

Волгина Дарья Дмитриевна

**ЧУЖЕРОДНЫЙ МОЛЛЮСК *VIVIPARUS VIVIPARUS* (LINNAEUS, 1758) В  
НОВОСИБИРСКОМ ВОДОХРАНИЛИЩЕ: БИОЛОГИЧЕСКИЕ И ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ  
ОСОБЕННОСТИ ВСЕЛЕНЦА**

1.5.12. – зоология

**АВТОРЕФЕРАТ**

диссертации на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук

Новосибирск – 2024

Работа выполнена в лаборатории гидробиологии Федерального государственного бюджетного учреждения науки Института водных и экологических проблем Сибирского отделения Российской академии наук, г. Барнаул.

**Научный руководитель:** **Яныгина Любовь Васильевна**, доктор биологических наук, главный научный сотрудник, зав. лабораторией гидробиологии Института водных и экологических проблем СО РАН

**Официальные  
оппоненты:** **Интересова Елена Александровна**, доктор биологических наук, Институт систематики и экологии животных СО РАН, лаб. зоомониторинга, научный сотрудник

**Аксёнова Ольга Владимировна**, кандидат биологических наук, ФИЦ комплексного изучения Арктики имени академика Н.П. Лаверова РАН, ведущий научный сотрудник Российского музея центров биоразнообразия

**Ведущая организация:** Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт биологии внутренних вод имени И.Д. Папанина РАН, п. Борок.

Защита диссертации состоится 03 декабря 2024 г. в 12\_\_ часов на заседании диссертационного совета 24.1.119.01 (Д 003.033.01) на базе Института систематики и экологии животных СО РАН по адресу: 630091, г. Новосибирск, ул. Фрунзе 11.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Института систематики и экологии животных СО РАН и на сайте института: [www.eco.nsc.ru](http://www.eco.nsc.ru)

Автореферат разослан «\_\_» \_\_\_\_\_ 2024 г.

Ученый секретарь  
диссертационного совета,  
кандидат биологических наук



Петрожицкая  
Людмила Владимировна

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

**Актуальность темы исследования.** Вселение чужеродных видов – опасный и быстрорастущий вид воздействия, в настоящее время являющийся глобальным вызовом для сохранения биоразнообразия, управления природными ресурсами, а также экономики стран и здоровья человека (Simberloff et al., 2013; Ricciardi et al., 2022). Биологические инвазии в экосистемах-реципиентах приводят к непредсказуемым и порой необратимым изменениям, которые могут проявляться на всех уровнях организации, а экономические убытки от видов-вселенцев в некоторых странах достигают десятков миллиардов долларов в год (Биологические инвазии..., 2004; Kirichenko et al., 2021; Fante-Lepczyk et al., 2022).

Отечественными учеными работы по изучению чужеродных видов активно ведутся с 90-х годов прошлого века, что совпало с периодом интенсивного роста инвазионных процессов (Биологические инвазии..., 2004). Значительная доля этих исследований посвящена описанию фактов вселения адвентов, тогда как выявлению причин и оценке последствий вселения для местных видов и экосистем, а также изучению особенностей биологии чужеродных видов в инвазивном ареале внимания уделяется меньше (Стратегия и План..., 2014).

Стоит отметить, что основное внимание исследователей инвазий сосредоточено на Европейской части России (Орлова, 1990; Старобогатов, Андреева, 1994; Панов и др., 2003; Щербина, 2008; Дгебуадзе, 2014 и др.; Petrosyan et al., 2023), а последствия инвазий большинства видов растений и животных за ее пределами исследованы слабо, что не позволяет оценивать ущерб, нанесенный экосистемам, и произошедшие в них изменения, а также прогнозировать дальнейшее распространение видов. Вместе с этим, для принятия управленческих решений и разработки методов по контролю и борьбе с вселенцами, важно изучение биологических и экологических черт вселенца в различных частях нового ареала.

Брюхоногий моллюск речная живородка *Viviparus viviparus* (Linnaeus, 1758) – западно-палеарктический вид, впервые обнаруженный в водохранилищах Западной Сибири и Восточного Казахстана в 90-х годах прошлого века. В последние 30 лет вид стремительно расселялся по Обь-Иртышскому бассейну и был обнаружен как минимум в 8 различных водоемах и водотоках (Андреев и др., 2008; Винарский и др., 2015; Бабушкин, Винарский, 2017; Девятков и др., 2022; Babushkin et al., 2023).

**Степень разработанности темы исследования.** В Новосибирском водохранилище *V. viviparus* известен с 1990-х годов, а к настоящему времени стал одним из наиболее многочисленных чужеродных видов водоема (Яныгина, Визер, 2020). Различные аспекты инвазии этого вселенца в Новосибирское водохранилище отмечены в работах ряда ученых (Андреев и др., 2008; Vizer, 2011; Винарский и др., 2015; Кузменкин, 2014; Yanygina, 2017;

2018; 2019; 2021; 2023). Эти работы касались преимущественно морфометрических характеристик *V. viviparus*, сезонной и межгодовой динамики численности и биомассы в водоеме, изучения влияния вселенца на ихтиофауну. Недостаток информации о биологических и экологических особенностях вида в условиях инвазивного ареала определили необходимость в продолжении исследований речной живородки в условиях Новосибирского водохранилища.

**Целью данной работы** является изучение особенностей биологии и экологии речной живородки *Viviparus viviparus* в Новосибирском водохранилище.

**Задачи исследования:**

1. Оценка сезонной и межгодовой динамики популяций речной живородки на различных участках водохранилища.
2. Анализ размеров раковин *V. viviparus* береговых выбросов и популяций донных сообществ.
3. Определение половой структуры и выявление факторов, влияющих на плодовитость *V. viviparus*.
4. Изучение особенностей питания моллюсков с использованием анализа стабильных изотопов.
5. Оценка роли речной живородки в трансформации биогеохимических циклов биогенных элементов (C, N).
6. Определение скорости фильтрации живородкой водорослей фитопланктона.
7. Анализ риска дальнейшего расселения речной живородки в водоемы Западной Сибири.

**Научная новизна.** Получены современные данные по динамике численности и биомассы *V. viviparus* в Новосибирском водохранилище, соотношению полов и плодовитости. Выявлены факторы пространственного распределения вселенца по акватории водохранилища. Впервые определены размеры раковин из береговых выбросов. С применением метода стабильных изотопов определены основные трофические ресурсы, потребляемые моллюсками в условиях инвазивного ареала. Экспериментально оценена скорость фильтрации моллюсков. Выполнен анализ риска дальнейшего распространения *V. viviparus* в водоемы бассейна р. Обь и его влияния на водные экосистемы.

**Теоретическая и практическая значимость.** Полученные данные расширяют знания по экологической и фенотипической пластичности *V. viviparus*, активно расселяющегося в водоемах бассейна р. Обь. Результаты работы могут быть использованы природоохранными организациями при разработке методов контроля популяций моллюсков в условиях

Новосибирского водохранилища, а также для организации мероприятий, направленных на предотвращение их дальнейшего распространения в водоемах Западной Сибири.

**Положения, выносимые на защиту:**

1. Популяция *V. viviparus* в Новосибирском водохранилище характеризуется более высокими максимальными показателями биомассы, размеров особей и плодовитости по сравнению с популяциями нативного ареала, что свидетельствует о благоприятных условиях для обитания вида в данном водоеме.

2. В эвтрофных условиях Новосибирского водохранилища значительную долю потребляемых моллюсками ресурсов составляет отфильтрованный из толщи воды фитопланктон, что выступает дополнительным фактором самоочищения водоема.

3. Риски натурализации и дальнейшего расселения речной живородки в бассейне Верхней Оби высокие, при этом моллюски оказывают умеренное воздействие на водные экосистемы и инфраструктурные объекты водоемов-реципиентов.

