

ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ НАУКИ
ИНСТИТУТ ВОДНЫХ И ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ПРОБЛЕМ
СИБИРСКОГО ОТДЕЛЕНИЯ РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК

УДК 594.32

На правах рукописи

Волгина Дарья Дмитриевна

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

1.5.12 – зоология

Диссертация на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Научный руководитель:
доктор биологических наук
Яныгина Любовь Васильевна

Новосибирск – 2024

ОГЛАВЛЕНИЕ

| | |
|--|----|
| ВВЕДЕНИЕ..... | 4 |
| ГЛАВА 1. РОЛЬ ЧУЖЕРОДНЫХ МОЛЛЮСКОВ В ТРАНСФОРМАЦИИ ВОДНЫХ ЭКОСИСТЕМ | 9 |
| 1.1. Основные пути переноса чужеродных моллюсков в пресноводные экосистемы..... | 15 |
| 1.2. Факторы, влияющие на натурализацию моллюсков в водоемах-реципиентах | 18 |
| 1.3. Механизмы трансформации водных экосистем под влиянием моллюсков- вселенцев..... | 23 |
| 1.4. Последствия инвазий моллюсков в пресноводные экосистемы для человека и экономики | 27 |
| 1.5. Инвазии представителей семейства <i>Viviparidae</i> в водоемы мира..... | 29 |
| 1.6. Биология и экология <i>V. viviparus</i> в естественном ареале | 32 |
| 1.7. История расселения <i>V. viviparus</i> за пределы естественного ареала..... | 36 |
| ГЛАВА 2. ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЙ | 41 |
| 2.1. Гидрологическая характеристика..... | 42 |
| 2.2. Гидрохимическая характеристика..... | 46 |
| 2.3. Гидробиологическая характеристика | 50 |
| ГЛАВА 3. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ | 55 |
| 3.1. Определение популяционных характеристик <i>V. viviparus</i> и факторов распределения в Новосибирском водохранилище | 55 |
| 3.2. Анализ стабильных изотопов..... | 59 |
| 3.4. Изучение фильтрационной активности | 61 |
| 3.5. Метод анализа риска..... | 64 |
| 3.6. Статистическая обработка данных..... | 64 |
| ГЛАВА 4. БИОЛОГИЧЕСКИЕ И ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ РЕЧНОЙ ЖИВОРОДКИ <i>V. VIVIPARUS</i> В НОВОСИБИРСКОМ ВОДОХРАНИЛИЩЕ | 66 |
| 4.1. Сезонная и межгодовая динамика численности и биомассы <i>V. viviparus</i> | 66 |
| 4.2. Факторы пространственного распределения <i>V. viviparus</i> в Новосибирском водохранилище..... | 76 |

| | |
|---|-----|
| 4.3. Размерный состав популяций <i>V. viviparus</i> | 80 |
| 4.4. Половой состав популяций и плодовитость <i>V. viviparus</i> | 85 |
| 4.5. Оценка особенностей питания <i>V. viviparus</i> в Новосибирском водохранилище с использованием анализа стабильных изотопов углерода и азота..... | 95 |
| 4.5.1. Стабильные изотопы углерода и азота в органическом матриксе раковин | 96 |
| 4.5.2. Стабильные изотопы углерода и азота в мышечной ткани | 99 |
| 4.5.3. Роль <i>V. viviparus</i> в трансформации биогеохимических циклов углерода и азота в Новосибирском водохранилище..... | 107 |
| 4.6. Оценка фильтрационной активности <i>V. viviparus</i> | 111 |
| 4.6.1. Оценка фильтрационной активности по изменению оптической плотности культуры <i>Chlorella</i> sp..... | 112 |
| 4.6.2. Определение скорости фильтрации по изменению концентрации культуры <i>Chlorella</i> sp..... | 115 |
| 4.6.3. Определение различий в скорости фильтрации разных размерных групп по изменению концентрации культуры <i>Chlorella</i> sp..... | 117 |
| ГЛАВА 5. АНАЛИЗ РИСКА ИНВАЗИИ <i>V. VIVIPARUS</i> В ВОДНЫЕ ЭКОСИСТЕМЫ БАССЕЙНА Р. ОБЬ | 123 |
| ЗАКЛЮЧЕНИЕ | 132 |
| ВЫВОДЫ | 135 |
| СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ..... | 137 |
| ПРИЛОЖЕНИЕ | 176 |
| Приложение 1. Объем собранного материала и характеристика исследованных участков Новосибирского водохранилища | 177 |
| Приложение 2. Оценка рисков с применением протокола Harmonia+..... | 182 |

ВВЕДЕНИЕ

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 (Hulme, 2007; Karatayev et al., 2009; 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 – от экосистемного до организменного, а экономические убытки от видов-вселенцев в некоторых странах достигают десятков миллиардов долларов в год (Биологические инвазии..., 2004; Hoffmann, Courchamp, 2016; Kirichenko et al., 2021; Fantle-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 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). В 2018 г. российскими учеными составлен список 100 самых опасных инвазионных видов (был дополнен данными в 2023 г. (Petrosyan et al., 2023)), а в 2020 г. на сайте международной сети Global Biodiversity Information Facility опубликован реестр интродуцированных и инвазивных видов России, насчитывающий 1347 видов (Petrosyan et al., 2020).

Стоит отметить, что основное внимание исследователей инвазий сосредоточено на Европейской части России как наиболее заселенной территории, подверженной значительному антропогенному прессу (Орлова, 1990; Старобогатов, Андреева, 1994; Панов и др., 2003; Щербина, 2008; Дгебуадзе, 2014 и др.). Последствия инвазий большинства видов растений и животных за пределами Европейской части России исследованы слабо, что не позволяет оценивать ущерб, нанесенный экосистеме, и произошедшие в ней изменения, а также прогнозировать

дальнейшее распространение видов (Babushkin et al., 2023). Вместе с этим, для принятия управленческих решений и разработки методов по контролю и борьбе со вселенцами, важно изучение биологических и экологических черт чужеродных видов 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 Н. И. Андреева (Андреев и др., 2008), А. М. Визера (Vizer, 2011; Визер, Дорогин, 2015; Визер, Визер, 2016; Визер, Дорогин, 2021), М. В. Винарского (Винарский и др., 2015), Д. В. Кузменкина (Кузменкин, 2014), Л. В. Яныгиной (Yanygina, 2017; 2018; 2019; 2021; 2023; Яныгина, Визер, 2020). 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 ежегодной конференции молодых ученых «Водные и экологические исследования в Западной Сибири» (Барнаул, 2020 г.; 2021 г.), V Международной конференции «Современное состояние водных биоресурсов» (Новосибирск, 2019 г.), III Всероссийской научно-практической конференции с международным участием «Экология и управление природопользованием» (Томск, 2019 г.), Международной научно-практической конференции «Краеведение и туризм», посвященной 90-летию историка и краеведа Алексея Дмитриевича Сергеева (Барнаул, 2020 г.), V ежегодном международном Семинаре Сибирской Сети по изучению изменений окружающей среды (SecNet) «Сибирь в эпоху глобальных

вызовов: Природа человека и человеческая природа» (Барнаул, 2020 г.), VII Международной конференции «Современные проблемы водных биоресурсов и аквакультуры» (Новосибирск, 2023 г.), VIII Всероссийской конференции по водной экотоксикологии «Антропогенное влияние на водные организмы и экосистемы» (Борок, 2023 г.).

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, из которых 136 страниц занимает основная часть, 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.

ГЛАВА 1. РОЛЬ ЧУЖЕРОДНЫХ МОЛЛЮСКОВ В ТРАНСФОРМАЦИИ ВОДНЫХ ЭКОСИСТЕМ

Согласно Европейской стратегии по инвазивным чужеродным видам (2002), вселенцы признаны «второй причиной исчезновения видов по всему миру (после ухудшения состояния или утраты мест обитания), оказывающей влияние, в частности, на биоразнообразии островов и эволюционно изолированных экосистем». Учитывая высокую значимость данного вида воздействия, почти повсеместное распространение вселенцев по земному шару и вовлеченность широкого круга специалистов разных стран в исследование процесса инвазии, особое значение для обобщения полученных материалов и разработки основных положений биологии инвазий как науки имеет определение и использование единой терминологии (Invasive plants..., 2005). В настоящей работе используется терминология, рекомендованная официальными документами: Конвенцией о биологическом разнообразии ООН (Convention on Biological Diversity, 1992), Европейской стратегией по инвазивным чужеродным видам (European strategy on invasive alien species, 2002), и Стратегией и Планом действий по сохранению биологического разнообразия Российской Федерации (2015).

Согласно вышеперечисленным источникам, под понятием «чужеродный вид» (в англоязычно литературе – «alien species») понимается «вид, подвид или таксон низшего ранга, интродуцированный посредством человеческой деятельности за пределы его естественного (прошлого или настоящего) ареала, включая любую его часть, гаметы, семена, яйца или стадии жизненного цикла, которые могут выживать и размножаться» (European strategy..., 2004). В словаре терминов монографии «Биологические инвазии в водные и наземные экосистемы» (2004) синонимами слова «чужеродный», наиболее часто встречающимися в публикациях, являются «неаборигенный», «адвентивный», «адвент», «вселенец» (в англоязычной литературе – «nonindigenous», «non-native», «allochthonous», «invader»); также подчеркивается, что чужеродным считается «вид, появившийся в

изучаемом регионе после неолита как прямой или косвенный результат деятельности человека».

Для обозначения чужеродного вида, чья интродукция и дальнейшее распространение влечет за собой угрозу экосистеме и ее биоразнообразию, экологический и экономический ущерб, используется термин «инвазивный чужеродный вид» («invasive alien species») (The Great Reshuffling..., 2001; D'hondt et al., 2015). В русскоязычной литературе инвазионным (инвазийным или инвазивным) видом принято считать чужеродный вид, который «нанес существенный вред аборигенным видам и экосистемам» посредством прямого потребления, паразитизма, конкуренции или изменения условий обитания (Российский журнал биологических инвазий: (сайт). URL: <http://www.sevin.ru/invasjour/>). Д. Ричардсон с соавторами (Richardson et al., 2000) высказали мнение о том, что чужеродный вид становится инвазивным тогда, когда он способен образовывать самоподдерживающуюся популяцию на протяжении нескольких жизненных циклов и распространяться от места вселения на большие расстояния. Также, по их мнению, использование терминов «вредитель» и «сорняк» («pest» и «weed», соответственно) является более подходящим для обозначения видов, оказывающих вредное воздействие на окружающую среду, а термином «трансформер» предложено называть инвазивные виды, способные значительно изменять условия окружающей среды на больших территориях (Richardson et al., 2000).

Далеко не все чужеродные виды достигают статуса инвазивного. В биологии инвазий было предложено использовать «правило десяти» (the tens rule), согласно которому «около 10% видов успешно проходят каждый этап процесса инвазии; около 10% видов, перенесенных за пределы их естественного ареала, будут выпущены или ускользнут в дикую природу (их называют интродуцированными или случайными видами; около 10% от этих интродуцированных видов смогут дать начало жизнеспособным популяциям в дикой природе (их часто называют натурализовавшимися видами); и около 10% натурализовавшихся видов станут инвазивными видами или вредителями» (Williamson, Fitter, 1996). Важно отметить,

что данное правило не получило какого-либо подтверждения и было основано на идее о том, что большинство чужеродных видов не смогут с успехом пройти все стадии инвазионного процесса. Количественный метаанализ работ, посвященных изучению процесса инвазии различных видов растений и животных, показал, что процент успешных вселенцев значительно различается для разных таксономических групп и составляет около 50% для позвоночных и 25% для других таксономических единиц (в частности, для растений и беспозвоночных животных) (Jeschke, 2018).

Процесс перемещения вида из его естественного ареала через какой-либо географический барьер посредством деятельности человека, называют интродукцией (также употребляются термины «вселение», «перемещение», в англоязычной литературе – «introduction», «transplantation», «translocation», «transfer») (Стратегия и план действий..., 2015). Различают интродукцию преднамеренную и непреднамеренную, или случайную. Преднамеренная интродукция целенаправленна и легальна, ей предшествует изучение и прогноз возможных последствий, в то время как непреднамеренная интродукция происходит случайно (Алимов и др., 2004).

В данной работе принята схема процесса биологической инвазии, разработанная Т. Блэкберном и соавторами (Blackburn et al., 2011) на основе работ Д. Ричардсона и соавторов (Richardson et. al., 2000) и М. Уильямсона (Williamson, 1996). Объединив ключевые элементы этих двух работ, Блэкберн и соавторы предложили единую схему, согласно которой биологическая инвазия представляет собой 4 стадии, на каждой из которых популяция преодолевает определенные барьеры (рис. 1). Стрелками обозначены возможные пути перехода от стадии к стадии, а буквенным кодом отмечены категории популяций на каждом из отрезков инвазивного процесса (табл. 1). Для каждого этапа предложены свои методы борьбы и управления.

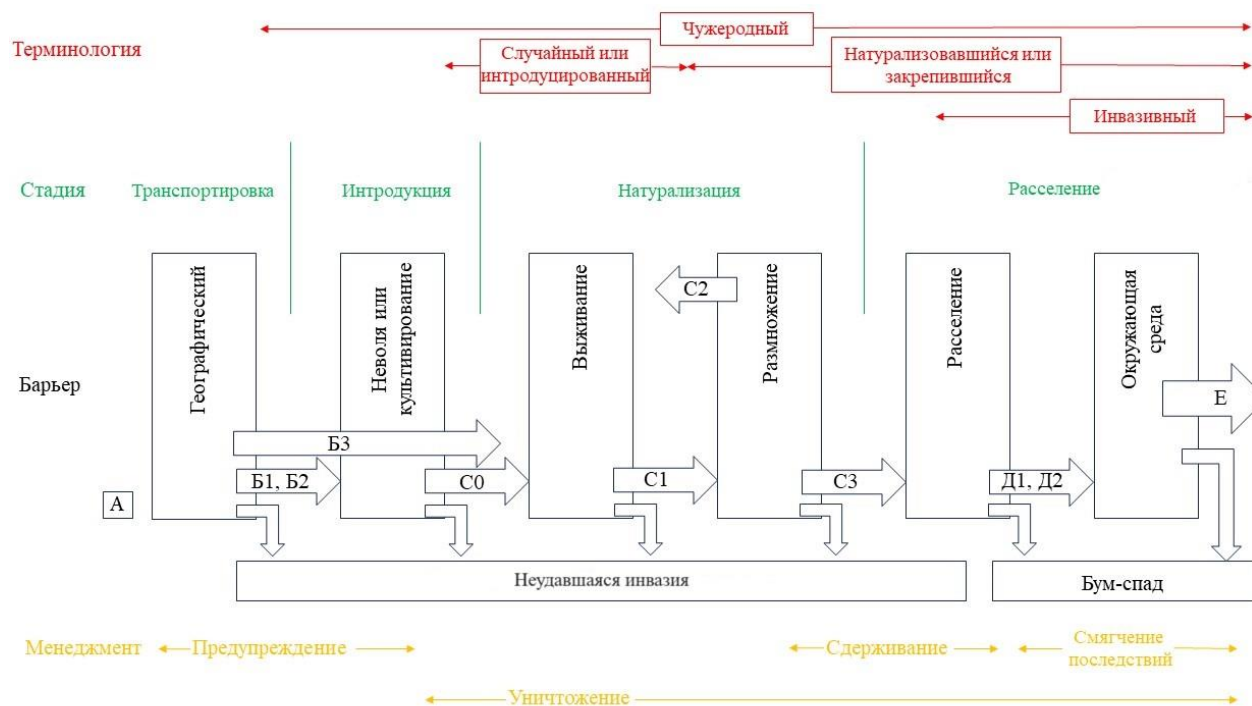


Рисунок 1. Единая схема биологических инвазий (Blackburn et al., 2011)

