застосуванням програми MS Excel 2007.

Результати дослідження та їх обговорення

До складу симбіофауни червоногого молюска *Viviparus viviparus* у досліджених водоймах входили представники наступних таксономічних груп: інфузорії родини Hysterocinetidae (імовірно, представники роду *Ptychostomum*); трематоди *Leucochloridiomorpha constantiae* Müller, *Cercaria pugnax* La Valette та представники родини Echinostomatidae – *Cercaria bolshewensis* (Cotowa) і *Echinoparyphium echinatoides* de Fil.