**Степень достоверности результатов.** Достоверность полученных результатов обеспечена значительным количеством обработанных проб. Отбор проб и изучение биологических и экологических особенностей *V. viviparus* осуществлялись на различных участках Новосибирского водохранилища согласно общепринятым методам гидробиологических исследований. При обработке полученных результатов использован широкий набор статистических методов.

**Апробация работы.** Основные материалы диссертации были представлены на XX, XXI конференции молодых ученых «Водные и экологические исследования в Западной Сибири» (Барнаул, 2020; 2021), V Международной конференции «Современное состояние водных биоресурсов» (Новосибирск, 2019), III Всероссийской научно-практической конференции «Экология и управление природопользованием» (Томск, 2019), Международной научно-практической конференции «Краеведение и туризм» (Барнаул, 2020), V ежегодном международном Семинаре SecNet «Сибирь в эпоху глобальных вызовов: Природа человека и человеческая природа» (Барнаул, 2020), VII Международной конференции «Современные проблемы водных биоресурсов и аквакультуры» (Новосибирск, 2023), VIII Всероссийской конференции по водной экотоксикологии «Антропогенное влияние на водные организмы и экосистемы» (Борок, 2023).

**Публикации.** По теме диссертации опубликовано 10 работ, в том числе 1 статья в рецензируемом научном журнале из перечня ВАК, 2 статьи в изданиях, индексируемых базой Web of Science и 1 статья в издании, индексируемом базой Scopus.

**Личный вклад автора.** Основная часть практической работы (определение численности и биомассы *V. viviparus* за 2019–2020 гг., выполнение промеров раковин

береговых выбросов и донных сообществ, вскрытие особей для определения полового состава популяций и плодовитости, проведение экспериментов по изучению фильтрационной активности, а также обработка данных изотопного анализа и содержания С и N в мышечной ткани моллюсков) выполнена автором самостоятельно. Анализ и интерпретация полученных данных, а также обработка результатов изотопного анализа раковин *V. viviparus* и оценка рисков выполнены совместно с научным руководителем. Данные по встречаемости и биомассе *V. viviparus* за 2008–2018 гг. предоставлены научным руководителем. Работа выполнена на основе проб из коллекции лаборатории гидробиологии ИВЭП СО РАН и отобранных ее сотрудниками.

**Объем и структура диссертации.** Работа состоит из введения, 5 глав, заключения, выводов, списка литературы и приложения. Список использованных источников насчитывает 316 наименований, из них 100 – на русском языке и 216 – на иностранных. Текст диссертации изложен на 186 страницах и содержит 28 рисунков и 13 таблиц.

**Благодарности.** Автор выражает благодарность научному руководителю, д.б.н. Любови Васильевне Яныгиной за идею данной работы и неоценимую помощь при ее подготовке, а также коллективу лаборатории гидробиологии ИВЭП СО РАН за отбор проб и замечания к работе.

## СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

### ГЛАВА 1. РОЛЬ ЧУЖЕРОДНЫХ МОЛЛЮСКОВ В ТРАНСФОРМАЦИИ ВОДНЫХ ЭКОСИСТЕМ

В главе даны основные термины, применяемые в биологии инвазий; рассмотрены основные пути переноса моллюсков в пресноводные экосистемы и факторы, влияющие на их натурализацию; описаны механизмы трансформации водных экосистем под влиянием вселенцев, а также последствия инвазии моллюсков в пресные водоемы для экономики и здоровья человека; представлен перечень инвазивных видов семейства *Viviparidae*; рассмотрены биологические и экологические черты *V. viviparus* и история расселения вида за пределы естественного ареала.

### ГЛАВА 2. ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЙ

В главе представлена гидрологическая, гидрохимическая и гидробиологическая характеристика Новосибирского водохранилища.

### ГЛАВА 3. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материалы для данной работы были собраны во время ежегодных экспедиций ИВЭП СО РАН в период с 2008 по 2020 гг. на стандартных створах, расположенных на участках Новосибирского водохранилища в районе г. Камень-на-Оби, с. Дресвянка, с. Малетино, с. Спирино – с. Чингис, с. Ордынское – с. Нижнекаменка, с. Боровое – с. Быстровка, с.

Ленинское – с. Сосновка, в Караканском и Бердском заливах, а также у плотины ГЭС (рис. 1).



Рисунок 1. Схема Новосибирского водохранилища с обозначением стандартных створов отбора проб (Многолетняя динамика..., 2014)

Донные отложения отбирали коробчатым дночерпателем (площадь захвата –  $0,025 \text{ м}^2$ ), промывали через капроновый газ с размером ячеей  $350 \times 350 \text{ мкм}$ , извлекали из них особей *V. viviparus*, подсчитывали их количество и взвешивали. В работе использованы результаты анализа 191 гидробиологической пробы. Одновременно со сбором моллюсков на различных участках Новосибирского водохранилища были измерены глубина отбора, тип субстрата, прозрачность, цветность, температура воды, БПК<sub>5</sub>, концентрация кислорода и содержание хлорофилла *a*. В 2013 и 2018 гг. были отобраны пробы воды для расширенного химического анализа, который был выполнен в ВерхнеОбьрегионводхоз и Химико-аналитическом центре ИВЭП СО РАН.

Для оценки выживаемости *V. viviparus* на временно осушенных участках литорали методом трансект были отобраны пробы берегового грунта. В лаборатории подсчитывали общее количество моллюсков в грунте, определяли число погибших и выживших особей ( $N=593$ ).

Для определения размеров раковин береговых выбросов и популяций *V. viviparus* разных участков Новосибирского водохранилища отбирали пустые раковины моллюсков с берегов водоема ( $N=1023$ ), а также живых особей из донных сообществ ( $N=119$ ).

Для анализа половой структуры популяций и плодовитости самок было проведено вскрытие 885 особей. Половую принадлежность определяли путем осмотра головных щупалец, для определения плодовитости вскрывали самок, подсчитывали общее количество эмбрионов и разделяли их по 3 группам: 1 – эмбрионы с сформировавшейся раковиной, 2 – эмбрионы с формирующейся раковиной, но еще находящиеся в яичевой капсуле, 3 – яичевые капсулы (Jakubik, 2007).

Для исследований особенностей питания *V. viviparus* был выполнен анализ стабильных изотопов углерода и азота мышечной ткани моллюсков, а их также потенциальных трофических ресурсов (детрита, сестона, макрофитов и фитоперифитона); дополнительно, для оценки роли вселенцев в биогеохимических циклах С и N, была определена доля этих элементов в мышцах. Анализ выполнен в Центре коллективного пользования при ИПЭЭ РАН (г. Москва).

Эксперименты по изучению фильтрационной активности моллюсков проводили в 3 этапа. Сначала оценивали фильтрационную активность *V. viviparus* по изменению оптической плотности культуры *Chlorella* sp. в экспериментальных и контрольных стаканах. На следующем этапе оценивали скорость фильтрации моллюсков по изменению численности хлореллы, которую подсчитывали с использованием камеры Горяева. Дополнительно оценивали различия скорости фильтрации у живородок разных размерных групп и при разных начальных концентрациях хлореллы.

Оценку риска инвазии *V. viviparus* проводили в соответствии с протоколом Harmonia+, включающим оценку риска интродукции, натурализации и распространения вида, его воздействия на окружающую среду, экосистемные услуги и инфраструктуру.

Для анализа полученных данных были рассчитаны средние значения и стандартная ошибка. Статистическая значимость различий между выборками оценивалась с применением непараметрических критериев (критерий Уилкоксона, U-критерий Манна–Уитни, критерий Краскела–Уоллиса). В работе применялись различные статистические методы – метод главных компонент, ранговый корреляционный анализ (по Спирмену), дисперсионный анализ, общие линейные модели (GLM анализ) и регрессионный анализ. Обработка данных выполнялась с использованием программ MS Excel 2021, Statistica 10.0 и R 4.2.3 (стандартный пакет и пакет SIMMR).