Таблица 1. Категории популяций в единой модели биологических инвазий (Blackburn et al., 2011)

| Категория | Определение |
|-----------|--|
| А | Популяция не перенесена за пределы нативного ареала |
| Б1 | Особи перенесены за пределы нативного ареала, но находятся в условиях неволи/карантина (обеспечены подходящими условиями, приняты меры по предотвращению их дальнейшего распространения) |
| Б2 | Особи перенесены за пределы нативного ареала и культивируются (обеспечены подходящими условиями, но меры по предотвращению их дальнейшего распространения ограничены либо не приняты совсем) |
| Б3 | Особи перенесены за пределы нативного ареала и выпущены непосредственно в новую среду |

| Категория | Определение |
|-----------|--|
| С0 | Особи выпущены в дикую природу (т.е. находящиеся вне условий неволи/культивации) в месте интродукции, но не способные к выживанию в течение значительного периода |
| С1 | Особи, выживающие в условиях дикой природы (т.е. вне условий неволи/культивации) в месте, где они были интродуцированы, но без размножения |
| С2 | Особи, выживающие и размножающиеся в условиях дикой природы в месте, где они были интродуцированы, но популяция не способна к самоподдерживанию |
| С3 | Особи, выживающие и размножающиеся в условиях дикой природы в месте, где они были интродуцированы, популяция способна к самоподдерживанию |
| Д1 | Самоподдерживающаяся популяция, обитающая в дикой природе, с особями, выживающими на значительном расстоянии от точки первоначальной интродукции |
| Д2 | Самоподдерживающаяся популяция, обитающая в дикой природе, с особями, выживающими и размножающимися на значительном расстоянии от точки первоначальной интродукции |
| Е | Полноценный инвазивный вид, расселяющийся, выживающий, размножающийся и расселяющийся |

Процесс инвазии начинается со стадии транспортировки вида из его нативного ареала на новую территорию посредством различных способов или векторов, связанных в первую очередь с непреднамеренной человеческой деятельностью (рис. 1) (Kolar, Lodge, 2001). Когда речь идет о формировании устойчивых путей (географических маршрутов), связывающих регион-донор и регион-реципиент и обеспечивающих перенос вселенцев, говорят о существовании инвазионного коридора, процессу формирования таких путей в первую очередь

способствует активное развитие мировых транспортных путей (Чужеродные виды на территории России: (сайт). URL: <http://www.sevin.ru/invasive/glossary.html>). Изучение инвазивных коридоров, а также векторов инвазии, играет важную роль для предотвращения и управления этим процессом (Leung, Delaney, 2006; McGeoch et al., 2015).

Следующая стадия – интродукция или непосредственное попадание вида в экосистему. Она выделена в отдельную стадию в связи с наличием барьера неволи или культивирования, накладываемого человеком, который играет важную роль в инвазии видов, целенаправленно завезенных для разведения или культивирования в условиях неволи (Blackburn et al., 2011). Иногда стадию транспортировки включают в интродукцию или их объединяют в стадию прибытия (Vermeij, 1996; Richardson et al., 2000).

Третья стадия – натурализация (в англоязычной литературе – «establishment», «naturalization») – увеличение численности вселенца и формирование самоподдерживающейся популяции (Алимов и др., 2004; Levine, 2008). На данной стадии вид посредством имеющихся преадаптаций приспосабливается к абиотическим и биотическим факторам и «обустраивается» в экосистеме-реципиенте (Richardson et al., 2000). В начале натурализации нередко выделяют лаг-фазу, в период которой происходит накопление генетического разнообразия и адаптация к новым условиям, при этом численность популяции остается невысокой, что затрудняет ее обнаружение. Лаг-фаза может длиться десятилетиями, сменяясь затем фазой интенсивного роста популяции (Sakai et al., 2001; Crooks, 2005; Suarez, Tsutsui, 2008; Aikio et al., 2010).

Дальнейшее расселение, или колонизация, является четвертой стадией в процессе биологической инвазии (рис. 1). Происходит распространение вида от места инвазии, он успешно приспосабливается к действию биотических и абиотических факторов новых мест обитания, которые могут отличаться от первичного ареала вселения (Richardson et al., 2000). Эта фаза в первую очередь зависит от количества рекутов (propagules), способа их распространения и

динамических показателей популяции (рождаемость, смертность) (Sakai et al., 2001; Levine, 2008).

Некоторые исследователи выделяют пятую фазу – формирование проблемы (becoming a problem), когда ущерб от вселения вида достигает значительных масштабов и заметен даже не специалистам (Williamson, 2006).

1.1. Основные пути переноса чужеродных моллюсков в пресноводные экосистемы

Моллюски – группа одних из наиболее активно расселяющихся вселенцев, в Северной Америке они составляют около 50% от общего числа инвазивных видов, в Европе эта цифра несколько ниже – около 20% (Karatajev et al. 2009; Lorencová et al., 2015). Среди видов, которые выступают как инвазивные в водных экосистемах по всему миру, наиболее значимыми считают речная (восточная) корбикула *Corbicula fluminea* (Müller, 1774), речная дрейссена *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771), ампулярия или золотая яблочная улитка *Potamocorbula amurensis* (Schrenck, 1861) (Luque et al., 2014). В список самых опасных инвазионных видов России, помимо упомянутых выше корбикулы и речной дрейссены, вошли также бугская дрейссена *Dreissena bugensis* (Andrusov, 1897), анадара неравностворчатая *Anadara kagoshimensis* (Tokunaga, 1906), азиатская мидия *Arcuatula senhousia* (Benson, 1842), гравийная улитка *Lithoglyphus naticoides* (Pfeiffer, 1828), тихоокеанская устрица *Magallana gigas* (Thunberg, 1793), ложная мидия *Mytilopsis leucophaeata* (Conrad, 1831), новозеландская улитка *Potamopyrgus antipodarum* (J. E. Gray, 1843), атлантическая рангия *Rangia cuneata* (G. B. Sowerby I, 1832), венозная рапана *Rapana venosa* (Valenciennes, 1846) и шашень *Teredo navalis* (Linnaeus, 1758) (Самые опасные ..., 2018).

Векторы инвазии чужеродных моллюсков в водные и наземные экосистемы схожи и делятся на две группы – преднамеренные (аквариумистика, аквакультура,

использование в медицинских и косметических целях, биологический контроль и научные исследования) и непреднамеренные (перенос, связанный с транспортировкой грузов, аквариумистика, перенос водным и наземным транспортом, перенос с продуктами сельского хозяйства или садоводства (или землей), строительство водных каналов) (Cowie, Robinson, 2003).

Наиболее значимым вектором в распространении гидробионтов за пределы их естественного ареала называют водный транспорт. Глобальный масштаб и высокий темп морских и речных грузоперевозок способствуют переносу видов практически по всему земному шару, приводя к ускорению процесса гомогенизации водной флоры и фауны (Панов, 2005; ГЭФ-ПРООН-ИМО Программа партнерства ГлоБалласт и МИО, 2009; Fuller, 2015). Балластные воды и седименты (вещества, осаждающиеся из балластной воды внутри судна) способны переносить большое количество планктонных организмов. Так, один кубометр балластной воды может содержать до 50 000 образцов зоопланктона и/или 10 миллионов клеток фитопланктона) – от микроорганизмов и цист до личинок моллюсков и рыб, включая пелагических личинок различных видов донных организмов. «Таким образом, балластная вода рассматривается, как один из основных векторов переноса потенциально инвазивных чужеродных видов, ответственных за перенос от 7 до 10 тысяч различных видов морских микробов, растений и животных во всем мире каждый день» (Карлтон, 1999; цит. по: ГЭФ-ПРООН-ИМО Программа партнерства ГлоБалласт и МИО, 2009; Bailey, 2015).

Строительство каналов, соединяющих бассейны внутренних вод, способствовало снятию естественных барьеров для инвазии, что, в совокупности с развитием внутренних перевозок водным транспортом, благоприятствовало распространению видов, ассоциированных с ним (обрастатели судов, планктонные организмы балластных вод) в новые местообитания, прежде им недоступные (Алимов и др., 2004). Распространение водным транспортом и балластными водами обусловило расселение одного из самых агрессивных пресноводных вселенцев – двустворчатого моллюска речной дрейссены (*Dreissena polymorpha*) с юго-востока

России по водоемам северо-запада России, центральной и западной Европы, Скандинавии, Британии, Ирландии и Северной Америки (Ricciardi, 2003).

На территории России к устоявшимся инвазивным коридорам относят черноморско-каспийско-волжский, обь-иртышский, байкало-енисейский и амурский; процент чужеродных видов в фауне черноморско-каспийско-волжского бассейна – более 30, а в остальных – не менее 20 (Стратегия и План действий по сохранению биологического разнообразия Российской Федерации, 2014). Волго-Балтийский и Волго-Донской каналы соединяют бассейны Балтийского, Каспийского, Чёрного и Азовского морей, способствуя вселению понто-каспийских и понто-азовских видов в континентальные водоёмы России (Алимов и др., 2004; Курина и др., 2021). Посредством искусственно созданных речных каналов связаны крупнейшие речные бассейны Восточно-Европейской и Западно-Сибирской равнин – волго-камский и обь-иртышский (через реки Чусовая-Исеть (Свердловская область) и Уфа-Миасс (Челябинская область)). Дальнейшее развитие сети водных каналов может ускорить расселение волжско-камских вселенцев на восток, однако в настоящее время использование этого коридора чужеродными видами подтверждено не было (Корляков, Нохрин, 2014).

Туризм и водные виды спорта – еще один глобальный вектор распространения чужеродных видов (в том числе и пресноводных), до 40% водных вселенцев Европы – результат его действия (Gallardo, Aldridge, 2013). С одной стороны, это огромный поток людей, которые перемещаются на всевозможных видах транспорта между географически изолированными или отдаленными местами (порой на значительное друг от друга расстояние), а с другой – деградационные процессы, возникающие вследствие этих перемещений, среди которых наиболее значима нарушенность среды (Anderson et al., 2015; Chapman et al., 2019). Распространение чужеродных видов (особенно беспозвоночных и макрофитов) по этому вектору происходит непреднамеренно, с неочищенным инвентарем (рыболовные сети, ведра для наживки, гидрокостюмы, болотные сапоги и т.д.) или же они добираются как попутчики, прикрепившись к транспортному средству или попав в балластные воды. Этому активно

способствует наличие покоящихся стадий и способность взрослых особей переходить в состояние покоя, а также широкая экологическая толерантность некоторых видов (Mohit et al., 2021). В качестве эффективных методов борьбы рекомендовано промывание оборудования и транспортных средств под высоким давлением, полоскание в горячей воде (50–60 °С), использование моющих средств и длительная сушка на воздухе (от 2 до 5 и более дней) (Johansson et al., 2021).

Ряд видов пресноводных моллюсков часто содержатся в аквариумах и домашних прудах ввиду их способности осаждать взвеси из воды, а также питаться остатками органики и бактериальными обрастаниями. Поэтому аквариумистика, наряду с вышеперечисленными векторами, также вносит значительный вклад в распространение вселенцев (Ng et al., 2015). Транспортировка может происходить как преднамеренно, так и случайным переносом яиц, личинок или взрослых особей с рыбами или водными растениями – объектами торговли. Выпуск таких видов в естественные водоемы региона-акцептора как правило, происходит со сбросом воды или частей растений из аквариума (Patoka et al., 2017). Чужеродные виды, которые наиболее распространены в аквакультуре – это представители семейств *Ampullariidae* (р. *Pomacea*, *Marisa cornuarietis* (Linnaeus, 1758)), *Viviparidae* (р. *Cipangopaludina*), *Physidae* (*Physella acuta* (Draparnaud, 1805)), *Thiaridae* (р. *Melanoides*) и др. (Cowie et al., 2003; Rixon et al., 2005; Kingsbury et al., 2020).

1.2. Факторы, влияющие на натурализацию моллюсков в водоемах-реципиентах

Успех процесса натурализации чужеродного вида в экосистеме-реципиенте зависит от ряда факторов, среди которых общее состояние экосистемы – один из ключевых. Например, для высоко урбанизированной Европейской части России характерен значительный уровень нарушенности природных экосистем, из-за чего они наиболее подвержены инвазиям (Дгебуадзе, 2014). К подверженным инвазиям экосистемам относят антропогенные биотопы (водохранилища, агроценозы, городские биотопы), эстуарии, эволюционно молодые и островные экосистемы (в

широком смысле, например, изолированные водоемы) (Алимов и др., 2004; Сон, 2007).

Пресноводные экосистемы, несмотря на свой небольшой объем (0,02% от всей водной поверхности Земли), имеют невероятно важное экологическое и экономическое значение для человека: числе обеспечение питьевой водой, формирование среды обитания для множества видов растений и животных (в том числе и исчезающих), рекреация, грузоперевозки и т. д. (Schlesinger, Bernhardt, 2020). Активное использование ресурсов пресноводных экосистем влечет за собой увеличение антропогенной нагрузки – разрушение и фрагментация среды обитания, строительство гидротехнических сооружений (плотины, водосливы, водосбросы), гидрологические изменения, изменения климата, чрезмерная эксплуатация, ухудшение качества воды (загрязнение, эвтрофикация, закисление) воды, что повышает восприимчивость экосистем к инвазиям чужеродных видов. Исследования европейских рек показали, что антропогенному прессу подвержено около 45% водотоков (Nunes et al., 2015; Dudgeon et al., 2006; Birk, 2019).

Для оценки восприимчивости, или склонности экосистемы к натурализации и распространению чужеродных видов, введено понятие «инвазируемость» или «инвазибельность» («invasibility») – восприимчивость среды к натурализации или распространению вселенца. Это свойство экосистемы складывается из совокупности таких факторов как климат, видовой состав местной флоры и фауны, уровень нарушенности и сопротивление инвазиям, а также наличие избыточных или неосвоенных пищевых ресурсов (Lonsdale, 1999; Colautti et al., 2006; Richardson et al., 2006). В работе Р. Колаутти и соавторов (Colautti et al., 2006) отмечено, что только нарушенность и доступность ресурсов являются основными показателями среды обитания, в которых натурализуются чужеродные виды.

Сопrotивляемость экосистемы инвазиям может быть биотической – взаимодействие с местными видами через конкуренцию, хищничество или паразитизм, и абиотической – физико-химические факторы окружающей среды, среди которых температура, влажность, соленость и т.д. При этом абиотическая сопротивляемость играет более важную роль в исключении чужеродных видов из

экосистемы (например, за счет значительных различий климатических условий региона-донора и региона-реципиента), тогда как биотическая оказывает влияние на рост и распространение популяции (Levine, 2008). Среди абиотических факторов, ограничивающих распространение пресноводных моллюсков, называют рН, гидропериод (колебания уровня воды), щелочность, скорость течения, глубину и площадь водоема, тип субстрата, общее количество растворенных твердых веществ, количество органического вещества в донных отложениях и количество песка и гравия, а также концентрацию кальция, железа, нитратного и аммиачного азота (Dillon 2000; Turner, Montgomery, 2009; Hoverman et al., 2011; Laamrani et al., 2011; Sowa et al., 2019).

В попытках подтвердить или опровергнуть эффективность биотической сопротивляемости (также гипотеза видового богатства, *species richness hypothesis*) ученые так и не пришли к общим выводам (Richardson et al., 2006; Sakai et al., 2001). Однако было высказано предположение, что низкое число видов-вселенцев в экосистемах с высоким видовым разнообразием может быть следствием малого количества доступных ресурсов (Tilman, 1999; 2004; Fargione et al., 2003). Важную роль может играть не только высокое видовое разнообразие, но и количество видов из схожих функциональных или систематических групп (Fargione et al., 2003).