## **ГЛАВА 4. БИОЛОГИЧЕСКИЕ И ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ РЕЧНОЙ ЖИВОРОДКИ *V. VIVIPARUS* В НОВОСИБИРСКОМ ВОДОХРАНИЛИЩЕ**

### **4.1. Сезонная и межгодовая динамика численности и биомассы *V. viviparus***

Сезонная динамика биомассы *V. viviparus* приведена на примере участка у с. Ордынское. В 2019 г. биомасса моллюсков характеризовалась пониженным значением в период с мая по июнь и повышенным – в июле–сентябре, максимальная биомасса составляла 1544,8 г/м<sup>2</sup> и была зафиксирована в июле (рис. 2).



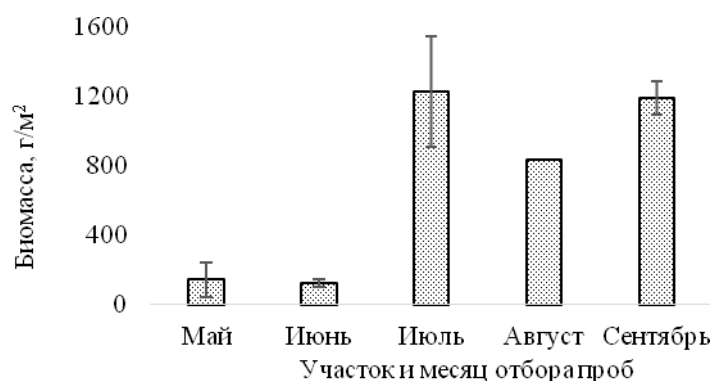


Рисунок 2. Сезонная динамика биомассы *V. viviparus* (среднее значение  $\pm$  стандартная ошибка) в 2019 г. на участке Новосибирского водохранилища у с. Ордынское, г/м<sup>2</sup>

Период размножения у *V. viviparus* приходится на позднюю весну – раннее лето, а выход молоди происходит в конце весны – начале лета (Jakubik, 2006). Активный период роста моллюсков (до 33%) происходит первые 5–6 месяцев жизни (с поздней весны до ранней осени первого года жизни), что может выступать дополнительным фактором увеличения биомассы живородки в этот период (Jakubik, Lewandowsk, 2007). В связи с высокой сезонной изменчивостью биомассы *V. viviparus* в Новосибирском водохранилище, для анализа межгодовой динамики биомассы моллюсков были использованы пробы, отобранные в период с июля по сентябрь.

Отправной точкой инвазии речной живородки считается участок у с. Ордынское, первый задокументированный сбор вида был сделан в 2002 г., биомасса составляла 5,0 г/м<sup>2</sup> при численности 65 экз./м<sup>2</sup> (рис. 3). Уже через 2 года эти показатели многократно увеличились, а максимальная биомасса достигала 5687,0 г/м<sup>2</sup> (при среднем значении 1876,0 г/м<sup>2</sup>; Яныгина, Визер, 2020).

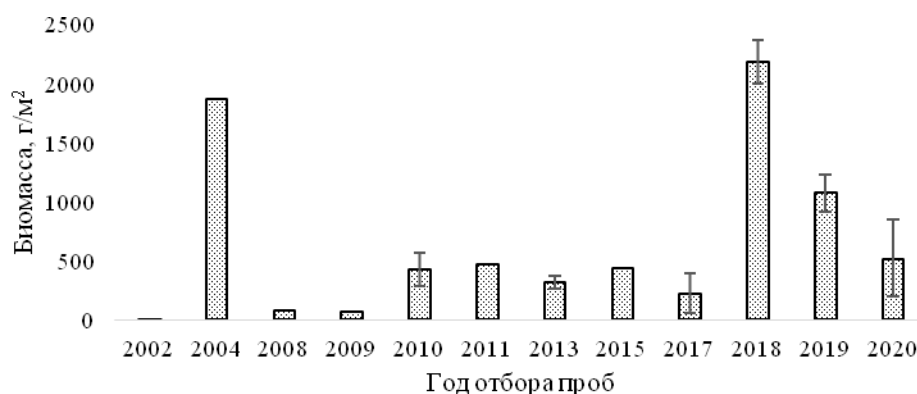


Рисунок 3. Межгодовая динамика биомассы *V. viviparus* (среднее значение  $\pm$  стандартная ошибка) на участке Новосибирского водохранилища у с. Ордынское, г/м<sup>2</sup> (с использованием данных за 2002 г. и 2004 г. из: Яныгина, Визер, 2020)

Согласно полученным нами данным, в 2008 г. биомасса моллюсков на этом участке составляла всего 77,8 г/м<sup>2</sup> и в течение следующих 10 лет не превышала 480,0 г/м<sup>2</sup>. В 2018 г.

средняя биомасса *V. viviparus* составила 2184,2 г/м<sup>2</sup>, увеличившись по сравнению с предыдущим годом почти в 10 раз. Уже в 2019 г. показатель снизился до 1074,4 г/м<sup>2</sup>, а в 2020 г. – до 519,1 г/м<sup>2</sup>.

Вероятно, в 2004 и в 2018 гг. популяция *V. viviparus* у с. Ордынское проходила стадию «бума» – быстрого роста популяции, нередко наблюдающегося в инвазивном ареале, за которым следует такой же активный «спад» (Strayer et al., 2017). В условиях достатка трофических ресурсов и отсутствия топических конкурентов живородки быстро достигали «бума», образуя многочисленные поселения, в которых в дальнейшем возрастала роль внутривидовой конкуренции. Дополнительным фактором ухудшения условий обитания моллюсков являлось образование ракушечника – донных отложений, сформированных из раковин погибших особей. Такой тип субстрата не является предпочитаемым для живородок ввиду его значительной подвижности. Совокупность этих факторов вероятно приводила к «спаду» – быстрому вымиранию большей части популяции. Исходя из особенностей межгодовой динамики биомассы на данном участке, согласно которой популяция *V. viviparus* несколько раз испытывала «бум» и «спад», говорить о ее стабилизации пока преждевременно.

Максимальные биомассы *V. viviparus* на исследованных участках Новосибирского водохранилища достигали высоких значений (у с. Спирино – до 4384,8 г/м<sup>2</sup>), что значительно превышает известные для водоемов естественного ареала данные (рис. 4) и свидетельствует о благоприятных условиях для моллюсков в водохранилище.

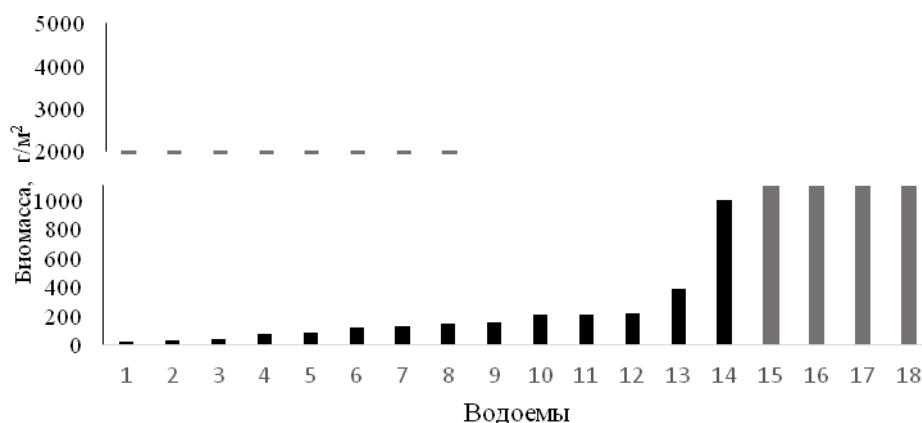


Рисунок 4. Максимальная биомасса *V. viviparus* в различных водоемах естественного (1 – оз. Лихеньское (Протасов, Силаева, 2012); 2 – р. Самара (Андрианов, 2012); 3 – р. Тетерев (Уваева, Шимкович, 2017); 4 – р. Крошенка (Уваева, Шимкович, 2017), 5 – р. Лесная (Уваева, Шимкович, 2017); 6 – рукав Бузан (дельта Волги; Андрианов, 2012); 7 – р. Уборть (Уваева, Шимкович, 2017); 8 – р. Гуйва (Уваева, Шимкович, 2017); 9 – Зегженское водохранилище (Jakubik, 2012); 10 – р. Случь (Уваева, Шимкович, 2017); 11 – р. Нарев (Андрианов, 2012); 12 – р. Малая Кокшага (Бедова, 2010); 13 – водоем-охладитель Змиевской ТЭЦ (Протасов, Силаева, 2012); 14 – водоем-охладитель

Ровенской АЭС (Протасов, Силаева, 2012)) и инвазионного ареалов (Новосибирское водохранилище: 15 – с. Нижнекаменка, 16 – с. Ордынское, 17 – Бердский залив, 18 – с. Спирино), г/м<sup>2</sup>

#### **4.2. Факторы пространственного распределения *V. viviparus* в Новосибирском водохранилище**

Речная живородка встречается в Новосибирском водохранилище очень неравномерно. Для выявления факторов распределения *V. viviparus* были проанализированы экологические особенности среды обитания беспозвоночных на различных участках водохранилища.

В результате классификации 20 физико-химических факторов с использованием метода главных компонент были выделены четыре главные компоненты (ГК). Статистически значимые ( $p < 0,05$ ) коэффициенты корреляции Спирмена были отмечены только с ГК3 (БПК<sub>5</sub>, ХПК, цветность и фосфаты) и были схожими как для численности, так и для биомассы *V. viviparus* ( $r = -0,47$ ).

Дисперсионный анализ показал, что среди проанализированных факторов только тип субстрата и расположение участка статистически значимо объясняли изменчивость численности и биомассы *V. viviparus* между станциями. Как показал GLM анализ, взаимодействие различных факторов не оказывало статистически значимого влияния на изменчивость численности и биомассы. Несмотря на расселение моллюсков на большей части водохранилища, расположение участка до сих пор является наиболее значимым фактором их распределения: численность и биомасса живородки на среднем участке (с которого и началось заселение водоема) статистически значимо выше, чем на верхнем и нижнем.

#### **4.3. Размерный состав популяций *V. viviparus***

Размеры раковин живородок в береговых выбросах варьировали от 8,8 до 46,2 мм, в донных сообществах – от 9,6 до 38,7 мм. Живородки, собранные в Новосибирском водохранилище, отличаются более крупными максимальными размерами, чем особи в естественном ареале (до 42,7 мм; Хлус, Алергуш, 2016).

В береговых выбросах средней части водохранилища и заливов преобладали мелкие раковины (2–3 размерных классов), тогда как в нижней части – более крупные (4–7 размерных классов). Популяция *V. viviparus* донных сообществ Бердского залива в 2019–2020 гг. была представлена моллюсками более крупных размерных классов по сравнению с популяцией, обитающей у с. Ордынское. В заливе преобладали моллюски 6–7 классов, в 2020 г. возростала доля 5 класса. Более мелкие особи в изучаемый период встречались реже и их доли в размерной структуре на данном участке не превышали 10%. Максимальным размерным классом у моллюсков, встречавшихся на участке у с. Ордынское, был 5, а

возрастная структура в основном состояла из моллюсков 3–5 классов; в 2020 г. были обнаружены только особи 4 и 5 классов.

Размерный состав раковин *V. viviparus* в береговых выбросах различных участков Новосибирского водохранилища свидетельствует о гибели значительной части популяции до наступления предельного возраста. В средней части водохранилища и в заливах около 40% погибших моллюсков составляют особи, не достигшие половой зрелости. Преждевременная гибель моллюсков может быть связана со значительными сезонными колебаниями уровня воды в водохранилище, и, по-видимому, является одним из факторов, ограничивающим их массовое развитие в водоеме.

#### 4.4. Половой состав популяций и плодовитость *V. viviparus*

Для выяснения причин быстрого роста популяции *V. viviparus* в Новосибирском водохранилище были исследованы особенности полового состава популяций и плодовитости самок. Все участки в изученный период характеризовались преобладанием самок (до 100%), за исключением апрельских и июльских сборов в Бердском заливе (2020 г., рис. 5), где была отмечена значительная доля самцов. Тенденция к увеличению доли самцов отмечалась в конце лета – начале осени, а также в апреле, но в целом, соотношение полов редко приближалось к равному. В среднем за исследованный период на участке у с. Ордынское доля самок составляла  $83,7 \pm 6,4\%$ , самцов –  $16,3 \pm 6,4\%$ , в Бердском заливе –  $65,3 \pm 8,5\%$  и  $34,8 \pm 8,5\%$ , соответственно.

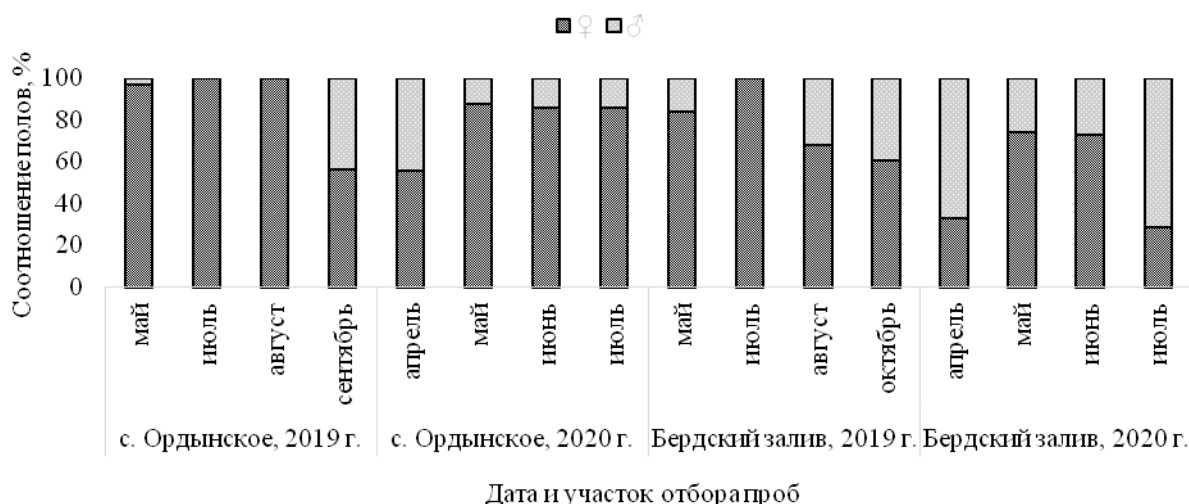


Рисунок 5. Половая структура популяций *V. viviparus* у с. Ордынское и в Бердском заливе Новосибирского водохранилища (2019–2020 гг.), %

Значительная доля самок в изученных популяциях могла быть следствием более высокой смертности среди самцов, отмеченной в водоемах нативного ареала (0,62–0,87 на 100 особей; у самок – 0,48–0,67; Уваева и др., 2016). Влиять на продолжительность жизни

самцов могли паразитарные инвазии, а также повышенное репродуктивное усилие, ослабляющее моллюсков (Jakubik, 2006; Uvayeva, Utevsky, 2021). Данные по половой структуре популяций *V. viviparus* в Новосибирском водохранилище сопоставимы с данными, полученными для водоемов естественного ареала (Jakubik, 2012; Рябцева 2013).

Речная живородка относится к яйцеживородящим моллюскам с половым размножением. Количество эмбрионов, одновременно развивающееся в одной самке, в среднем варьирует от 1,3 до 25, а максимальное количество может достигать 85 (Жадин, 1928; Jakubik, 2006; 2012; Рябцева, 2013). Среднее количество эмбрионов *V. viviparus* в Новосибирском водохранилище варьировало в разные сезоны от  $4,0 \pm 1,0$  до  $68,3 \pm 5,6$ , достигая максимума в 99 штук (Бердский залив, май 2019 г.; рис. 6).