Еще одним фактором, вероятно, определяющим успех натурализации вида в новом месте обитания, является отсутствие врагов и паразитов, сдерживающих быстрый рост и распространение популяции вселенца – гипотеза отсутствия естественных врагов (*the enemy release hypothesis*) (Sakai et al., 2001). Согласно этой теории, чужеродные виды успешно натурализуются в новых местах обитания в том числе и за счет того, что там отсутствуют их естественные враги, паразиты и патогенные организмы (Colautti et al., 2004). В работе Х. Роя и соавторов (Roy et al., 2011) отмечено, что имеется значительное количество работ как подтверждающих, так и опровергающих данную гипотезу, а отсутствие специализированных хищников не снижает пресса хищников-генералистов, которые также могут оказывать влияние на численность вселенца. Также в исследованиях не всегда учитываются такие важные моменты, как влияние других факторов, способных

снижать численность популяции, а также время, прошедшее с момента вселения или давление рекрутов. В связи с этим необходимы дальнейшие исследования с использованием различных современных методов (Liu, Stiling, 2006; Heger, Jeschke, 2014).

Под давлением рекрутов (*propagule pressure, introduction effort*) в биологии инвазий понимают частоту, с которой вид интродуцируется в новый ареал (*propagule size*) в сочетании с количеством особей, в каждом из случаев вселения (*propagule number*) (Lockwood et al., 2005; Simberloff, 2009; Simberloff et al., 2013). Для экосистемы с низким сопротивлением может быть достаточно небольшого числа рекрутов для быстрого формирования устойчивой популяции, тогда как для сообществ с высокой сопротивляемостью необходимо высокое давление рекрутов, обеспечивающиеся их значительным количеством, а также несколькими случаями заноса (Richardson et al., 2006). В обзорной статье Р. Колаутти и соавторов (Colautti et al., 2006), анализирующей большое число публикаций, посвященных изучению вселения чужеродных видов, отмечена значительная положительная связь между давлением рекрутов и видами, которые успешно натурализовались в новых местах обитания, предположительно, за счет того, что они были интродуцированы в большем количестве или же большее число раз по сравнению с видами, чья натурализация не удалась.

Биологические и экологические черты вселенца, наряду с особенностями экосистемы, также могут способствовать успеху инвазии. Значительный фокус исследователей сосредоточен на попытке определить универсальные черты идеального вселенца как важного элемента для разработки превентивных мер (Kolar, Lodge, 2001; Devin, Beisel, 2007; Karataev et al., 2009; Rewicz et al., 2014). Некоторые ученые придерживаются мнения, что определить черты, которые однозначно укажут на потенциального вселенца, все же невозможно, а те черты, которые зачастую относят к предикторам «идеального вселенца», могут быть присущи видам различных жизненных стратегий, способными выступать как одинаково успешные вселенцы (Lodge, 1993; Kolar, Lodge, 2001; Сон, 2007; Cardeccia et al., 2018).

К биологическим и экологическим чертам, которые наиболее часто встречаются у инвазивных видов, обычно относят (Sakai et al., 2001; Hayes, Barry, 2008; Karataev et al., 2009; Mata et al., 2013; Casties et al., 2019):

- принадлежность к видам r-стратегии;
- бесполое размножение (возможно, в сочетании с половым);
- высокая плодовитость;
- пищевой генерализм и эффективное использование ресурсов;
- способность к переходу в анабиоз при неблагоприятных условиях;
- фенотипическая пластичность;
- широкая экологическая толерантность.

Фенотипическая пластичность – один из факторов, который позволяет чужеродным видам распространяться по экосистемам с отличающимися условиями. Фенотипическая пластичность определяется как «способность генотипа экспрессировать различные фенотипы в ответ на новые или изменяющиеся условия среды обитания, расширяя экологическую нишу вселенца» (Funk, 2008). Особенно это важно на ранних стадиях процесса инвазии, когда вид только попадает в новые для него условия, порой значительно отличающиеся от условий нативного ареала. Тогда морфологическая и физиологическая пластичность способствуют процветанию вида даже в условиях ограниченных ресурсов (Zenni et al., 2013).

Моллюски отличаются высокой фенотипической пластичностью, что способствует широкому распространению типа в самых разнообразных водоемах (Dillon, 2004). Так, исследования популяций золотой мидии *Limnoperna fortune* (Dunker, 1857) в Южной Америке, где этот вид является инвазивным, показали, что морфологические вариации раковины и жаберного аппарата являются результатом пластичности развития особей в местах обитания с различным количеством взвешенных веществ. Такая приспособленность позволила мидиям расселиться более чем на 2000 км вверх от места интродукции – эстуария Ла-Плата (слияние рек Уругвай и Парана), по всему бассейну Ла-Платы, а также по близлежащим

водоемам (Paolucci et al., 2014). В целом, для инвазивных видов двустворчатых моллюсков (*Corbicula fluminea*, *Dreissena polymorpha*, *Dreissena bugensis*) характерна высокая фенотипическая пластичность, ставшая вероятно одной из причин активного освоения ими новых мест обитания (Sousa et al. 2007; Paolucci et al., 2014). Морфометрические данные раковин пресноводных и морских брюхоногих моллюсков, а также их плодовитость, в различной степени могут изменяться в ответ на пресс хищников и на факторы окружающей среды (температура, содержание кальция) (Prezant et al., 2006; Bourdeau et al., 2015). Например, новозеландская грязевая улитка (*Potamopyrgus antipodarum*) – брюхоногий моллюск, входящий в список 100 наиболее опасных чужеродных видов Европы, способна и к яйцеживорождению, и к партеногенетическому размножению, а также обладает высокой адаптивной способностью к широкому спектру условий среды обитания, что в сочетании с отсутствием естественных врагов (паразитические трематоды) способствовало значительному расширению ареала. Исследование на популяции северной Германии показало, что размеры раковины и плодовитость вида варьировали в зависимости от значений температуры, солености, а также типа водоема (лентические или лотические системы) (Verhaegen et al., 2021).

1.3. Механизмы трансформации водных экосистем под влиянием моллюсков-вселенцев

Вселение чужеродных видов способно оказывать значительное влияние на экосистему водоема-реципиента, вызывая изменения на различных уровнях (Biological invaders ..., 2007):

1. генетическом (включая гибридизацию);
2. организменном (жизненный цикл, морфология, поведение нативных видов);
3. популяционном (численность популяции и т.д.);
4. ценотический (видовое разнообразие, трофическая структура);

5. экосистемном (доступность питательных веществ для аборигенных видов, первичная продуктивность и т.д.).

Также можно добавить шестой уровень – социальный, фокус которого направлен на экономический ущерб, а также и на возможный вред здоровью населения.

Виды, способные в результате своей жизнедеятельности значительно изменять сообщества экосистемы-реципиента, прямо или опосредованно контролировать доступность ресурсов и преобразовывать среду обитания, получили название экосистемных инженеров (Crooks, 2002). Обычно они имеют высокую численность в сообществах и вводят новые для экосистемы характеристики. Яркими представителями экосистемных инженеров являются двустворчатые моллюски (*Corbicula fluminea*, *Dreissena polymorpha*, *Limnoperna fortune*, *Crassostrea gigas* (Thunberg, 1793)), образующие поселения с высокой численностью и биомассой (Sousa et al, 2009; Padilla, 2010). Наличие твердой раковины и способность к фильтрационному типу питания у этих моллюсков способствует значительным изменениям окружающей среды, среди которых (Strayer, 1999; Karatayev et al., 2007; Sousa et al., 2009; Bódis et al., 2014):

- образование особого типа субстрата из раковин, который в последствии заселяется различными видами беспозвоночных (часто это моллюски, ракообразные и насекомые) и вызывает изменения видового разнообразия бентосного сообщества;
- вовлечение продукции планктонных трофических сетей в донные;
- осветление воды, что способствует усилению проникновения света в толщу воды;
- изменение размера и состава органического вещества в донных отложениях.

Впоследствии эти преобразования ведут к значительным сдвигам в структуре и функционировании экосистемы, снижению экосистемных услуг, что влечет за собой экономические потери (Sousa et al., 2009).

Такие экстремальные природные явления как наводнение, засуха, высокие и низкие температуры зачастую вызывают массовую гибель организмов, в том числе и моллюсков (McDowell, Sousa, 2019). Особенно пагубны для экосистем последствия гибели видов, образующих масштабные поселения с высокой плотностью, так как результатом процесса является выброс значительного количества биогенов в воду, а также снижение уровня растворенного кислорода из-за большого объёма разлагающихся мягких тканей, что ведет к снижению качества воды, изменению жизнедеятельности гидробионтов и даже гибели чувствительных к загрязнению видов (McDowell, Sousa, 2019; McDowell et al., 2019).

Однако эти процессы обычно имеют лишь кратковременное влияние на экосистему водоема, тогда как из долгосрочных последствий стоит отметить образование особого типа грунта – ракушечника. Раковины моллюсков необычайно прочны, а срок их разложения исчисляется годами (McDowell, Sousa, 2019). Как было отмечено ранее, в местах с таким субстратом отмечается изменение видового состава бентосного сообщества. Так, в реке Дунай (в местах с илистыми и песчаными грунтами) большие скопления пустых раковин местных и чужеродных двустворчатых моллюсков вызвали увеличение количества амфипод, личинок ручейников, изопод и брюхоногих моллюсков (эпифауна) и уменьшение количества двустворчатых моллюсков, хирономид и олигохет (зарывающихся в грунт) (Strayer, Malcom, 2007; Bódis et al., 2014). Наибольшую выгоду от такого рода преобразований местообитания получают виды-соскребатели, детритофаги и хищники. Также необходимо отметить, что в сообществах, образованных на ракушечнике, видовой состав бентосных организмов зачастую представлен одними и теми же видами, что способствует гомогенизации водной фауны (Burlakova et al., 2012).

Известны примеры, когда чужеродные виды моллюсков за счет конкурентных и других биотических взаимоотношений вызвали снижение численности популяции местных видов (Strayer, 1999). В частности, инвазии моллюсков семейства *Dreissenidae* стали причиной уменьшения численности популяции представителей сем. *Unionidae* в озерах группы Великих

североамериканских озер – Сент-Клэр и Эри, а также семейства *Sphaeriidae* на севере озера Мичиган (Mackie, 1994; Lauer, McComish, 2001; Zanatta et al, 2015).

Фильтрационная активность моллюсков (как двустворчатых, так и брюхоногих) способствует очищению водного столба от фитопланктона, а также органических и минеральных частиц (MacIsaac, 1996). Этот процесс не только способствует увеличению прозрачности воды и изменению физических условий среды обитания, но также и может оказывать влияние на численность планктонных сообществ и на первичную продукцию (Reeders, Bij de Vaate, 1990; Madenjian, 1995; Sousa et al., 2009). В результате увеличения прозрачности в неглубоких водоемах с недостатком света может наблюдаться активное развитие макрофитов (MacIsaac, 1996). Еще одним следствием фильтрационной и седиментационной активности моллюсков может также стать перераспределение потока органического вещества из пелагиальной пищевой цепи в бентосную (Basen et al, 2013). Извлекая из толщи воды планктонные водоросли, детрит и взвешенные вещества, моллюски способствуют их осаждению на дно водоёма в виде фекалий и псевдофекалий, входящих затем в состав донных отложений. Органические вещества фекалий и псевдофекалий служат питательной средой для донных беспозвоночных, например, для личинок хирономид. Неутилизированные донными животными органические вещества, осажденные моллюсками, разлагаются бактериями или окисляются за счет растворенного в воде кислорода (Cook, 1949; Dillon, 2000). Лабораторный эксперимент, проведенный с *Corbicula fluminea* и *Gammarus roeselii* показал, что рост и выживаемость амфипод был намного выше, если моллюск выступал в качестве биофильтратора и осаждал органику из толщи воды. Более того, он улучшал биохимический состав пищи за счет биоразложения, увеличивая питательную ценность пелагических автотрофов (Basen et al., 2013).

1.4. Последствия инвазий моллюсков в пресноводные экосистемы для человека и экономики

Инвазии моллюсков не только могут приводить к колоссальным изменениям в экосистемах-реципиентах, они также могут повлечь за собой и многомиллионные экономические убытки (например, за счет биообрастания гидротехнических сооружений); вместе с этим, виды-вселенцы способны прямо или опосредованно наносить вред здоровью людей (Sousa et al., 2014; Schindler et al., 2015).

Водные моллюски способны выступать как промежуточные хозяева (носители бесполой стадии) для такого класса паразитических червей как трематоды, вызывающих ряд заболеваний как у человека, так и у животных, среди которых шистосомоз, фасциолез, и такие трематодные инфекции пищевого происхождения как парагонимоз, эхиностомоз, описторхоз, поражение печени и легких и т.д. Эти заболевания являются важной проблемой для мирового здравоохранения, особенно в бедных странах (Lu et al., 2018; Olkeba et al., 2020; Arias et al., 2020; World Health Organization (сайт). URL: <https://www.who.int/>)).

Шистосомоз (возбудитель – р. *Schistosoma*) – второе после малярии заболевание тропических и субтропических регионов, которое оказывает значительное влияние на здоровье населения. Наиболее подвержены этому заболеванию люди, контактирующие с водой на регулярной основе (рыбаки, работники сельского хозяйства), либо же те, кто лишен безопасных источников пресной воды (World Health Organization (сайт). URL: <https://www.who.int/>). Среди основных переносчиков болезни отмечают брюхоногих моллюсков из родов *Biomphalaria*, *Bulinus*, *Lymnaea*, *Oncomelania*, а также ряд других, в том числе и инвазивных (Cowie, 2007; Olkeba et al., 2020).

В одной из особей *Sinotaia quadrata* (Benson, 1842) (сем. *Viviparidae*), инвазивного вида Испании и юга Франции, были обнаружены церкарии трематоды из рода *Echinostoma*, паразита человека и животных, вызывающего эхиностомоз – воспаление тонкой кишки. Исследования популяции этого вида в Японии и Тайвани также показали наличие метацеркариев, которые могли попадать в

организм человека при употреблении моллюска, подвергнутого недостаточной термической обработке. Дальнейшее распространение вида в Европе вероятно сможет негативно отразиться на здоровье людей (Graczick, Fried, 1998; Arias et al., 2020). *Sinotaia quadrata* также является переносчиком ангиостронгиоза, возбудителем которого являются нематоды р. *Angiostrongylus*. Последствиями заражения этим паразитом являются такие заболевания как эозинофильный менингит, менингоэнцефалит и глазной ангиостронгиоз. Впервые этот паразит был обнаружен в Китае (1935 г.), однако на данный момент его ареал расширился с эндемичных районов Тихоокеанского бассейна и Юго-Восточной Азии до стран Северной и Южной Америки, включая Бразилию, Карибские острова, и был обнаружен во многих регионах мира (Lu et al., 2018). Распространение этого заболевания связано со множеством пресноводных моллюсков, среди которых встречаются инвазивные виды (*Potamocorbula asinaria*, *Cipangopaludina (Bellamya) chinensis* (Gray, 1834)), активное расселение которых могло способствовать распространению заболевания (Lv et al., 2009).

Часто вселение чужеродных видов происходит в экосистемы, значительно преобразованные в результате антропогенной деятельности (нередко с измененным термическим режимом, как водоемы-охладители) и тогда натурализация адвента может происходить очень активно, сопровождаясь быстрым ростом численности. Виды, которые ведут прикрепленный образ жизни (на любой из жизненных стадий), могут обрастать гидротехнические сооружения, дамбы, конструкции платин и водозащитные сооружения, осваивая их как твердый субстрат, а продукты их жизнедеятельности могут способствовать коррозионным процессам. Таким образом, биообрастание наносит колоссальные экономические убытки. Засорение труб на водоочистных сооружениях, обрастание объектов целлюлозно-бумажных комбинатов и гидроэнергетических станций – основные проблемы, вызванные организмами-обрастателями, среди которых наиболее широко распространены двустворчатые моллюски и усоногие (Rajagopal et al., 2012; da Silva Bertao et al., 2021).