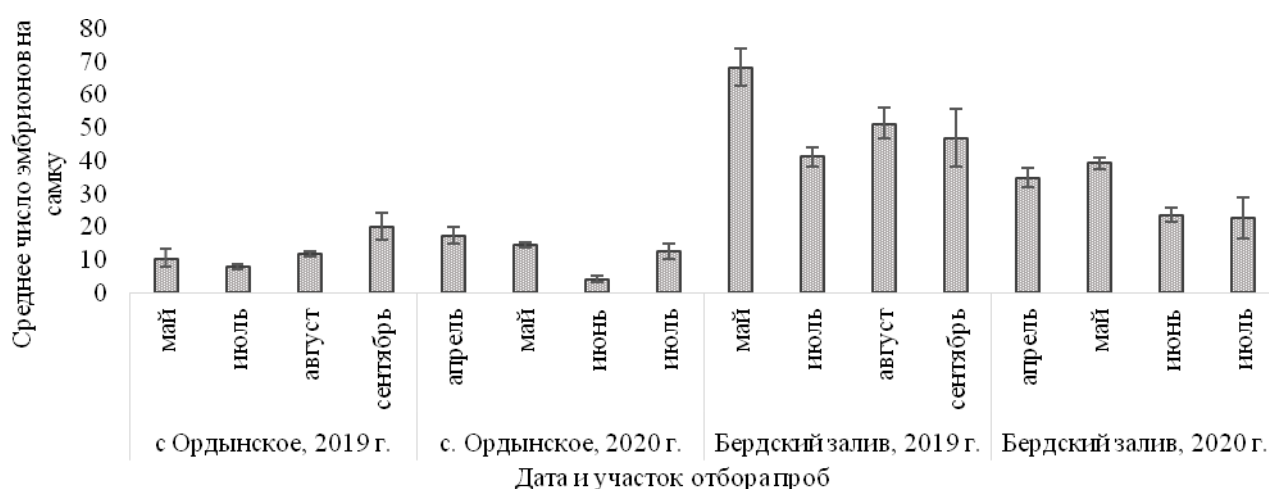


Рисунок 6. Межгодовая и сезонная динамика количества эмбрионов *V. viviparus* у с. Ордынское и в Бердском заливе Новосибирского водохранилища (2019–2020 гг.)

Весной на изученных участках среднее количество эмбрионов на самку обычно было максимальным, в начале лета оно незначительно снижалось и в течение июля – августа имело тенденцию к увеличению.

Для определения факторов изменчивости плодовитости *V. viviparus* на исследованных участках водохранилища использовали GLM анализ. Наибольшую долю вариаций количества эмбрионов в выборке описывала высота раковины моллюсков, а также сочетание высоты раковины и участка отбора проб, тогда как роль месяца и года отбора проб была минимальной (табл. 1). Схожие результаты были отмечены для водоемов Польши (Jakubik, 2012).

Таблица 1. Результаты GLM анализа факторов изменчивости плодовитости *V. viviparus* в Новосибирском водохранилище (с. Ордынское, Бердский залив)

Предиктор	R <sup>2</sup> скорректированный	p
-----------	----------------------------------	---

Высота раковины	0,56	<0,001
Участок отбора проб	0,45	<0,001
Месяц отбора проб	0,04	0,008
Год отбора проб	0,07	<0,001
Участок*месяц отбора проб	0,54	<0,001
Высота раковины*участок отбора проб	0,58	<0,001
Участок*год отбора проб	0,54	<0,001
Высота раковины*участок*месяц отбора проб	0,62	<0,001

С увеличением высоты раковины количество эмбрионов в выводковых путях самок увеличивалось (рис. 7).

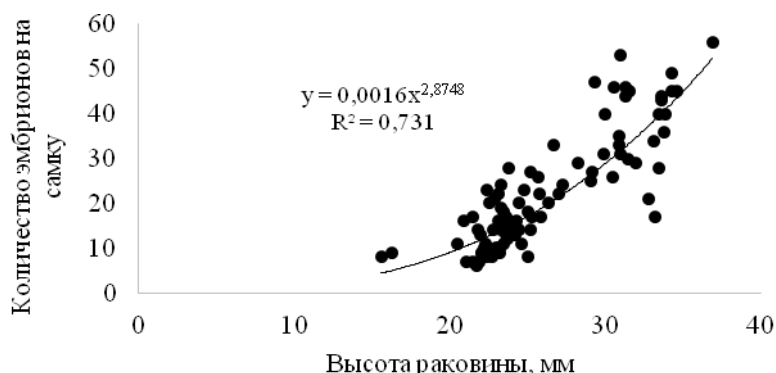


Рисунок 7. Зависимость количества эмбрионов от высоты раковины *V. viviparus* в Новосибирском водохранилище ( $R^2=0,73$ ,  $p<0,01$ ) (с. Ордынское и Бердский залив, май 2020 г.)

В Новосибирском водохранилище к размножению приступают самки с высотой раковины от 15,6 мм, что несколько меньше по сравнению с данными, известными для водоемов естественного ареала, где минимальная высота раковины самок с эмбрионами составляла 17,5 мм (Мирошниченко, 1958). Раннее половое созревание может быть следствием нестабильных условий обитания, в том числе температурного режима, и благоприятных трофических условий (Jakubik, 2012). Отмеченные тенденции увеличения среднего количества эмбрионов с ростом размера живородок в целом соответствовали известной для многих животных положительной взаимосвязи между размером тела и плодовитостью (Jakubik, 2007).

Плодовитость *V. viviparus* Бердского залива (в среднем  $46,0 \pm 1,8$  эмбрионов на самку) превышала показатели, характерные для участка у с. Ордынское ( $14,3 \pm 0,7$ ). Вероятно, это связано с тем, что в заливе моллюски были представлены более взрослыми особями с большими размерами тела (см. раздел 4.3). Высота раковины самок Бердского залива в среднем составляла  $29,6 \pm 0,5$  мм, тогда как у самок, обитающих у с. Ордынское –  $22,0 \pm 1,0$  мм ( $p<0,05$ ).

Максимальная плодовитость *V. viviparus* в Новосибирском водохранилище (99 эмбрионов на самку по нашим данным и до 131 эмбриона по литературным данным (Золотарева и др., 2020)) превышала таковую для популяций нативного ареала (рис. 8).

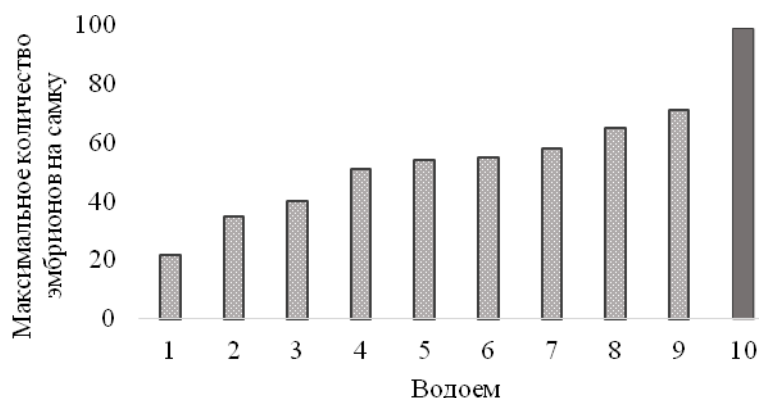


Рисунок 8. Максимальное количество эмбрионов, обнаруженное в самке *V. viviparus* в водоемах естественного (1 – р. Западная Двина (Лешко, 2005); 2 – Зегжинское водохранилище (Jakubik, 2006); 3 – р. Южный Буг (Рябцева, 2013); 4 – р. Тетерев (Уваева и др., 2019); 5 – р. Днепр (Уваева и др., 2019), 6 – р. Десна; 7 – р. Случь (Уваева и др., 2019), 8 – р. Остер (Уваева и др., 2019), 9 – р. Ирша (Уваева и др., 2019)) и инвазионного ареалов (10 – Новосибирское водохранилище, Бердский залив)

Несмотря на то, что плодовитость *V. viviparus* в Новосибирском водохранилище не достигает значений, отмеченных для других чужеродных вивипарид, ее значение превышает известные данные для популяций речных живородок нативного ареала. При анализе факторов изменчивости плодовитости моллюсков высота раковины выступала как наиболее значимый предиктор. Высокая доля самок в половой структуре популяций в совокупности с их высокой плодовитостью вероятно способствовали успешной инвазии и натурализации моллюсков в Новосибирском водохранилище, обеспечив быстрое достижение высокой численности и биомассы на заселенных участках.

#### **4.5. Оценка особенностей питания *V. viviparus* в Новосибирском водохранилище с использованием анализа стабильных изотопов углерода и азота**

Одним из ключевых направлений исследования экологии чужеродных видов является изучение их роли в трофической сети экосистемы-реципиента (Altieri et al., 2022; Balzani, Naubrock, 2022). Для оценки особенностей питания *V. viviparus* в Бердском заливе Новосибирского водохранилища был выполнен анализ изотопного состава мышечной ткани моллюсков и их потенциальных трофических ресурсов.

Полученные значения стабильных изотопов углерода и азота в мышечной ткани речной живородки изменялись в пределах от -29,4 до -33,3‰ (среднее значение – -31,5±0,2‰) для  $\delta^{13}\text{C}$  и от 4,2 до 7,2‰ (5,8±0,2‰) для  $\delta^{15}\text{N}$ , соответственно (рис. 9). Более

низкими значениями  $\delta^{15}\text{N}$  характеризовались моллюски, отобранные в августе 2020 года –  $4,9 \pm 0,2\text{‰}$  ( $N=9$ ;  $p=0,00005$ ).

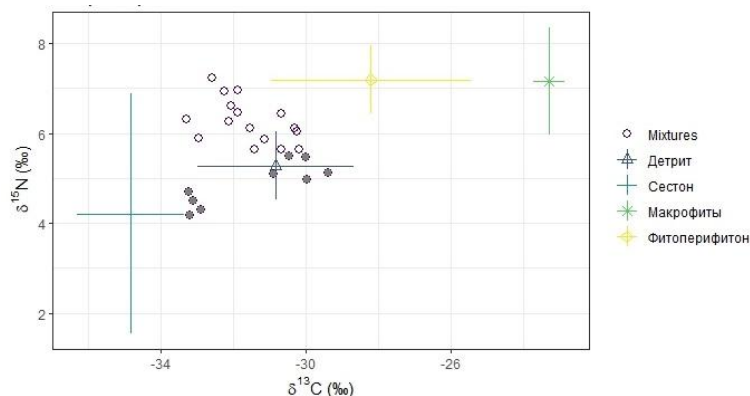


Рисунок 9. Соотношение тяжелых изотопов углерода ( $\delta^{13}\text{C}$ ) и азота ( $\delta^{15}\text{N}$ ) в мышечной ткани *V. viviparus* (mixtures), а также в потенциальных трофических ресурсах (детрит, сестон, макрофиты и фитоперифитон) Бердского залива Новосибирского водохранилища, ‰ (закрашенные точки – 2020 г., незакрашенные – 2019 г.)

SIMMR анализ показал, что основными пищевыми ресурсами в диете речной живородки Бердского залива являются сестон и детрит, на их долю приходится  $37,2 \pm 19,3\%$  и  $34,2 \pm 11,6\%$  ассимилированной пищи. Еще  $23,0 \pm 12,3\%$  приходится на фитоперифитон, тогда как макрофиты составляют около  $5,0 \pm 4,8\%$  (рис. 10).

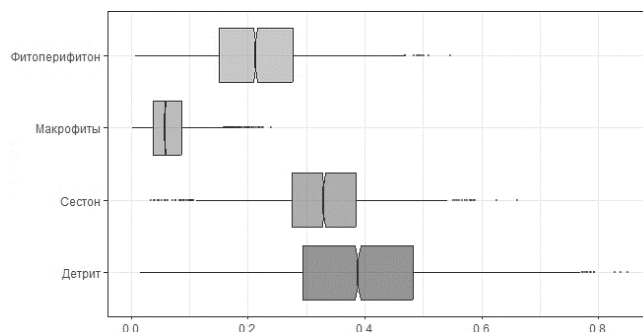


Рисунок 10. Доля различных источников питания (детрита, сестона, макрофитов и фитоперифитона) в рационе *V. viviparus* Бердского залива Новосибирского водохранилища (правая и левая граница прямоугольника – верхний и нижний квартили (25% и 75%), линия по середине – медиана; «усы» – степень разброса (дисперсии) за пределами верхнего и нижнего квартилей, точки – выбросы)

Полученные данные о соотношении трофических ресурсов в диете *V. viviparus* Новосибирского водохранилища подтверждают имеющиеся данные о его широком спектре питания. Вероятно, трофическая пластичность выступала одним из факторов успешной натурализации моллюсков в водоеме, снижая давление конкуренции с нативными видами. Проведенные исследования позволяют предположить, что в местах массового скопления на литоральных участках Новосибирского водохранилища *V. viviparus* может извлекать планктонные водоросли и взвешенные вещества из толщи воды, активизируя процессы



самоочищения в придонных слоях и перераспределяя энергию из планктонной цепи в бентосную.

### **Роль *V. viviparus* в трансформации биогеохимических циклов углерода и азота в Новосибирском водохранилище**

Используя данные по содержанию азота и углерода в мышцах *V. viviparus*, а также средние значения его биомассы в Бердском заливе, было рассчитано количество биогенов, депонированных в биомассе моллюсков.

Доля углерода в мышцах речной живородки в изучаемый период в среднем составляла  $41,0 \pm 0,9\%$ , азота –  $9,0 \pm 0,4\%$ . Средняя биомасса моллюсков в Бердском заливе достигала  $2675,1 \pm 232,2$  г/м<sup>2</sup> (июль – октябрь 2019 г.), что в пересчете на сухую биомассу без раковины (коэффициент – 0,053; Höckelmann, Pusch, 2000) составило 141,78 г/м<sup>2</sup>. Таким образом, в Бердском заливе в биомассе живородки было депонировано  $56,5 \pm 5,3$  г С/м<sup>2</sup> и  $13,5 \pm 1,2$  г N/м<sup>2</sup>. Учитывая долю сестона в питании моллюсков (34,2%; рис. 10), можно предположить, что  $19,0 \pm 1,3$  г С/м<sup>2</sup> и  $4,2 \pm 0,9$  г N/м<sup>2</sup> было ассимилировано из толщи воды.

При сезонной сработке уровня водохранилища, периодически вызывающей массовую гибель *V. viviparus* (до 92% особей, располагающихся на поверхности (Vizer, 2011), и от 6,5 до 70,8% из зарывшихся в грунт (рис. 11)), эти биогены поступают в литораль водохранилища, что может приводить к существенному локальному снижению качества воды (Yanygina, 2021).

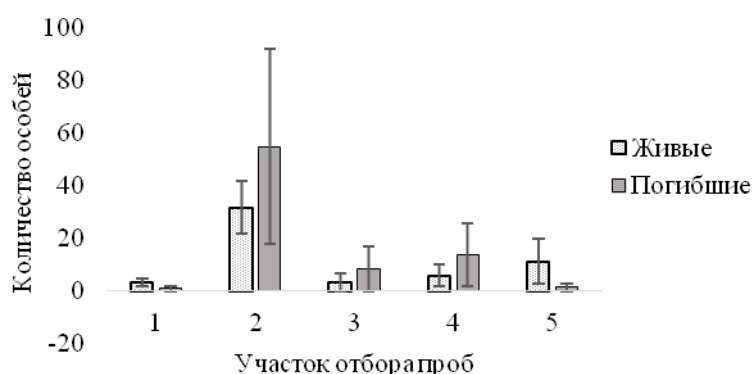


Рисунок 11. Количество погибших и живых особей *V. viviparus* (среднее значение ± стандартная ошибка) на литорали Бердского залива Новосибирского водохранилища, осушенной в период сработки уровня воды (участки отбора проб в трансекте располагались по направлению к урезу воды)

#### **4.6. Оценка фильтрационной активности *V. viviparus***

Чужеродные моллюски, являясь компонентом водных экосистем, способны вносить свой вклад и в процессы самоочищения, способствуя улучшению качества воды (Karatayev et

al., 1997). Анализ стабильных изотопов показал, что в составе пищи *V. viviparus* Бердского залива Новосибирского водохранилища значительную долю составляет сестон (рис. 10), в связи с чем были проведены эксперименты по оценке фильтрационной активности моллюсков.