В результате вселения *Limnoperna fortunei* в страны Азии и Южной Америки, многие атомные и гидроэлектростанции, водоочистные сооружения, винокурни и нефтеперерабатывающие заводы подверглись влиянию этого вида-обрастателя. Уменьшение объема труб и увеличение их рельефа снизило скорость потоков воды, а усиление коррозии чугунных и металлических труб способствовало их быстрому выведению из строя и увеличению объемов технического обслуживания и ремонта оборудования (Perepelizin et al., 2011). Дрейссенииды – еще один яркий пример негативного воздействия как на различные инфраструктурные объекты (водозаборные трубы, системы орошения и объекты гидроэлектростанций, платины и системы каналов), так и на навигационные буи, доки, корпуса лодок и кораблей, что сказывается на их функционировании (Invasive species impacts..., 2016). Разработано множество мер, направленных на борьбу с биообрастанием технических сооружений – механическое удаление организмов, установка сит, изменение физико-химических характеристик воды (температура, кислород или скорость потока), электрический ток, обработка противообрастающими покрытиями и биоцидами (Perepelizin et al., 2011).

1.5. Инвазии представителей семейства *Viviparidae* в водоемы мира

Вивипариды – моллюски класса брюхоногих (*Gastropoda*), которые встречаются практически на всех континентах земного шара, за исключением Антарктиды и Южной Америки (Прозорова и др., 2012; Винарский, Кантор, 2016).

Существует несколько подходов к систематике вивипарид. Малакологи бывшего СССР объединяют всех живородок в надсемейство *Viviparoidae*, состоящее из семейств *Viviparidae*, *Lioplacidae*, *Bellamyidae* и *Amuropaludinidae*. В основе такого деления значительные анатомические различия семейств (Прозорова и др., 2012; Анистратенко и др., 2014).

Согласно Объединённой таксономической информационной службе (ITIS, (сайт). URL: <https://www.itis.gov/>)), все живородки объединяются в семейство *Viviparidae*, состоящее из трех подсемейств – *Bellamyinae* Rohrbach, 1937 (=

Amuropaludinidae Starobogatov, Prozorova, Bogatov & Sayenko, 2004 (n.a.)), *Lioplacinae* Gill, 1863 и *Viviparinae* Gray, 1847 (а также *Pliopholygidae* Taylor, 1966 – вымершие).

Видовое разнообразие вивипарид насчитывает порядка 125–150 видов, обитающих в различных типах пресных водоемов – реках, озерах, прудах, болотах и каналах (Strong et al., 2008). Наиболее широкое распространение имеют виды подсемейства *Bellamyinae* – их естественный ареал включает в себя Африку, Восточную Азию и Австралию, подсемейство *Viviparinae* имеет палеарктическое распространение и встречается в Северной Америке, Западной Палеарктике и Восточной Азии, а *Lioplacinae* являются эндемиками восточных областей Северной Америки (Stelbrink et al., 2020).

Количество видов в семействе *Viviparidae*, которые признаны вселенцами в пресноводных экосистемах по всему земному шару, достигает 7. Одним из наиболее активных видов, расширяющих свой ареал за счет инвазий, является *Cipangopaludina (Bellamya) chinensis* – адвент водоемов Северной Америки и Европы (Нидерланды, Бельгия) (Solomon et al., 2010; Soes et al., 2011; Van den Neucker et al., 2017). Среди векторов распространения – пищевая индустрия, лодочный туризм, аквариумистика (в том числе содержание в прудах). Последствия вселения этого моллюска изучены недостаточно, однако ряд экспериментов показывают, что белламия способна негативно влиять на рост и численность нативных видов моллюсков, а также на микробное сообщество водоема за счет способности к фильтрационному типу питания, изменять соотношение N:P, увеличивая таким образом объем первичной продукции водоема (Johnson et al., 2009; Olden et al., 2009; Olden et al., 2013). Этот моллюск является промежуточным хозяином для кишечной двуустки (*Echinostoma cinetorchis* (Ando & Ozaki, 1923)) и трематоды *Fasciolopsis buski*, однако за пределами Азии эти заболевания пока отмечены не были (Bury et al., 2007; Waltz, 2008). *Bellamya japonica* (von Martens, 1861) – родственный *B. chinensis* вид, также интродуцированный в водоемы Северной Америки. Схожая морфология часто затрудняет видовую идентификацию, что может отражаться на информации о их

инвазивном ареале. Векторы распространения этих видов одинаковы (Naak, 2015; Van Bocxlaer et al., 2016).

Широкий инвазивный ареал имеет еще один представитель подсемейства *Bellamyinae* – *Sinotaia quadrata*. Он включает в себя страны Восточной и Юго-Восточной Азии (Япония, Тайланд, Филиппины), Южной Америки (Аргентина), Европы (Италия; имеются находки особей во Франции, Испании) (Ovando et al., 2012; Hirano et al., 2015; Cianfanelli et al., 2017; Ferreira et al., 2017). Векторы распространения аналогичны чужеродным видам р. *Bellamya* – пищевая индустрия и аквакультура (Cianfanelli et al., 2017; Ferreira et al., 2017). Этот вид может являться промежуточным хозяином для трематод семейства *Echinostomidae* и хозяином для нематоды *Angiostrongylus cantonensis* (Chen, 1935) (Lu et al., 2018). Отмечается и схожесть с *B. chinensis* возможных последствий вселения – конкуренция с местными видами моллюсков за пищевые ресурсы или места обитания, изменение абиотических факторов среды (мутность, химический состав воды), а также количества доступных органических веществ и биомассы водорослей и макрофитов (Arias et al., 2020).

Расселение *Viviparus georgianus* (I. Lea, 1834) (подсем. *Viviparinae*) за пределы его естественного ареала (юго-восток США, в основном в системе реки Миссисипи) происходило в направлении восточных и среднезападных штатов, а также Канады. Среди возможных векторов – аквариумистика, преднамеренный выпуск и распространение с водным транспортом (Bury et al., 2007). В лабораторных исследованиях, как и в проведенных в открытом пруду, показано, что моллюск способен потреблять эмбрионов большеротого окуня, вредя рыбному хозяйству (Eckblad, et al., 1972). Еще один представитель р. *Viviparus* – *V. acerosus* (Bourguignat, 1862), эндемичный для рек Дунай, Днепр и Двина, был найден за пределами своего естественного ареала в Нидерландах и Чехии, наиболее вероятным вектором вселения можно назвать случайный или преднамеренный выпуск моллюсков аквариумистами, в некоторых случаях высказывается предположение и о естественном расселении посредством переноса птицами (находки в бассейнах рек Эльба и Одра, Чехия) (Soes et al., 2009; Veran et al., 2018).

1.6. Биология и экология *V. viviparus* в естественном ареале

Речная живородка *V. viviparus* относится к классу *Gastropoda* (Брюхоногие моллюски), семейству *Viviparidae*, подсемейству *Viviparinae*, роду *Viviparus* (ITIS: (сайт). URL: <https://www.itis.gov/>). Видовые синонимы вида: *Nerita fasciata* O.F. Müller, 1774, partim; *Viviparus fluviorum* Montfort, 1810; *Cyclostoma achatinum* Lamarck, 1812; *Paludina linnaei* Beck, 1847; *Paludina efasciata* Pickering, 1847; *Viviparus vulgaris* Gray, 1852; *Paludina duboisiana* Mousson, 1863; *Vivipara subfasciata* Bourguignat, 1870; *Vivipara subfasciata* var. *sequanica* Bourguignat, 1870; *Paludina okaensis* Clessin, 1875; *Vivipara forbesi* Bourguignat, 1880; *Vivipara nevilli* Bourguignat, 1880; *Vivipara imperialis* Bourguignat, 1884; *Vivipara penthica* var. *albisiana* Servain, 1884; *Vivipara bourguignati* Servain, 1884; *Vivipara paeteliana* Servain, 1884; *Vivipara penthica* Servain, 1884; *Vivipara strongyla* Servain, 1884; *Paludina duboisiana* var. *concis* Westerlund, 1886; *Paludina penthica* var. *porphyrea* Westerlund, 1886; *Viviparus fluviatilis* Schless, 1939; *Helix vivipara* Linnaeus, 1758 (Винарский, Кантор, 2016).

Речная живородка – брюхоногий переднежаберный моллюск с крупной раковиной с изменчивым окрасом – желтовато-рогового, зеленовато-коричневого или чёрного цвета, иногда однотонная (рис. 2).



Рисунок 2. Внешний вид раковины речной живородки *V. viviparus*

Форма раковины яйцевидно-коническая, с толстыми стенками. Уплощенные обороты (5,5–7 штук) разделены умеренно глубоким швом. Последний оборот крупный, расширенный, составляет около 0,7 от общей высоты раковины; форма устья округлая, высота раковины в естественном ареале может достигать до 42,7 мм; ширина – до 33,4 мм (Анистратенко, Анистратенко, 2001; Определитель зоопланктона и зообентоса..., 2016; Хлус, Алергуш, 2016).

Соотношение полов в популяциях существенно варьирует, в ряде водоемов отмечено преобладание самок, но также встречаются и равные соотношения (Jakubik, 2012; Рябцева, 2013). Как и для большинства пресноводных ценогастропод, для *V. viviparus* характерен половой диморфизм – у самцов правое головное щупальце видоизмененное, толстое и короткое, функционирует как копулятивный орган. Самки по размерам крупнее самцов, их раковина более вздутая (Определитель зоопланктона и зообентоса..., 2016).

Развитие эмбрионов происходит в яйцевых капсулах, залегающих в матке самки в 1 ряд по мере их развития. Эмбрионы старшего возраста располагаются в выходной части матки и в момент рождения уже имеют сформировавшуюся раковину. Максимальное количество эмбрионов, одновременно развивающееся в одной самке, может достигать 85 (Жадин, 1928; Анистратенко, Анистратенко, 2001; Jakubik, 2012). Яйцеживорождение способствует увеличению шансов выживаемости молоди живородки, защищая их в уязвимый период постэмбрионального развития от воздействия различных факторов окружающей среды (изменяющиеся физические показатели, хищничество). Также для моллюска характерна итеропарность – репродуктивная стратегия, при которой организм имеет несколько репродуктивных циклов в течение жизни, то есть способен приносить несколько поколений потомков. Это позволяет особи, в случае неудачного размножения, повторно запустить этот процесс (Jakubik, 2011; 2012). Половой зрелости живородки достигают, когда количество оборотов раковины составляет 4,5, а высота – более 17,5, что соответствует концу второго – началу третьего года жизни (Мирошниченко, 1958; Березкина, Аракелова, 2010; Jakubik,

2007; Uvayeva, Utevsky, 2021). Продолжительность жизни, по различным данным, составляет от 4 до 10, но чаще 5–6 лет (Jakubik, 2007; Березкина, Аракелова, 2010).

Тип питания этих моллюсков – смешанный. С помощью радулы моллюски могут питаться как соскребатели, а также потреблять детрит донных отложений, тогда как жаберный аппарат позволяет извлекать органическое вещество из толщи воды. В рационе присутствуют остатки высших водных растений и животных, бактерии и водоросли (Cook, 1949; Цихон-Луканина, 1987; Анистратенко, Анистратенко, 2001; Jakubik, 2009). В процессе онтогенеза пищевая активность изменяется. Во время активного роста и развития молодые моллюски потребляют больше пищи для поддержания метаболизма и построения собственного организма. Взрослые особи, перешедшие к активному размножению, как правило имеют меньшую наполненность желудка и питаются не так активно. У самок полученная энергия и вещества в основном идут не на постройку организма, а на формирование и поддержку развития эмбрионов (Jakubik, 2009).

Речная живородка, как и другие представители пресноводных брюхоногих моллюсков, выступают в качестве промежуточного хозяина для ряда паразитических организмов. Наиболее часто встречающимися являются плоские черви из подкласса *Digenea* – дигенетические сосальщики или трематоды и нематоды из р. *Angiostrongylus* (Cummings, Lydeard, 2019). В зависимости от видовой принадлежности паразита в организме моллюска может развиваться несколько личиночных стадий, размножающихся бесполом способом (Fryer, Bayne, 1996; Dillon, 2000). Среди трематод речной живородки встречаются *Neoacanthoparyphium echinatoides* (de Filippi, 1854), *Leucochloridiomorpha constantiae* (Mueller, 1935) (по некоторым данным только у самцов), *Paracoenogonimus ovatus* (Katsurada, 1914), *Cercaria nigrospora* (Wergun, 1957) (только у самок), *C. cellulosa* (Looss, 1896), *C. pugnax* (La Valette, 1855), *C. abyssicola* (Wesenberg-Lund, 1934), *C. trivolvis* (Cort, 1914), *C. bolshewensis* (только у самцов), *C. subulo* (Pagenstecher, 1857) (только у самок); *C. Membranosa* (Zdun, 1961) (только у самок), из нематод была обнаружена *Angiostrongylus cantonensis* (Chen, 1935) (Стадниченко, 1972; Zhokhov, 1993; Уваева и др., 2020; Pandian et al., 2023).

Исследования, проведенные на популяции речной живородки р. Малая Кокшага (левый приток р. Волга; республика Марий Эл) показали, что зараженность особей *V. viviparus* личинками трематод в различных стадиях жизненного цикла превышала 50% (Бедова, 2018). Отмечается более высокая инфицированность самцов по сравнению с самками, что связывают с действием механизма сохранения вида в результате длительного процесса совместной эволюции паразита и хозяина (Стадниченко, 1974). Однако новые данные указывают, что такой перевес характерен только для старших возрастных групп, тогда как молодые самки, наоборот, являются менее устойчивыми к паразитарным инвазиям (Уваева и др., 2020).

Сведения о паразитофауне *V. viviparus* в условиях инвазионного ареала ограничены. Единственные известные данные были получены для популяции моллюсков, обитающих в р. Тура (у г. Тюмень), где были обнаружены церкарии *S. nigrospora*, церкарии и метацеркарии *N. echinatoides* и неинцистированные метацеркарии *L. constantiae* (Zhokhov, Pugacheva, 2024). Данные виды трематод также характерны и для популяций *V. viviparus* естественного ареала (Бедова, 2018; Уваева и др., 2020).

Способность моллюсков переносить неблагоприятные условия (низкие температуры, пересыхание водоемов) способствует их широкому распространению в водоемах различного типа. Речная живородка зарывается во влажный ил или песок, плотно закрыв оперкулум, спасаясь таким образом от обезвоживания во время колебаний уровня воды. В таком виде они способны существовать до нескольких месяцев (Unstad et al., 2013; Havel et al., 2014). Перенос низких температур живородкой возможен за счёт замедления функционирования всех жизненных систем. Так, сердцебиение моллюска в температурном диапазоне 2–5 °С снижается до 3–4 ударов в минуту. Дальнейшее понижение температуры до отрицательных значений индуцирует полноценное состояние анабиоза (Жадин, 1952).

Живородка предпочитает слабопроточные водоемы, реки, старицы с песчаным, суглинистым, илистым или каменистым грунтом, в прудах и озерах

присутствует редко (Жадин, 1952; Березкина, Аракелова, 2010; Jakubik, 2012). Сезонные миграции моллюсков определяются колебаниями температурного режима. В летнее время они скапливаются в мелководьях прибрежной зоны, а с наступлением осенних холодов перемещаются вглубь водоема и закапываются в донные отложения на глубину до 1,5 м для зимовки (Jakubik, 2009; Jakubik, 2012; Уваева, 2018).

1.7. История расселения *V. viviparus* за пределы естественного ареала

Естественный ареал речной живородки включает в себя водоемы Европы, в том числе европейской части России (Черногоренко, 1998; Старобогатов и др., 2004). История расселения *V. viviparus* за пределы нативных мест обитания, по-видимому, началась с водоемов Крымского полуострова. Известно, что в середине XX в. (1949 г.) в результате акклиматизационных работ, моллюски были преднамеренно интродуцированы в крымские водохранилища с целью увеличения кормовой базы рыб. В настоящий момент имеются сведения о их находках в Белогорском и Чернореченском водохранилищах, а также в р. Барабой и р. Черная, однако данных об образовании жизнеспособных популяций нет (Прокопов, 2003; Сон, 2007; Alexandrov et al., 2007).

Распространение вида в Западной Сибири и Восточном Казахстане значительно расширяет восточную границу ареала вида и связано в первую очередь с вселением в искусственно созданные водохранилища (Анистратенко и др., 2014). Расселение *V. viviparus* по Восточному Казахстану началось в 1994 г., с Бухтарминского водохранилища, расположенного в верховьях р. Иртыш. Вид был непреднамеренно вселен вместе с макробеспозвоночными, интродуцированными в 1966–1973 гг. для обогащения кормовой базы промысловых рыб водоема (Баженова и др., 2009; Девятков и др., 2022). Предположительно, из водохранилища моллюски затем попали в оз. Зайсан, расположенное в верховье водоема (Девятков и др., 2022). В последующие годы *V. viviparus* почти ежегодно встречался в составе зообентоса водохранилищ, а его биомасса составляла до 20%

от общей массы моллюсков (Девятков, 2013; Девятков и др., 2022). В 1990-х годах речная живородка также была впервые обнаружена в Новосибирском водохранилище, расположенном на р. Обь (Андреев и др., 2008). Вероятными векторами инвазии называют непреднамеренное вселение в результате интродукции судака, выпуск аквариумистами, перенос особей с Бухтарминского водохранилища водными судами и/или неочищенными рыболовными снастями (Яныгина, Визер, 2020).

В 2004 г. *V. viviparus* был обнаружен еще в одном водохранилище Верхне-Иртышского каскада – Шульбинском и дальнейшее распространение речной живородки в бассейне Иртыша происходило уже вниз по течению реки (Девятков, 2010). В 2009 г. немногочисленная популяция моллюска была обнаружена в пересыхающей курье в районе Тобольского речного порта, а в 2015 г. – в р. Тура в черте г. Тюмень (Винарский и др., 2015; Бабушкин, Винарский, 2017). Существует несколько предположений о путях расселения речной живородки в водоемы низовий Иртыша – расселение неучтенных популяций, обитающих в р. Иртыш в районе г. Тобольска (которые могли быть образованы как моллюсками из Верхне-Иртышского каскада водохранилищ, перенесенными водным транспортом, так и особями, выпущенными аквариумистами) или же непосредственный выпуск моллюсков из аквариума (Винарский и др., 2015; Бабушкин, Винарский, 2017).

Успешно натурализовавшись в Новосибирском водохранилище, *V. viviparus* образовал крупнейшую инвазивную популяцию вида в Западной Сибири (Винарский и др., 2015; Яныгина, Визер, 2020; Babushkin et al., 2023). За последние несколько лет моллюск был найден как выше (2022 г., в районе бывшего речного порта г. Барнаула – собственные неопубликованные данные), так и ниже водохранилища (2021–2022 гг., устье р. Томь), в местах стоянок водного транспорта и рыболовных судов, что подчеркивает важную роль этого вектора в распространении речной живородки от места первоначальной инвазии (Яныгина и др., 2019).

Следует отметить, что *V. viviparus* – представитель комплекса бореально-европейских видов (Винарский и др., 2015). Палеонтологические находки

подтверждают присутствие этого вида на территории юга Западной Сибири и бассейна Оби до середины плейстоцена (Babushkin et al., 2023). Согласно классификации, предложенной Е. С. Бабушкиным и соавт. (Babushkin et al., 2023), этот вид следует относить к видам-репатриантам (the returnees), восстанавливающим в условиях современного потепления утерянную во время Сартанского оледенения (23–10 тыс. лет назад) североазиатскую часть ареала.

Первый задокументированный сбор *V. viviparus* в Новосибирском водохранилище выполнен в 2002 г., в районе с. Ордынское (средняя часть водоема, левый берег), это место считается отправной точкой распространения вселенца. К 2013 г., заселив всю среднюю часть водохранилища и Ирменский плес (у с. Береговое, где происходит разгрузка и отстой рыболовецких судов), моллюски добрались до Бердского залива. Но если плес характеризовался сравнительно небольшой популяцией, то в Бердском заливе, расположенном в нижней части водоема, моллюски образовали поселения, которые быстро достигли высоких популяционных показателей (максимум – 4020,0 г/м²; 3880 тыс. экз./м²) (Яныгина, 2016б).

В литорали прибрежных участков населенных пунктов, расположенных у приплотинного участка Новосибирского водохранилища, единичные особи *V. viviparus* обнаруживаются с 2013 г. Исключением является Яренская протока (место зимней стоянки речного флота и маломерных судов), расположенная ниже плотины ГЭС, где высокая численность живородки может объясняться многочисленным завозом особей водным транспортом. Редкие находки моллюсков наблюдаются и в верхней части водоема, однако выше с. Дресвянка они пока не встречались. Сильные течения и песчаный грунт в совокупности с пересыхающей на длительный период поймой участка ограничивают распространение вселенца (Визер, Визер, 2016; Яныгина, Визер, 2020).

По сезонным и годовым колебаниям показателей численности и биомассы *V. viviparus* пока невозможно сказать, достиг ли вселенец максимального развития популяции – «взрыва» численности или «бума», который нередко сопровождает процесс инвазии, с последующим «спадом» или ему еще только предстоит это

сделать (Яныгина, 2016б). Биомасса популяции речной живородки может достигать очень высоких показателей – до 16000 г/м², что значительно превышает показатели для водоемов естественного ареала (Яныгина, Визер, 2020).

Ряд биологических особенностей *V. viviparus* (крупные размеры, экологическая и фенотипическая пластичность, высокая плодовитость), а также образование многочисленных популяций способствуют усилению значения моллюска как вида-эдификатора, способного к значительному влиянию на экосистему Новосибирского водохранилища (Яныгина, 2011а; Яныгина, Визер, 2020). Массовые скопления вселенца, расположенные преимущественно в средней части Новосибирского водохранилища, способствуют изменению структуры и состава донных сообществ за счет преобразования среды обитания гидробионтов. Такие сообщества характеризуются увеличением численности и биомассы с одновременным снижением выровненности и разнообразия представленных видов (Яныгина, 2019). Дискриминантный анализ показал, что для сообществ, в которых присутствует *V. viviparus*, характерно увеличение доли олигохет и хирономид – собирателей-детритофагов, питающихся на фекалиях и псевдофекалиях моллюска (Яныгина, 2019). Раковины моллюсков могут быть использованы личинками и куколками мошек и мшанок в качестве твердого субстрата для прикрепления, что подтверждается несколькими находками (Яныгина, 2018).

В результате резких колебаний абиотических факторов (уровень воды и температура) периодически происходит отмирание значительной части популяции моллюсков, оставшейся на осушенном участке литоральной зоны. Так произошло в 2005 г., когда около 90% популяции речной живородки вымерло в результате весенних заморозков (Vizer, 2011). Судя по сообщениям в средствах массовой информации и социальных сетях, это не единственный случай массовой гибели *V. viviparus* в Новосибирском водохранилище, они повторяются достаточно регулярно (также были отмечены весной 2015, 2017 и 2020 гг., осенью 2021 и 2022 гг.).

К последствиям массовой гибели гидробионтов в первую очередь можно отнести высвобождение значительного количества биогенов и токсикантов от

разлагающихся мягких тканей и их поступление в воду после восстановления уровня воды, что может повлечь за собой гибель чувствительных к загрязнению видов, а также увеличению биомассы водорослей. Полевые исследования, проведенные во время массовой гибели *V. viviparus* весной 2020 г. в Бердском заливе Новосибирского водохранилища, показали, что, по сравнению с фоновыми значениями, концентрации NH_4 , NO_3 и P на исследуемом участке были значительно превышены. В первый день подъема уровня воды над погибшими моллюсками концентрация фосфора превышала фоновые значения в 5 раз, нитратов – в 8. Концентрация аммония достигала 2,7 мг/л (превышение ПДК в 6,7 раз, фоновых значений – в 27), снижение до значений ПДК отмечено на 9 день за счет разбавления водой, уровень которой поднялся на 179 см; также этому процессу способствовала ветренная погода. Восстановление концентрации показателей NO_3 и P до фоновых значений произошло только через 3 недели после начала наблюдений, тогда как значения NH_4 оставались в 2 раза выше фоновых (Yanugina, 2021).

Раковины моллюска разлагаются гораздо медленнее и могут образовывать новый тип отложений – ракушечник, затрудняющий использование участков массового развития живородки в качестве рекреационного объекта (Яныгина и др., 2019). Живородка имеет очень прочную раковину, что делает ее доступной в качестве кормового объекта для рыб-бентофагов только на протяжении очень короткого периода времени – после отрождения молоди, с высотой раковины до 5 мм (Винарский и др., 2015). Предполагают, что вселение *V. viviparus* в Новосибирское водохранилище уже привело к снижению его рыбопродуктивности (Андреев и др., 2008; Визер, Дорогин, 2015; Визер, 2021). Еще одним последствием инвазии моллюска в Новосибирское водохранилище является засорение сорозащитных устройств и водоподводящих труб тепловых электростанций на протоке р. Обь, что создает сложности в их эксплуатации (Визер, Визер, 2016).

ГЛАВА 2. ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЙ

Новосибирское водохранилище является водохранилищем долинного типа – ложе таких водоемов является частью речной долины, они создаются путем перегораживания русла и долины реки водоподпорным сооружением (Савкин, Двуреченская, 2014; Михайлов, Добролюбов, 2017). Проект Новосибирской ГЭС был разработан в 1950 г., тогда же начались работы по подготовке ложа водохранилища. Образование водоема произошло в результате зарегулирования бассейна Верхней Оби плотиной, построенной выше г. Новосибирска осенью 1956 г., заполнение до нормального подпорного уровня продолжалось до 1959 г. Площадь затопленных земель составила 951 км² (Савкин и др., 2010). Новосибирское водохранилище задумывалось как водохранилище комплексного назначения с приоритетом в обеспечении электроэнергией г. Новосибирска, однако дальнейшее развитие энергосистемы Сибири значительно снизило значение Новосибирской ГЭС как поставщика электроэнергии. В настоящее время водные запасы водохранилища первостепенную роль играют в водоснабжении Алтайского края и Новосибирской области, а уже затем в ирригации, рыбном хозяйстве, водном транспорте и рекреации (Васильев и др., 2000; Савкин, Двуреченская, 2014).

Новосибирское водохранилище имеет 39 притоков, большая их часть – «малые реки». Крупнейшим притоком является р. Бердь – ее относят к «средним рекам». При строительстве ГЭС долина реки на протяжении 40 км от бывшего устья была затоплена, образовался Бердский залив. На боковую приточность приходится не более 5% годовой величины притока, основное питание водохранилища осуществляется через входной створ реки Обь (95 %) (Интересова, Богомолова, 2013; Савкин, Двуреченская, 2014).

2.1. Гидрологическая характеристика

Новосибирское водохранилище – единственное крупное равнинное водохранилище, расположенное в Западной Сибири (Многолетняя динамика..., 2014). Основные гидролого-морфометрические характеристики водоема приведены в таблице 2.

Таблица 2. Гидролого-морфометрические характеристики Новосибирского водохранилища (Васильев и др., 2000).

| Зона затопления, км ² | | Морфометрия | | Гидрология | |
|--|-----|--|------|--|-------------|
| Площадь в целом, км ² | 951 | Напор, м | 19,7 | Среднегодовой расход реки в створе гидроузла, м ³ /с (годовой сток, км ³) | |
| В том числе: | | Площадь водного зеркала, км ² | | по проекту | 1637 (51,7) |
| сельхозугодия | 281 | при НПУ | 1070 | фактически | 1590 (50,2) |
| из них: | | при УМО | | Максимальный расход воды (м ³ /с) в реке | |
| пашня | 48 | Объем, км ³ | | с обеспеченностью | |
| сенокосы | 136 | общий | 8,86 | p=0,01% | 21200 |
| пастбища | 97 | полезный | 4,40 | p=0,1% | 15900 |
| земли Гослесфонда | 289 | мертвый | 4,46 | Гарантированные расходы в нижнем бьефе, м ³ /с | |
| прочие земли | 381 | Величина сработки уровня, м | | в безледоставный период | 1200 – 1300 |
| В том числе: | | средняя | 5,0 | в зимний период | 450 |
| болота | 120 | максимальная | 7,1 | Объем весеннего половодья, км ³ | |
| Затопление древесины, млн м ³ | 1 | минимальная | 2,9 | средний | 32,9 |

Продолжение таблицы 2

| | | | | | |
|--------------------|----|----------------------------------|------|---------------------------------------|------|
| Заторфованность, % | 13 | навигационная | 1,2 | наибольший | 75,3 |
| | | Глубина при НПУ, м | | наименьший | 18,0 |
| | | средняя | 9,0 | Основной приток, км ³ | |
| | | наибольшая | 25,0 | средний | 52,0 |
| | | Ширина при НПУ, км | | наибольший | 75,3 |
| | | средняя | 10,0 | наименьший | 38,4 |
| | | наибольшая | 22,0 | Боковой приток, км ³ | |
| | | наименьшая | 2,0 | средний | 2,0 |
| | | Длина при НПУ, км | 200 | наибольший | 2,8 |
| | | Площадь мелководий, % | 16 | наименьший | 1,0 |
| | | Протяженность береговой линии | 725 | Коэффициент использования стока | 0,89 |

Акваторию водоема, согласно морфометрическим и гидрологическим характеристикам, разделяют на три части – верхнюю (от г. Камень-на-Оби до с. Усть-Алеус), среднюю (от с. Усть-Алеус до с. Завьялово) и нижнюю (от с. Завьялово до плотины ГЭС) (рис. 3).

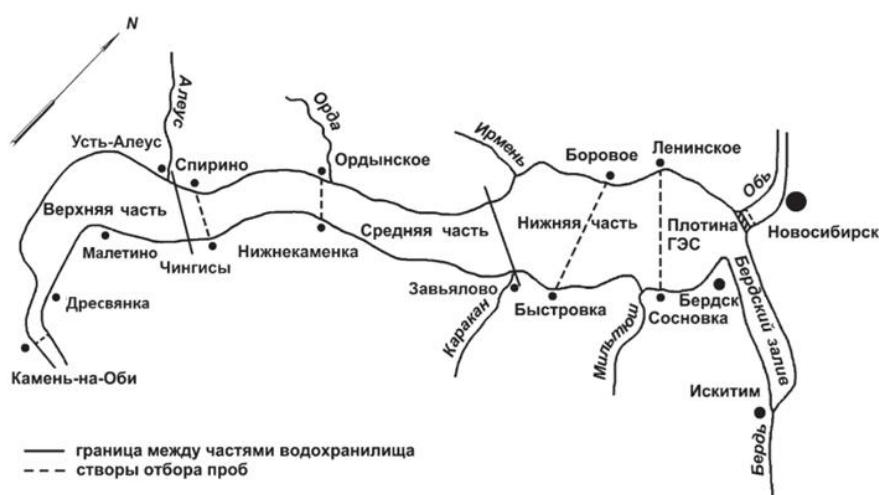


Рисунок 3. Схема Новосибирского водохранилища с обозначением стандартных створов отбора проб (Многолетняя динамика..., 2014)

Верхняя часть Новосибирского водохранилища образована затопленной поймой Оби, это мелководный участок (глубина до 4–6 м), длиной 35 км, вытянутый с юга на север, с пологими берегами и большим количеством островов. Гидрологический режим наиболее приближен к речному, скорость течений высокая – 1,0–1,5 м/с. Средняя часть суженная и длинная, ее протяженность составляет 100 км, ширина – до 4 км. Крутые берега участка покрыты сосновым бором, вдоль левого берега располагаются мелкие острова (выступы II надпойменной террасы Оби). Скорость течения снижается до 0,3–0,5 м/с. Нижняя озеровидная часть вытянута с юго-запада на северо-восток, именно тут отмечаются максимальные глубины (25 м; в затопленном русле у плотины) и ширина водоема (22 км). Длина участка составляет 65 км, а скорость течения является самой низкой по водоему – до 0,1 м/с (Бейром и др., 1973; Гидрометеорологический режим..., 1979; Васильев и др., 2000). Скоростной режим Новосибирского водохранилища характеризуется постепенным снижением скорости течения от зоны подпора (г. Камня-на-Оби) к плотине (г. Новосибирск) и преобладанием стоковых течений. В поперечном профиле скорость течения различается, с максимальными значениями у правого берега (место расположения затопленного русла р. Обь); у левого берега может снижаться до нуля (Многолетняя динамика..., 2014).