Для начала оценивали фильтрационную активность *V. viviparus* по изменению показателя оптической плотности культуры *Chlorella* sp., длительность эксперимента составляла 1 сутки. К концу эксперимента среднее значение оптической плотности в стаканах с моллюсками снизилось в 2 раза ( $p=0,043$ ), разница между средним значением оптической плотности в стаканах с моллюсками и контролем составляла 2,6 раза.

На следующем этапе использовали метод, основанный на учете изменений концентрации *Chlorella* sp. Эксперимент показал, что фильтрационная активность моллюсков в большей степени зависела от физиологического состояния особей, чем от их размера. Максимальная скорость фильтрации (у отдельных особей до  $165,0 \text{ мл} \cdot \text{ч}^{-1} \cdot \text{экз.}^{-1}$ ) наблюдалась в первые часы эксперимента у голодных моллюсков. В течение суток скорость фильтрации снижалась и в среднем за сутки составила  $6,8 \pm 0,9 \text{ мл} \cdot \text{ч}^{-1} \cdot \text{экз.}^{-1}$ . Популяция *V. viviparus* Бердского залива Новосибирского водохранилища при средней численности  $720,3 \pm 265,3 \text{ экз./м}^2$  (2019–2020 гг.) способна профильтровывать один кубометр воды каждые 9 суток.

Скорость фильтрации *V. viviparus* зависела от размеров особей (рис. 12). Моллюски первой группы (высота раковины (ВР) – 11,2–16,6 мм) в среднем профильтровывали  $18,5 \pm 2,8 \text{ мл} \cdot \text{ч}^{-1} \cdot \text{экз.}^{-1}$  при низкой и  $22,2 \pm 3,4 \text{ мл} \cdot \text{ч}^{-1} \cdot \text{экз.}^{-1}$  при высокой концентрации хлореллы. Для второй группы (ВР – 20,0–30,0 мм) эти значения составляли  $85,3 \pm 10,0 \text{ мл} \cdot \text{ч}^{-1} \cdot \text{экз.}^{-1}$  и  $121,8 \pm 18,9 \text{ мл} \cdot \text{ч}^{-1} \cdot \text{экз.}^{-1}$ , соответственно. Максимальная скорость фильтрации составляла  $207,0 \text{ мл} \cdot \text{ч}^{-1} \cdot \text{экз.}^{-1}$  (вторая группа, высокая концентрация). Скорость фильтрации в одинаковых размерных группах при разных концентрациях хлореллы не различалась.

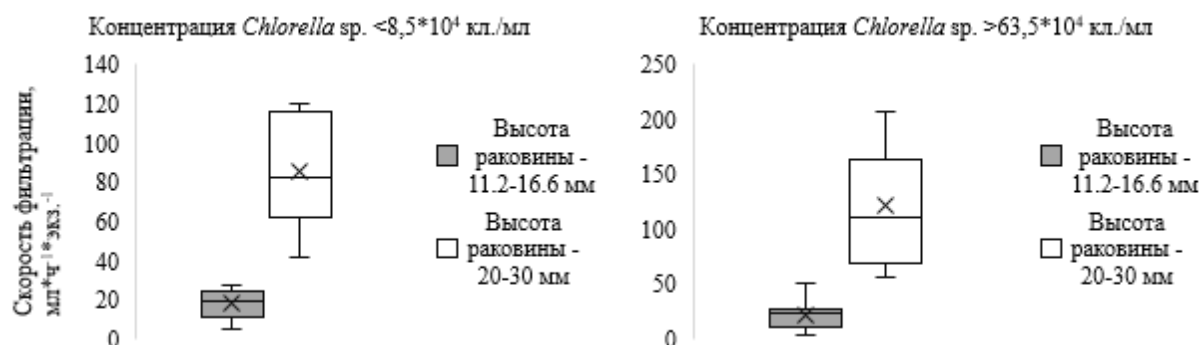


Рисунок 12. Сравнение скорости фильтрации ( $\text{мл} \cdot \text{ч}^{-1} \cdot \text{экз.}^{-1}$ ) у разных размерных групп *V. viviparus* при низкой ( $<8,5 \cdot 10^4 \text{ кл./мл}$ ) и высокой ( $>63,5 \cdot 10^4 \text{ кл./мл}$ ) концентрациях культуры *Chlorella* sp. (верхняя и нижняя граница прямоугольника – верхний и нижний квантили (25% и 75%),

линия посередине – медиана, крестик – среднее арифметическое; «усы» – степень разброса (дисперсии) за пределами верхнего и нижнего квартилей)

Снижение среднего значения оптической плотности суспензии хлореллы в присутствии моллюсков при проведении эксперимента в 2 раза, а также скорость фильтрации, достигающая  $207 \text{ мл} \cdot \text{ч}^{-1} \cdot \text{экз.}^{-1}$ , подтверждают имеющиеся данные о том, что *V. viviparus* способен к значительному осаждению взвешенных в тоще воды веществ. В условиях Новосибирского водохранилища значительные скопления моллюсков могут способствовать улучшению качества воды, участвуя в процессах биологического самоочищения, и оказывать влияние на функционирование экосистемы в целом.

## **ГЛАВА 5. АНАЛИЗ РИСКА ИНВАЗИИ *V. VIVIPARUS* В ВОДНЫЕ ЭКОСИСТЕМЫ БАССЕЙНА Р. ОБЬ**

Оценку риска для водных экосистем, связанного с инвазией речной живородки, проводили в соответствии с протоколом Harmonia+. Риск вселения *V. viviparus* в новые водоемы бассейна р. Обь оценен как низкий ( $I_s=0,33$ ), живородки характеризуются невысокой естественной миграционной активностью. Риск непреднамеренных антропогенных переносов вида за пределы естественного ареала оценен как средний: за последние 30 лет было обнаружено восемь новых популяций. При этом во всех новых местообитаниях были отмечены жизнеспособные самовоспроизводящиеся популяции *V. viviparus*, что позволяет оценить риск натурализации вида как высокий ( $E_s=1,0$ ). Несмотря на невысокую скорость передвижения, риск расселения высокий ( $S_s=0,75$ ): за двадцатилетний период моллюски освоили пригодные местообитания на протяжении 165 км средней и нижней частей Новосибирского водохранилища, а в 2018 г. были обнаружены и в р. Обь ниже водохранилища. В целом риск инвазии живородки в водоемы бассейна р. Обь оценен как средний ( $I_R=0,63$ ), общий риск для водных экосистем бассейна р. Обь, связанный с инвазией *V. viviparus*, также определен как средний ( $O_R=0,47$ ).

### **ЗАКЛЮЧЕНИЕ**

В данной работе с применением разнообразных методов изучены биологические и экологические особенности *V. viviparus* – доминирующего вселенца Новосибирского водохранилища. Более высокие максимальные значения высоты раковин, плодовитости и биомассы *V. viviparus* по сравнению с нативным ареалом свидетельствуют о благоприятных для моллюсков условиях обитания в водохранилище.

Трофическая пластичность *V. viviparus* не только способствовала успешному освоению различных участков водохранилища, но также и определила важную роль моллюсков в биологическом самоочищении водоема: около 34% азота и углерода,

ассимилированных в сухой биомассе моллюсков, извлекается ими из водной толщи, что может рассматриваться в качестве одного из позитивных эффектов инвазии. В то же время значительные запасы углерода и азота, депонированные в биомассе моллюсков, несут риски локального снижения качества воды литоральных участков при периодически наблюдающейся массовой гибели моллюсков.