Грунты водохранилища представлены в основном песками, выходами глины и илами, в заливах обогащёнными детритом. В пространственном распределении существуют различия – верхний и средний участок образованы песчаными грунтами, нижний – илистыми. В заливах встречаются как песчаные, так и илистые, а также участки каменистых и глинистых грунтов (Яныгина, 2016а; Визер, 2017).

Малый объем рабочей призмы Новосибирского водохранилища позволяет осуществлять только сезонное и неглубокое регулирование стока. Уровенный режим водоема характеризуется тремя фазами: интенсивное повышения уровня воды стоком весеннего половодья, стабилизация уровня на отметке НПУ и кратковременные его повышения на 0,2–0,5 м летом и осенне-зимняя сработка, достигающая 5 м (периодически в апреле–марте уровень вынужденно опускают ниже отметки УМО) (Многолетняя динамика..., 2014). На гидрологический режим

Новосибирского водохранилища влияют как природные факторы, связанные с колебанием стока Оби и притока к створу ГЭС), так и антропогенные, связанные с регулированием его водных ресурсов (режим попусков в нижний бьеф для решения комплекса хозяйственных задач) (Бейром, 1973; Васильев и др., 2000; Многолетняя динамика..., 2014). Согласно классификации М. А. Фортунатова (1974), высокопроточное Новосибирское водохранилище со среднемноголетним коэффициентом обмена вод равным 6,55 является водоемом с высокой степенью водообмена. Наибольшие значения коэффициента отмечены в весенне-летний период, а наименьшие – в осенне-зимний (Савкин, 2000; Многолетняя динамика..., 2014).

Ледообразование на Новосибирском водохранилище начинается в конце октября–первой декаде ноября после того, как температура в водоеме падает до отметки 0°C. Первыми льдом покрываются верхние мелководные участки у сел Крутиха и Усть-Алеус, в открытой глубоководной части водоема образование льда начинается на 5–10 дней позднее (Гидрометеорологический режим ..., 1979). Толщина льда по всей площади водоема отличается и во многом зависит от гидрометеорологических условий, в речной (верхней) части она как правило меньше на 5–10 см из-за более высоких скоростей течения. Период ледообразования длится 12–14 дней, ледостава – от 78 до 150 суток. Температура воды в зимний период неоднородна – у нижней поверхности ледяного покрова она составляет 0,1–0,2°C, тогда как в придонном слое достигает 1,5–3°C, а по мере истощения теплозапасов она падает до 1–2 °C (Многолетняя динамика..., 2014). Верхняя часть водохранилища, гидрорежим которой наиболее близок к речному, имеет более низкие температуры по сравнению со средней и нижней озерными частями (Гидрометеорологический режим..., 1979; Многолетняя динамика..., 2014).

Весеннее вскрытие льда начинается с верхнего участка водоема, при повышении температуры воздуха выше 0 °C, что происходит, по данным многолетних наблюдений, к 18–22 апреля. Озеровидная часть водохранилища вскрывается на несколько дней позже, к 26–29 апреля. Прогрев воды после

вскрытия ледового покрова происходит довольно интенсивно (на 9°C в период с апреля по май). Первыми прогреваются верхняя часть водоема и устья впадающих притоков. В конце июля температура воды в водохранилище достигает максимума – 23–24 °С, стратификация выражена слабо (характерна для глубоких участков). Понижение температуры толщи воды начинается в августе, процесс по длине водохранилища происходит неравномерно и зависит от температуры воздуха и ветрового режима. Понижение температуры происходит первоначально в условиях прямой стратификации, сменяющейся гомотермией, которая в свою очередь заменяется обратной стратификацией (Бейром и др., 1973).

2.2. Гидрохимическая характеристика

Минеральный состав Новосибирского водохранилища определяется основным стоком р. Обь, на который приходится до 95% годового притока воды в водоем (Савкин, Двуреченская, 2017). Оценка вклада боковых притоков, гидрогеохимических потоков, обрушения берегов и точечных источников загрязнения (сброс сточных вод) показала незначительное влияние на качество воды (Двуреченская, 2012; Современное состояние..., 2012).

Основным анионом в водах Новосибирского водохранилища (по данным наблюдений 1990–1996 гг.) являлся HCO_3^- (30–45 %-экв.), его содержание колебалось от 75 до 180 мг/л; значительно меньше приходится на SO_4 – 3–12 мг/л (5–11 %-экв.) и Cl^- – 0,5–8 мг/л (0,5–5 %-экв.). Среди катионов преобладал Ca^{2+} – 20–80 мг/л (25–38 %-экв.) и Mg^{2+} 2–15 мг/л (6–15 %-экв.). Минерализация воды в водохранилище, также как и в р. Обь, имела сезонную динамику – максимум приходился на февраль–март (300–350 мг/л), затем, после того как в водохранилище начинают поступать маломинерализованные паводковые воды, значение снижалось и в апреле достигало минимума – 100–150 г/л, в летне-осенний период минерализация вновь возрастала и варьировала от 190 до 250 г/л. Жёсткость воды характеризовалась как «умеренная», зимой она составляла 4,5–5,5 мг-экв./л, весной – 2,3–2,8 мг-экв./л. По сравнению с периодом становления водоема,

произошло небольшое увеличение показателя минерализации, возросло содержание сульфат- и хлор-ионов (в 1,8 и 1,6 раза, соответственно) (Васильев и др., 2000; Многолетняя динамика..., 2014).

Согласно классификации А. О. Алекина (1970), участок р. Обь, на котором расположено Новосибирское водохранилище, относится к гидрокарбонатному классу группы кальция второго типа. В зависимости от соотношения поверхностных и грунтовых вод тип вод может изменяться. В маловодные годы из-за увеличения влияния грунтовых вод (зачастую относятся к гидрокарбонатно-натриевым) в сторону I типа ($(Ca^{2+})+(Mg^{2+}) < (HCO_3^-)$), а в средние и многоводные годы – в сторону вод II типа ($(HCO_3^-)+(SO_4^{2-}) > (Ca^{2+})+(Mg^{2+}) > (HCO_3^-)$) (Гидрометеорологический режим..., 1979).

В первые годы после образования Новосибирского водохранилища его кислородный режим характеризовался как неблагоприятный. В результате разложения растительности и древесины на затопленном участке произошло снижение содержания кислорода в воде до 0,2 мг/л (март, 1958 г.) (Гидрометеорологический режим..., 1979). В последующие годы это значение увеличилось, в настоящее время кислородный режим является в целом благоприятным для жизнедеятельности гидробионтов (Васильев и др., 2000). Анализ сезонных изменений показал, что максимальное содержание кислорода в воде достигается в осенний период (9–12 мг/дм³), когда устанавливаются низкие температуры, повышающие растворимость кислорода, а расход на дыхание водных организмов уменьшается. Минимальные значения были отмечены зимой (5,1–8,5 мг/дм³), когда ледовый покров ограничивает газообмен между водами Новосибирского водохранилища и атмосферой (Многолетняя динамика..., 2014). Пойменная часть и заливы водоема отличались более высоким содержанием кислорода по сравнению с зоной затопленного русла, речным и озерным участками. Углекислый газ в водах Новосибирского водохранилища подвержен сезонным колебаниям, которые напрямую зависят от активности фотосинтетических организмов в летний период и процессами разложения детрита – в зимний (Гидрометеорологический режим..., 1979; Васильев и др., 2000).

Реакция среды в водах водохранилища слабощелочная, в среднемноголетней динамике значение рН варьировало от 7,3 до 8,6. В период ледостава оно снижается (7,3–8,0), однако рост фотосинтетической активности в весенне-летний период способствует уменьшению содержания CO_2 в воде, и значение рН повышается (7,7–8,5) (Васильев и др., 2000).

Биогенные элементы в верхней части водоема в значительной степени определяются стоком р. Обь, тогда как в средней и нижней части главенствующую роль играют внутриводоемные процессы (Савкин, Двуреченская, 2014). Содержание нитратов (NO_3^-) за сорок лет существования Новосибирского водохранилища (1957–1996 гг.) возросло в 2–3 раза, нитритов (NO_2) и аммонийного азота (NH_4^+) – в 4 раза. Превышения ПДК по нитритам и аммонийным соединениями как правило носят единичный характер (Многолетняя динамика..., 2014).

Средняя концентрация фосфатов в 2000–2011 гг. варьировала от 0,031 до 0,069 мгР/дм³ (среднее значение – 0,045 мгР/дм³) с максимумом в весенний (апрель–май) и летний (август) периоды (Многолетняя динамика..., 2014). Увеличение содержания минеральных форм азота и фосфора в водах Новосибирского водохранилища в настоящее время является свидетельством постепенной эвтрофикации водоема (Васильев и др., 2000).

Показатели ХПК (химическое потребление кислорода, или бихроматная окисляемость) и БПК₅ (биохимическое потребление кислорода за 5 сут), отражающее содержание легкоокисляемых органических веществ в водохранилище, возросли в 1,4 и 1,6 раза по сравнению с первыми годами функционирования водоема. Диапазон значений ХПК за 20-летний период исследований (1990–2011 гг.) варьировал от 6 до 24 мгО₂/дм³ с максимальными значениями в весенний период (20–24 мгО₂/дм³), превышающими ПДК, при этом показатель БПК₅ находился в диапазоне 1,1–6,6 мгО₂/дм³ (Савкин и др., 2010; Многолетняя динамика..., 2014). Отдельно выделялся Бердский залив, в котором с 2010 г. отмечаются повышенные значения БПК₅ по сравнению с остальной акваторией Новосибирского водохранилища (в 2013 г. фиксировались

максимальные значения – 7,93–7,96 мгО₂/дм³) (Савкин, Двуреченская, 2018). О происходящих процессах эвтрофикации на данном участке также свидетельствует увеличение биомассы зоопланктона в 5 раз (по сравнению с данными 1990-х годов) и активное цветение сине-зеленых водорослей в летний период (Ермолаева, Двуреченская, 2014; Савкин, Двуреченская, 2018). Согласно данным доклада Министерства природных ресурсов и экологии Новосибирской Области, повышенные концентрации БПК₅ в водах Новосибирского водохранилища регистрировались летом 2021 г. и зимой 2022 г. Также в 2022 г. в большинстве пунктов отбора проб было отмечено превышение ПДК по величине ХПК (О состоянии..., 2022).

Основными веществами органического происхождения, загрязняющими воды водохранилища, являются фенолы и нефтепродукты. Их поступление связано с различными видами антропогенной деятельности (промышленный сток, судоходство), переносом вместе со стоками из р. Обь, а также с метаболическими процессами гидробионтов, биохимическим распадом и трансформацией органических веществ. В последние десятилетия регистрируется некоторое уменьшение обоих показателей – для нефтепродуктов с 4–18 ПДК (г. Камень-на-Оби, январь-март 1987 и 1988 гг.) до 1–2 ПДК, для фенолов – с 6–7 ПДК (1993 г. в Спирино–Чингис и 1990–1991 гг., г. Камень-на-Оби) до 1–2 ПДК. К предприятиям, загрязняющим сточными водами Новосибирское водохранилище, относят ГУП «Управление энергетики и водоснабжения УЭВ СО РАН» (сульфаты, железо), МУП «Бердский водоканал» (трудно- и легкоокисляемые органические вещества), ОАО «Бердский электромеханический завод», Ордынское МУП ВКХ (хлориды, аммонийные соединения), филиал ОАО «ГИДРООГХ – Новосибирская ГЭС» (Двуреченская, 2012; Многолетняя динамика..., 2014). Среди тяжелых металлов превышение ПДК_{вр} наблюдается для Fe (1,1–5,8 ПДК_{вр}), Cu (1,6–2,0 ПДК_{вр}) и Mn²⁺ (до 12–15 ПДК_{вр}) (Эйрих и др., 2011; Папина и др., 2017).

Доля взвешенных форм микроэлементов снижается по направлению к нижней части водохранилища, что свидетельствует о происходящих процессах седиментации. Являясь равнинным водохранилищем, Новосибирское выступает в

качестве отстойника для вод реки Обь, аккумулирующего в донных отложениях значительную часть загрязняющих веществ (Савкин, 2000). Процессы самоочищения также происходят за счет разложения органического вещества и накопления токсикантов в гидробионтах, что положительно сказывается на показателях качества воды (Савкин, 2000; Многолетняя динамика..., 2014).

2.3. Гидробиологическая характеристика

Альгофлора Новосибирского водохранилища включает 444 вида водорослей, из которых почти половина – диатомовые (218 видов). Зеленые водоросли (*Chlorophyta* s.l.) представлены 147 видами, также отмечены сине-зеленые, эвгленовые, золотистые, желтозеленые, криптофитовые и динофитовые представители. Водность года определяет численность и биомассу фитопланктона, а также относительную роль наиболее обильных видов. Колебание биомассы может быть следствием действия следующих лимитирующих факторов: скорость течения воды, значительная интенсивность водообмена, ветроволновое перемешивание водных масс и уровенный режим водохранилища в летние месяцы (Многолетняя динамика..., 2014). Трофический статус водоема по показателям развития фитопланктона характеризуется как мезотрофно-эвтрофный. При исследованиях, проходивших в 2007–2018 гг., концентрация хлорофилла *a* в основном находилась в интервале 5–20 мг/м³. Наибольшие значения характерны для верхней части водохранилища (17–20 мг/м³), в средней части концентрация пигмента значительно снижается (менее 10 мг/м³), а в нижней части вновь возрастают (15–17 мг/м³); наибольшие средние многолетние значения (>50 мг/м³) отмечены в Бердском заливе (Котовщиков, Яныгина, 2018).

В видовом составе флоры сосудистых растений Новосибирского водохранилища насчитывается 75 видов из 24 семейств, наиболее многочисленными из них являются осоковые (сем. *Cyperaceae*; 12 видов), рдестовые (сем. *Potamogetonaceae*; 12 видов), частуховые (сем. *Alismataceae*; 4 вида), кувшинковые (сем. *Nymphaeaceae*; 4 вида), злаки (сем. *Poaceae*; 4 вида).

Встречаются такие краснокнижные виды: водяной орех (*Trapa natans* (Linnaeus, 1753)), каулиния малая (*Caulinia minor*), роголистник рисовый (*Ceratophyllum oryzetorum* (Kom., 1932)), кубышка малая (*Nuphar pumila* ((Timm) DC. (1821))), сальвиния плавающая (*Salvinia natans* ((L.) All., 1785) (Многолетняя динамика..., 2014).

Ключевую роль в формировании растительного покрова Новосибирского водохранилища играют сообщества тростника южного (*Phragmites australis* ((Cav.) Trin. ex Steud.)), рогоза узколистного (*Typha angustifolia* (L., 1753)), болотноцветника щитолистного (*Nymphoides peltata* ((S.G.Gmel.) Kuntze, 1891)), рдеста блестящего (*Potamogeton lucens*) и рдеста стеблеобъемлющего (*Potamogeton perfoliatus* (L.) 1753)) (Киприянова и др., 2009). Прозрачность воды в водоеме является относительно невысокой, что делает доступными для развития макрофитов участки с глубиной до 2,5 метров. При этом открытые мелководья, подверженные ветро-волновой нагрузке и высоким течениям, а также участки, расположенные вдоль высоких абразионных береговых склонов, не являются подходящим местом для их произрастания. По классификации В. Г. Папченкова, Новосибирское водохранилище относится к слабо зарастающим водоемам (<5%). Средняя продукция макрофитов по водохранилищу по данным на 2011 г. составляла $901,8 \pm 680,9$ г/м² в год (в органическом веществе – $820,8 \pm 630,2$ г/м² в год). Массовое развитие высшей водной растительности в водоеме приурочено к заливам и заостровным участкам Крутихинского и Ирменского мелководий (Киприянова и др., 2009; Зарубина и др., 2013).

Зоопланктон водохранилища по результатам исследований 1990–2012 гг. представлен 154 формами. Мелководность, большая прогреваемость, гомотермия и значительные площади развития макрофитов в Новосибирском водохранилище способствуют высокому разнообразию прибрежных и прибрежно-фитофильных форм. Доминирующий комплекс видов схож с равнинными водохранилищами умеренной полосы Европейской части России (в частности, с водохранилищами Волжско-Камского каскада), его образуют следующие таксоны: *Daphnia longispina* (O. F. Müller, 1776), *Diaphanosoma brachyurum* (Liévin, 1848), *Chydorus*

sphaericus (O. F. Müller, 1776), *Bosmina longirostris* (O. F. Müller, 1776) (*Cladocera*); *Mesocyclops leuckarti* (Claus, 1857), *Acanthocyclops viridis* (Fischer, 1853), *Cyclops strenuous* (Fischer, 1851), *Eudiaptomus graciloides* (Lilljeborg, 1888) (*Copepoda*); *Asplanchna priodonta* (Gosse, 1850), *Brachionus calyciflorus* (Pallas, 1766), *Keratella quadrata* (Müller, 1786) (*Rotatoria*). Сезонная динамика численности и биомассы имеет пик в летний период и постепенное снижение значений в осенне-зимний (Ермолаева, 1998; Ермолаева, 2008; Многолетняя динамика..., 2014).

Численность зоопланктона на верхнем участке Новосибирского водохранилища в летние месяцы с 1991 по 2011 гг. колебалась от 370 экз./м³ (1993 г.) до 45 900 экз./м³ (2005 г.), а биомасса от 7,6 до 419,0 мг/м³. Биомасса среднего участка значительно увеличивалась за счет преобладания ветвистоусых и веслоногих рачков и составляла от 5 до 1957 мг/м³ (Спирино–Чингис; 1993 г. и 1998 г., соответственно) и 8–2248 мг/м³ (Ордынское–Нижнекаменка; 1993 г. и 2008 г.). Гидрологические показатели определяли различия в средних значениях биомассы зоопланктона – в левобережной пойме средние показатели биомассы общего зоопланктона были примерно в 2 раза выше, чем на правобережье. Максимальные значения биомассы и видовое разнообразие отмечались в нижней части водохранилища – 16700 мг/м³ (Многолетняя динамика..., 2014).

Зообентосные и зоофитосные сообщества Новосибирского водохранилища представлены 136 видами беспозвоночных животных, более половины из них – насекомые. Бентосные сообщества Новосибирского водохранилища в основном представлены широко распространенными пресноводными группами – хирономидами, олигохетами и моллюсками. Отмечается снижение видового богатства от верхней (56 видов) к приплотнинной части водоема (13 видов) – тенденция, в целом характерная для равнинных водохранилищ, при этом максимальных значений биоразнообразие достигает в заливах (100 видов), условия обитания в которых отличаются более высоким разнообразием. Средняя биомасса зообентоса слабо изменяется в многолетнем аспекте и составляет около 2,5 г/м² без учета массы моллюсков. Средняя биомасса зоофитоса (данные за 2007 г.) – 4,4±1,1 г/м², среди доминирующих видов брюхоногие моллюски (р. *Lymnaea*),

субдоминировали фитофильные хирономиды (р. *Endochironomus*, р. *Glyptotendipes*). Наибольшей численности достигали фитофильные хирономиды (*Cricotopus* группы *sylvestris*) и олигохеты (сем. *Naididae*) (Многолетняя динамика..., 2014; Яныгина, 2016а).

Биомасса зообентоса на разных этапах формирования водоема имела существенные различия в основном за счет массового развития того или иного вида. Всего выделяют 3 стадии (Яныгина, 2016а):

1. «мотылевая стадия» (3–4 года после заполнения водохранилища) – с массовым развитием хирономид-детритофагов; средняя биомасса зообентоса (октябрь, 1959 г.) – 8,5 г/м², 85% которой приходилось на хирономид р. *Chironomus*;

2. «стадия беззубки» (следующие 20 лет) – с преобладанием двустворчатых моллюсков-фильтраторов *Colletopterum piscinale* (Nilsson, 1822) (*Unionidae*), составлявшие в 1962–1964 гг. 63–66% от общей биомассы зообентоса приплотинного и 62–90% среднего участков. Средняя численность моллюсков в этот период достигала 0,6 экз/м², максимальная средняя биомасса моллюсков – 30,0 г/м²;

3. «стадия живородки» (с 1990-х гг. по настоящее время) с доминированием в донных сообществах инвазивных моллюсков *V. viviparus* (на некоторых участках образуют до 100% общей биомассы).

Помимо речной живородки, в список вселенцев донных сообществ Новосибирского водохранилища входят 4 представителя ракообразных – байкальские амфиподы *Gmelinoides fasciatus* (Stebbing, 1899) и *Micruropus possolskii* (Sowinsky, 1915), дальневосточные мизиды *Neomysis intermedia* (Czerniavsky, 1882) – виды, интродуцированные в качестве кормовой базы для рыб, и рак *Astacus leptodactylus* (Eschscholtz, 1823) (Яныгина, 2018).

Видовой состав аборигенной малакофауны водоема насчитывает 15 видов, из которых 7 относятся к двустворчатым моллюском и 8 – к брюхоногим. Наиболее часто встречаются *Radix auricularia* (Linnaeus, 1758) и *Anisus* sp. – обитатели зарослей высших водных растений, *Sphaerium* sp., в сообществах илов нижней части водохранилища и заливов (Яныгина, 2011в). Помимо *R. auricularia* на

зарастающих участках литорали встречается *Cincinna aliena* (Westerlund, 1877) (Яныгина, 2016а). Среди крупных двустворчатых следует отметить беззубок *Colletopterum anatinum* (Linnaeus, 1758) и *C. piscinale*, массово развивавшихся в Новосибирском водохранилище в период с начала 1960-х до 1980-х годов. Впоследствии популяции обоих видов значительно сократились в связи с ухудшениями условий обитания, произошедших в начале 1980-х (Яныгина, 2011в). В настоящее время в заливах водоема обнаруживаются только единичные экземпляры *C. anatinum* (Яныгина, 2016а)

Ихтиофауна водоема представлена сибирской миногой *Lampetra japonica Kesseleri* (Anikin 1905) и ледовитоморской миногой *Lampetra japonica* (Martens, 1868), а также 29 видами рыб, среди которых такие важные промысловые виды как щука *Esox lucius* (Linnaeus, 1758), лещ *Abramis brama* (Linnaeus, 1758), язь *Leuciscus idus* (Linnaeus, 1758), плотва *Rutilus rutilus* (Linnaeus, 1758), карась (р. *Carassius*), сазан *Cyprinus carpio* (Linnaeus, 1758), окунь *Perca fluviatilis* (Linnaeus, 1758) и судак *Sander lucioperca* (Linnaeus, 1758), из них сазан, лещ и судак являются преднамеренными интродуцентами, успешно акклиматизированными в водохранилище. В период с 1988 по 2001 гг. ежегодный вылов рыб составлял около 10 тыс. ц, однако в последующие годы он несколько снизился (Попов, 2012; Визер, Визер, 2016; Интересова, 2016). К непреднамеренным вселенцам водоема относится верховка *Leucaspius delineatus* (Heckel, 1843), уклейка *Alburnus alburnus* (Linnaeus, 1758) и хищник ротан *Percottus glenni* (Dybowski, 1877) (Бабуева, 2023).

ГЛАВА 3. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материал для данной работы был собран 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. 3).

3.1. Определение популяционных характеристик *V. viviparus* и факторов распределения в Новосибирском водохранилище

Донные отложения собирали коробчатым дночерпателем с площадью захвата 0,025 м², каждую пробу отбирали в двух повторностях. Затем пробы промывали через капроновый газ с размером ячеек 350×350 мкм, собранных моллюсков фиксировали 70%-ным этиловым спиртом. Одновременно со сбором моллюсков, в июле–августе 2013, 2015, 2017 и 2018 гг. на различных участках Новосибирского водохранилища были измерены глубина отбора, тип субстрата, прозрачность, цветность, температура воды, БПК₅, концентрация кислорода и содержание хлорофилла *a*. В 2013 и 2018 гг. дополнительно были отобраны пробы воды для расширенного химического анализа (мутность, количество взвешенных частиц, рН, общая щелочность, хлориды, сульфаты, жесткость, Са, Mg, сухой остаток, ХПК, NH₄, NO₃, PO₄, нефтепродукты), который был выполнен в ВерхнеОбьрегионводхоз и Химико-аналитическом центре Института водных и экологических проблем СО РАН.

Для определения биомассы измеряли вес всех моллюсков в пробе на весах ВЛТ-1500-П, результат пересчитывали в г/м² с точностью до второго знака после запятой. Численность моллюсков определяли как количество всех особей в пробе, результат выражали в экз./м². Встречаемость рассчитывали как отношение числа

проб, в которых присутствовал *V. viviparus*, к общему числу проб. Общий объем обработанного материала составил 191 гидробиологическая проба.

Для определения размеров раковин береговых выбросов и популяций *V. viviparus* разных участков Новосибирского водохранилища отбирали пустые раковины моллюсков из береговых выбросов (табл. 3). Для этого, в период с 24 по 27 мая 2018 г., на каждом участке выбирали три точки (в центре, в левой и правой части береговых выбросов), с которых вручную собирали раковины.

Таблица 3. Участки отбора проб и количество собранных раковин *V. viviparus* в береговых выбросах Новосибирского водохранилища

| № | Участок отбора проб | Количество раковин, шт. |
|---------------|---------------------|-------------------------|
| 1 | с. Чингисы | 314 |
| 2 | с. Ордынское | 318 |
| 3 | Караканский залив | 65 |
| 4 | с. Боровое | 136 |
| 5 | с. Быстровка | 20 |
| 6 | с. Ленинское | 92 |
| 7 | Бердский залив | 83 |
| Итого: | | 1028 |

Дополнительно были обследованы донные сообщества у с. Ордынское и в Бердском заливе (количество изученных раковин – 47 и 72 шт., соответственно; отбор проб в июле – августе, 2019 г. и в июле 2020 г.).

Для определения морфометрических характеристик раковины моллюсков очищали от обрастаний и загрязнений, просушивали на фильтровальной бумаге. С помощью электронного штангенциркуля измеряли высоту и ширину (с точностью до 0,1 мм), для этого раковину располагали вершиной кверху и устьем к себе. Высота раковины измерялась от вершины до нижнего края устья, ширина – от середины наружного края устья до противоположной стороны последнего оборота (рис. 4).

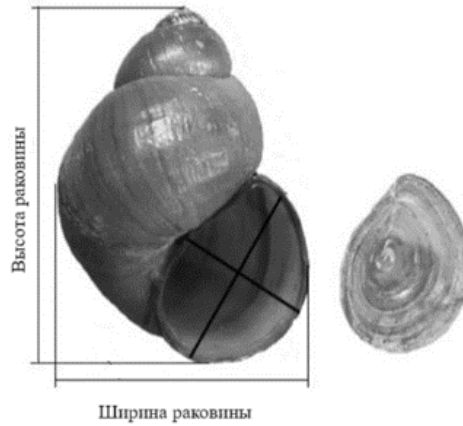


Рисунок 4. Схема стандартных промеров раковины *V. viviparus* (Uvayeva et al., 2021)

Половой состав популяции и плодовитость *V. viviparus* оценивался на участке у с. Ордынское и в Бердском заливе по пробам, отобраным в 2019–2020 гг. Половую принадлежность каждой особи определяли путем осмотра головных щупалец (у самца левое щупальце преобразовано в копулятивный орган, оно толще и короче правого). Возраст моллюсков определяли путем подсчета «годовых меток» на раковинах и «годовых колец» на оперкуле. Линии, которые учитывали как метки зимовок (разделяющие приросты разных вегетационных сезонов) – глубокие, четкие, обычно темные и хорошо различимые на внешней поверхности раковины. Метки зимовок часто хорошо различимы и на оперкуле (Березкина, Аракелова, 2010) (рис. 5). При изучении половой структуры популяций и плодовитости *V. viviparus* было обработано 885 особей.

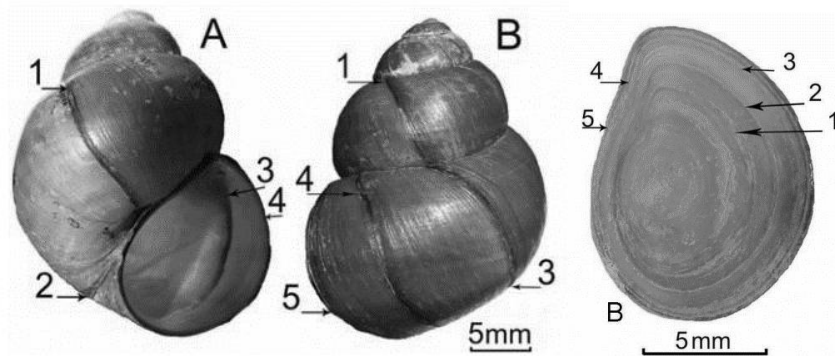


Рисунок 5. Раковины и крышечка *V. viviparus*: А – вид спереди; В – вид сзади. 1, 2, 3, 4, 5 – метки зимовок (Березкина, Аракелова, 2010)

Соответствие размерной группы моллюсков возрастной определяли по данным Д. В. Кузменкина, полученным для *V. viviparus* Новосибирского водохранилища (Кузменкин, 2014).

Таблица 4. Пределы изменчивости высоты раковины *V. viviparus* в Новосибирском водохранилище в течение жизни (Кузменкин, 2014)

| | Возраст | | | | | |
|-----------------|----------|-----------|-----------|-----------|-----------|-----------|
| | 0+ | 1+ | 2+ | 3+ | 4+ | 5+ |
| Высота раковины | 5,2–17,8 | 16,8–30,0 | 22,9–34,1 | 30,0–35,5 | 35,4–37,5 | 35,7–40,8 |

Для определения плодовитости вскрывали самок, изучали содержимое матки, 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) (рис. 6).



Рисунок 6. Эмбрионы *V. viviparus* разных возрастных групп (группа 1 – эмбрионы с сформировавшейся раковиной, группа 2 – эмбрионы с формирующейся раковиной, но еще находящиеся в яичевой капсуле, группа 3 – яичевые капсулы)

Предварительными исследованиями (Vizer, 2011) показано, что большое количество особей *V. viviparus* погибает на временно осушенной в результате осенне-зимней сработки уровня Новосибирского водохранилища части литорали. Для оценки выживаемости моллюсков после схода снежного покрова на таких участках были отобраны пробы берегового грунта, сбор проводился 24 апреля 2021 г. Для этого закладывали две параллельные трансекты длиной 1 м и,

последовательно двигаясь по направлению от берега к урезу воды, с обоих трансект отбирали по 5 проб, каждая с участка размером 20x20x20 см. В лаборатории подсчитывали общее количество моллюсков, определяли погибших и выживших особей. Количество обнаруженных моллюсков составило 593 особи.

3.2. Анализ стабильных изотопов

Отбор проб. Анализ стабильных изотопов проводили в несколько этапов. На первом этапе оценивали изотопный состав раковин *V. viviparus*. Для этого 26 июля 2018 г., в средней части Новосибирского водохранилища на створе в районе п. Ордынское – п. Нижнекаменка отбирали 20 разновозрастных особей речной живородки. Раковины тщательно очищали, промывали дистиллированной водой и разрезали по меткам зимней остановки роста на фрагменты, соответствующие годовому приросту. Затем фрагменты раковин высушивали в течение 2 суток в термостате при температуре 55 °С и измельчили с использованием мельницы. Для выделения органического вещества раковины были обработаны 1м HCl, промыты дистиллированной водой и высушены.