Анализ риска показал, что *V. viviparus* обладает значительным инвазивным потенциалом. Принимая во внимание тот факт, что до середины плейстоцена этот вид обитал на территории юга Западной Сибири, а также благоприятные для *V. viviparus* условия, вероятно дальнейшее восстановление утраченной части ареала и новые инвазии вида в водоемы бассейна Верхней Оби. Несомненно, выявленные в работе особенности вселенца будут востребованы для прогноза вероятности натурализации речной живородки в новых местах обитания.

## ВЫВОДЫ

1. В Новосибирском водохранилище *V. viviparus* в период исследований формировал плотные поселения с максимальной биомассой до  $4384,8 \text{ г/м}^2$ , что существенно превышало известные для популяций нативного ареала значения. Показатель биомассы имел сезонную динамику и наибольших значений достигал в летне-осенний период. Значительные межгодовые колебания биомассы свидетельствуют о том, что популяции не достигли стабильного состояния.

2. В береговых выбросах средней части и заливов Новосибирского водохранилища преобладали особи *V. viviparus* 2 и 3 размерных классов, в нижней части – 4–7 классов. Максимальные размеры раковин (до 46,2 мм), превышали значения, известные для вида в условиях естественного ареала. Популяция донных сообществ Бердского залива отличалась более крупными размерами (преимущественно 5–7 класс) по сравнению с популяцией, обитавшей у с. Ордынское (3–5 классы).

3. Половая структура популяций *V. viviparus* в Новосибирском водохранилище характеризовалась преобладанием самок ( $74,5 \pm 5,7\%$ ), к осени доля самцов несколько возрастала.

4. Среднее количество эмбрионов на самку в разные сезоны варьировало от  $4,0 \pm 1,0$  до  $68,3 \pm 5,6$ , максимальное значение превышало известные для вида данные и составляло 99 эмбрионов. Плодовитость *V. viviparus* возрастала с увеличением размеров самки.

5. Анализ стабильных изотопов углерода и азота мышечной ткани *V. viviparus* показал, что в Бердском заливе Новосибирского водохранилища основной вклад в рацион моллюска вносили детрит ( $37,2 \pm 19,3\%$ ) и водоросли сестона ( $34,2 \pm 11,6\%$ ).

6. *Viviparus viviparus* оказывает существенное влияние на перераспределение углерода и азота между планктонными и бентосными системами. В Бердском заливе  $19,0 \pm 1,3$  г С/м<sup>2</sup> и  $4,2 \pm 0,9$  г N/м<sup>2</sup>, аккумулированного в биомассе живородки, было ассимилировано из толщи воды.

7. Скорость фильтрации речной живородки в лабораторном эксперименте достигала  $207 \text{ мл} \cdot \text{ч}^{-1} \cdot \text{экз.}^{-1}$ , а среднее значение показателя оптической плотности экспериментальной суспензии в присутствии моллюска за 24 часа снизилось в 2 раза. Особи больших размеров отличались более высокой фильтрационной активностью.

8. Высокая способность вида к натурализации и последующему расселению, а также новые находки популяций *V. viviparus* в водоемах бассейна р. Обь говорят о значительном инвазивном потенциале вида.

## СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

### Статьи в рецензируемых журналах из списка ВАК:

1. Волгина, Д. Д. Оценка фильтрационной активности речной живородки *Viviparus viviparus* L. по показателю оптической плотности культуры хлореллы / Д. Д. Волгина, Л. В. Яныгина // Вестник КамчатГТУ. – 2022. – № 60. – С. 52–63. DOI: 10.17217/2079-0333-2022-60-52-62.

### Статьи, индексируемые в международных базах данных Web of Science или Scopus:

2. Яныгина, Л. В. Стабильные изотопы углерода и азота в органическом матриксе раковин чужеродных моллюсков *Viviparus viviparus* (Linnaeus, 1758) Новосибирского водохранилища / Л. В. Яныгина, Д. Д. Волгина // Acta biologica sibirica. – 2019. – Т. 5. №. 4. – С. 60–65. DOI: 10.14258/abs.v5.i4.7054 (Scopus).

3. Яныгина, Л. В. Факторы пространственного распределения и оценка риска инвазии речной живородки *Viviparus viviparus* (Linnaeus, 1758) в водные экосистемы бассейна р. Обь / Л. В. Яныгина, А. В. Котовщиков, Л. М. Киприянова, Д. Д. Волгина // Сибирский экологический журнал. – 2020. – №2. – С. 205–216. DOI 10.15372/SEJ20200206 (WoS).

4. Yanygina, L. V. Age and size characteristics of alien mollusks *Viviparus viviparus* L. in the coastal thanatocoenosis of Novosibirsk reservoir / L. V. Yanygina, D. D. Volgina // Ukrainian Journal of Ecology. – 2019. – Vol. 9(3) – P. 412–414. DOI: 10.15421/2019\_769 (WoS).

### Работы, опубликованные в других изданиях:

5. Яныгина, Л. В. Особенности сезонной динамики численности и биомассы речной живородки *Viviparus viviparus* L. в Новосибирском водохранилище / Л. В. Яныгина, Д. Д.

**Волгина** // Современное состояние водных биоресурсов: материалы 5-ой международной конференции, г. Новосибирск, 27–29 ноября 2019 г. / под ред. Е. В. Пищенко, И. В. Морузи. – Новосибирск: НГАУ. – 2019. – С. 167–169.

6. Яныгина Л. В. Возрастная структура популяции речной живородки *Viviparus viviparus* (Linnaeus, 1758) Новосибирского водохранилища / Л. В. Яныгина, Д. Д. Волгина // Экология и управление природопользованием: сборник научных трудов Второй всероссийской научно-практической конференции с международным участием, г. Томск; под ред. А. М. Адама. Вып. 3. – Томск: Литературное бюро. – 2020. – С. 89–90.

7. Золотарева, К. А. Некоторые пути инвазии чужеродных видов в экосистемы юга Западной Сибири и роль экологической грамотности в предотвращении их распространения / К. А. Золотарева, Д. Д. Волгина, Л. В. Яныгина // Материалы международной научно-практической конференции «Краеведение и туризм», посвященной 90-летию историка и краеведа Алексея Дмитриевича Сергеева. – Барнаул: АлтГПУ. – 2020. – С. 193–197.

8. Волгина, Д. Д. Влияние инвазии чужеродных моллюсков *Viviparus viviparus* на качество воды / Д. Д. Волгина, К. А. Золотарева, Л. В. Яныгина // Сборник тезисов участников V ежегодного международного Семинара Сибирской Сети по изучению изменений окружающей среды (SecNet) «Сибирь в эпоху глобальных вызовов: Природа человека и человеческая природа». – Барнаул. – 2020. – С. 21–22.

9. Золотарева, К. А. Особенности биологии и экологии чужеродных моллюсков *Viviparus viviparus* L. в Новосибирском водохранилище / К. А. Золотарева, Д. Д. Волгина, Л. В. Яныгина // Сборник тезисов участников V ежегодного международного Семинара Сибирской Сети по изучению изменений окружающей среды (SecNet) «Сибирь в эпоху глобальных вызовов: Природа человека и человеческая природа». – Барнаул. – 2020. – С. 21–22.

10. Волгина, Д. Д. Роль чужеродных моллюсков *Viviparus viviparus* (Linnaeus, 1758) в трансформации биогеохимических циклов углерода и азота Новосибирского водохранилища // Антропогенное влияние на водные организмы и экосистемы: сборник материалов / отв. ред. И. И. Томилина. – Ярославль: Филигрань. – 2023. – 301 с. – VIII Всероссийская конференция по водной экотоксикологии, посвященная 85-летию со дня рождения Бориса Александровича Флёрова. – Борок, 17–20 октября 2023 г. – С.130–134.