Для изучения трофической ниши *V. viviparus* в Новосибирском водохранилище был проведен изотопный анализ мышечной ткани моллюсков, а также их потенциальных трофических ресурсов – детрита, макрофитов (сусак, рдест), сестона и фитоперифитона. Дополнительно оценивали возрастные различия изотопный подписи и процентное содержание С и N в мышечной ткани речной живородки. Материалы для изучения диеты моллюсков были отобраны в летний период 2019 и 2020 гг. в Бердском заливе. Сбор особей для определения возрастных различий изотопный подписи мышечной ткани *V. viviparus* проводился на участке водохранилища у с. Ордынское в июле 2018 г. Моллюсков разных размеров собирали вручную, очищали раковину от загрязнений и обрастаний и помещали в контейнер с дистиллированной водой. Затем измеряли высоту раковины каждой особи, определяли пол и возраст. Для изотопного анализа от ноги каждого моллюска отрезали часть мышечной ткани и помещали ее в индивидуальную

микропробирку. Растительный детрит собирали с поверхности донных отложений, фитоперифитон соскабливали с макрофитов (рогоз), фитопланктон отбирали с использованием ручного сачка (диаметр ячеи 62 мкм), от макрофитов (сусак, рдест) отрезали небольшую часть. Отобранные пробы промывались в дистиллированной воде и помещались в индивидуальные микропробирки. Полученные пробы высушивали в сушильном шкафу при температуре 60 °С на протяжении 2 суток. Высушенные образцы измельчали, взвешивали и спрессовывали в металлические капсулы.

Для определения доли С и N и проведения анализа стабильных изотопов в мышечной ткани, а также изучения диеты *V. viviparus*, были проанализированы данные, включающие материал 25 моллюсков и 15 проб от 4 трофических ресурсов. Оценка возрастных различий проводилась по данным от 12 особей женского пола, в возрасте от 1+ до 4+ (по 3 в каждой возрастной группе).

Проведение исследований. Анализ стабильных изотопов и процентного содержания С и N в раковинах и мышцах речной живородки выполнен в Центре коллективного пользования при ИПЭЭ РАН (г. Москва.) с использованием изотопного масс-спектрометра ThermoFinniganDelta V Plus. Результаты анализа стабильных изотопов (δ , ‰) представлены в виде тысячных долей отклонения от международного стандарта:

$$\delta^nE = ((R_{\text{проба}} - R_{\text{стандарт}})/R_{\text{стандарт}}) * 1000,$$

где nE – более тяжелый изотоп (^{15}N или ^{13}C); $R_{\text{проба}}$ – его относительное обилие в пробе ($^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ или $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ соответственно), $R_{\text{стандарт}}$ – относительное обилие этого изотопа в стандарте. Ошибка измерения $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ составляла менее 0,2‰. Международным стандартом для углерода служит «венский» эквивалент белемнита PeeDee формации (VPDB), для азота – N_2 атмосферного воздуха.

Обработка полученных данных. Оценка вклада различных трофических ресурсов в диету *V. viviparus* проводилась с использованием байесовской модели

смешивания с помощью пакета SIMMR (Stable Isotope Mixing Models in R) (Parnell et al., 2013).

Содержание С и N в сухой мышечной ткани моллюсков выражалось в %, с точностью до второго знака после запятой. Полученные данные использовали для оценки запасов этих элементов в биомассе *V. viviparus* Бердского залива Новосибирского водохранилища. Для этого значение мокрой биомассы моллюска с раковиной переводили в биомассу сухой мышечной ткани моллюска без раковины, используя коэффициент 0,053 (Höckelmann, Pusch, 2000). Полученное значение умножали на процентное содержание С и N, результат выражали в г/м².

3.4. Изучение фильтрационной активности

Особей *V. viviparus* для проведения экспериментов по изучению фильтрационной активности собирали в Бердском заливе Новосибирского водохранилища в октябре 2019 г. и в сентябре 2020 г. Моллюсков помещали в емкости с водой из водохранилища и транспортировали в лабораторию. В дальнейшем их перемещали в аквариум с отстоянной водой и содержали при постоянной аэрации и естественном освещении. Кормление осуществлялось детритом, собранным в водохранилище, а также кормом для донных рыб.

Для проведения эксперимента отбирали проявляющих активность особей из нескольких размерных групп. Раковину моллюсков тщательно очищали от обрастаний, определяли ее высоту, также дополнительно измерялся вес моллюсков, определялся возраст. Эксперименты по изучению фильтрационной активности *V. viviparus* проводили в 3 этапа.

Оценка фильтрационной активности *V. viviparus* по показателю оптической плотности культуры одноклеточной водоросли *Chlorella* sp. Эксперимент проводили в период с 25 по 26 октября 2019 г. В каждый из пяти экспериментальных стаканов объемом 250 мл помещали по две особи, добавляли 100 мл воды и 5 мл хлореллы, выращенной на 50%-ной среде Тамия. В качестве

контроля использовали стаканы, в которые были добавлены вода и хлорелла в аналогичных пропорциях, без моллюсков.

Определение оптической плотности суспензии хлореллы проводилось дважды: в начале и в конце эксперимента. Для этого из каждого экспериментального стакана стеклянной пипеткой отбирали пробу объемом 10 мл и помещали ее в прозрачный пенициллиновый флакон. Флаконы устанавливались в кюветное отделение измерителя плотности суспензии ИПС–3. Определение исследуемого показателя проводилось автоматически, при длине волны 560 нм. Результат измерения оптической плотности (D) выражался в Беллах (Б). По результатам пяти параллельных определений вычисляли среднее значение оптической плотности суспензии в каждом из экспериментальных стаканов.

Также визуально оценивались цвет экспериментального раствора, наличие осадка на дне стакана и активность моллюсков (двигательная активность, открытый/закрытый оперкулум). Длительность эксперимента составляла 1 сутки.

Оценка скорости фильтрации *V. viviparus*, основанная на учете изменений концентрации культуры *Chlorella* sp. Для определения скорости фильтрации использовали метод, основанный на учете изменений концентрации культуры одноклеточной водоросли *Chlorella* sp., выращенной на 5%-ной среде Тамия (согласно приложению 5 ПНД Ф Т 14.1:2:4.12-06).

Расчеты скорости фильтрации проводили по следующей формуле:

$$F = \frac{V}{n^1} \left[\frac{(\ln C_0 - \ln C_t)}{t} - a \right]$$

где F – скорость фильтрации воды одной особью, мл/экз. ч; n^1 – число животных в опыте, экз.; V – объем воды, мл; C_0 и C_t – концентрация взвеси в начале и в конце эксперимента, тыс. кл./мл, t – время, сут.; a – скорость небиологического осаждения взвешенных частиц, может быть определена с учетом изменения концентрации их в контрольных сосудах без животных за тот же отрезок времени:

$$a = \frac{\ln C_0 - \ln C_t}{t}$$

где C_0 и C_t – концентрация хлореллы в контрольных стаканах в начале и в конце эксперимента, тыс. кл./мл, t – время.

Начальная концентрация определялась при приготовлении экспериментальной суспензии и являлась одинаковой во всех стаканах. Также в конце эксперимента из каждого экспериментального стакана стеклянной пипеткой отбирали пробу объемом 5 мл и помещали ее в прозрачный пенициллиновый флакон и фиксировали раствором формалина. Подсчет концентрации хлореллы проводили с использованием камеры Горяева при 40-кратном увеличении, каждая проба изучалась в 2-х кратной повторности при разнице не более 10% и в 3-х кратной повторности, если разница между полученными значениями была более 10%.

Первый эксперимент проводили в период с 4 по 5 декабря 2019 г. Были отобраны моллюски 3-х размерных классов – с высотой раковины 15,9–19,0 мм, 30–31 мм и более 34,5 мм. Особей каждого размерного класса помещали в стеклянный стакан с водой объемом 250 мл и добавляли 100 мл суспензии. Также ставили контроль – стаканы без моллюсков. Поддержание клеток хлореллы во взвешенном состоянии обеспечивалось аэрацией экспериментальных емкостей аэрирующим устройством. Длительность эксперимента составляла 1 сутки.

Второй эксперимент, включающий в себя оценку различий скоростей фильтрации в разных размерных группах и при различных начальных концентрациях, проводили в период с 24 по 27 октября 2020 г. В 8 экспериментальных стаканов помещали моллюсков 2-х размерных групп и добавляли 250 мл экспериментальной суспензии. В качестве контроля использовали стаканы с экспериментальной суспензией, но без моллюсков. Длительность каждого эксперимента составляла 2 часа.

При анализе фильтрационной активности были обработано 22 пробы на определение оптической плотности культуры одноклеточной водоросли *Chlorella* sp. и 263 пробы на определение количества клеток культуры (130 в первом эксперименте и 133 во втором).

3.5. Метод анализа риска

Оценку риска для водных экосистем, связанного с инвазией *V. viviparus*, проводили в соответствии с протоколом Harmonia+. Оценка риска основана на вопросах, сгруппированных по следующим основным категориям: риск интродукции, натурализации и распространения вида, его воздействия на окружающую среду, экосистемные услуги и инфраструктуру (в том числе гидротехнические объекты). При оценке риска были использованы как результаты собственных исследований, так и литературные данные, включающие сведения об особенностях жизненного цикла и среды обитания живородок в различных водоемах, экологических, экономических и медико-санитарных последствиях инвазий вивипарид. Оценка риска инвазии (IR) вычислена on-line с использованием Belgian Biodiversity Platform. В соответствии с рекомендациями протокола Harmonia+ оценка риска инвазии рассчитана как среднее геометрическое оценок риска интродукции (Is), натурализации (Es) и распространения (Ss); оценка риска воздействия (ImR) – максимальное значение среди рассчитанных рисков воздействия на окружающую среду (Ei), растений (Pi), животных (Ai), здоровье человека (Hi) и инфраструктурные объекты (Ii). Общий риск (OR) рассчитан как произведение оценок риска инвазии и воздействия (D'Hondt et al., 2015). Значения риска ниже 0,33 свидетельствуют о низком риске; от 0,33 до 0,66 – о среднем риске; более 0,66 – о высоком риске.

3.6. Статистическая обработка данных

Для анализа полученных данных использовались методы описательной статистики, были рассчитаны средние значения и стандартная ошибка. При сравнении выборок применяли непараметрические методы – критерий Уилкоксона, U-критерий Манна – Уитни, критерий Краскела – Уоллиса. Для выявления возможной взаимосвязи особенностей популяционных характеристик *V. viviparus* на участках Новосибирского водохранилища с экологическими факторами среды

были использованы многомерные статистические методы – метод главных компонент, ранговый корреляционный анализ (по Спирмену), дисперсионный анализ. Оценку совместного влияния этих факторов на численность и биомассу моллюсков выполняли с помощью общих линейных моделей (GLM анализ). Для изучения влияния различных факторов на плодовитость *V. viviparus* также использовали GLM анализ. Определение зависимости количества эмбрионов от высоты раковины самки была выполнена с помощью регрессионного анализа. Для оценки особенностей изотопного состава раковин живородок использовали дискриминантный анализ.

Статистическая обработка данных проводилась с использованием специализированных 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

Изучение биологических и экологических особенностей вида-вселенца в новых условиях обитания является одним из базовых направлений исследований в науке об инвазиях. Основные характеристики популяции – численность, биомасса, размерно-возрастной и половой состав, плодовитость, трофические и топические взаимодействия, распространение вида в экосистеме – позволяют сделать выводы о протекании процесса инвазии (Sakai et al., 2001). Эти данные необходимы для разработки мер контроля вселенца и смягчения последствий инвазии для биоразнообразия и хозяйственной деятельности человека, а также для оценки возможности дальнейшей экспансии (Stohlgren, Schnase, 2006).

Таким образом, значительная часть данного раздела будет посвящена изучению биологических и экологических особенностей речной живородки в условиях Новосибирского водохранилища – водоема инвазивного ареала с массовым развитием моллюска.

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

Встречаемость *V. viviparus* на различных участках Новосибирского водохранилища в период с 2008 по 2018 гг. существенно различалась. Наибольшая частота встречаемости была отмечена для средней части водоема, только на этом участке *V. viviparus* встречался во все годы исследования (табл. 5). В нижней части моллюск встречался неравномерно, начиная с 2015 г., а в пробах, отобранных на верхнем участке водохранилища, обнаружен не был.

Таблица 5. Встречаемость *V. viviparus* в Новосибирском водохранилище в период с 2008 по 2018 гг., %

| Год | Створ* | | | | | | | |
|------|---------------|---|---|---------------|------|--------------|------|------|
| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 9 |
| 2008 | 0 | 0 | 0 | 0 | 100 | 0 | 0 | 0 |
| 2009 | 0 | 0 | 0 | 22,2 | 50 | 0 | 0 | 0 |
| 2013 | 0 | 0 | 0 | 16,7 | 50 | 0 | 0 | 50 |
| 2015 | 0 | 0 | 0 | 25 | 66,7 | 50 | 0 | 0 |
| 2017 | - | | | 0 | 66,7 | 0 | 16,7 | 0 |
| 2018 | 0 | 0 | 0 | 57 | 60 | 66,7 | 0 | 33,3 |
| | Верхняя часть | | | Средняя часть | | Нижняя часть | | |

*1 – г. Камень на Оби, 2 – с. Дресвянка; 3 – с. Малетино; 4 – с. Спирино – с. Чингисы; 5 – с. Ордынское – с. Нижнекаменка; 6 – с. Боровое – с. Быстровка; 7 – с. Ленинское – с. Сосновка; 9 – Бердский залив

Средняя часть Новосибирского водохранилища считается местом первичной инвазии *V. viviparus*, начавшейся в конце 1990-х годов. Створ с. Ордынское – с. Нижнекаменка – единственный участок, где моллюски обнаруживались во все годы исследуемого периода, при этом встречаемость не снижалась ниже 50%. Согласно нашим данным, нижнюю часть водохранилища живородки начали осваивать с 2015 г., при этом на створе с. Боровое – с. Быстровка встречаемость была выше, чем на других участках этой зоны. В период с 2005 по 2010 гг. моллюски расселялись по нижнему участку, достигнув в 2013 г. Бердского залива (Яныгина, Визер, 2020). В целом, полученные современные данные подтверждают уже имеющуюся информацию о распространении вселенца только по средней и нижней части Новосибирского водохранилища (Яныгина, 2016а; Яныгина, Визер, 2020). Условия верхней части водоема вероятно не являются приемлемыми для формирования моллюсками устойчивых популяций, несмотря на периодическое нахождение единичных особей и раковин (Яныгина, Визер, 2020).

Для *V. viviparus* характерны регулярно повторяющиеся сезонные миграции. В литоральных участках водохранилища вид обнаруживается с конца весны до сентября, осенью моллюски начинают мигрировать в зону постоянного затопления, где обнаруживаются на глубинах до 10 метров (Yanygina, 2018; Визер, Дорогин, 2021). Вместе с миграционными процессами при оценке сезонных изменений

биомассы речной живородки необходимо учитывать и неравномерную локализацию вида по водоему, что связано с формированием моллюсками крупных агрегаций, характерных также для водоемов естественного ареала (Jakubik, 2012; Яныгина, 2016а; Яныгина, Визер, 2020). Отбор проб для наших исследований проводился на стандартных створах Новосибирского водохранилища (рис. 3) без учета сезонных миграций и мест образования моллюсками скоплений, что могло оказать влияние на полученные данные.

Сезонная динамика биомассы *V. viviparus* на участке около с. Ордынское (средняя часть Новосибирского водохранилища) характеризовалась пониженным значением в период с мая по июнь и повышенным – в июле–сентябре, максимальное значение биомассы составило 1544,8 г/м², было зафиксировано в июле (рис. 7). Схожая динамика была отмечена в Бердском заливе (нижняя часть водоема), а своего максимума показатель биомассы достигал в сентябре и составлял 3087,8 г/м².

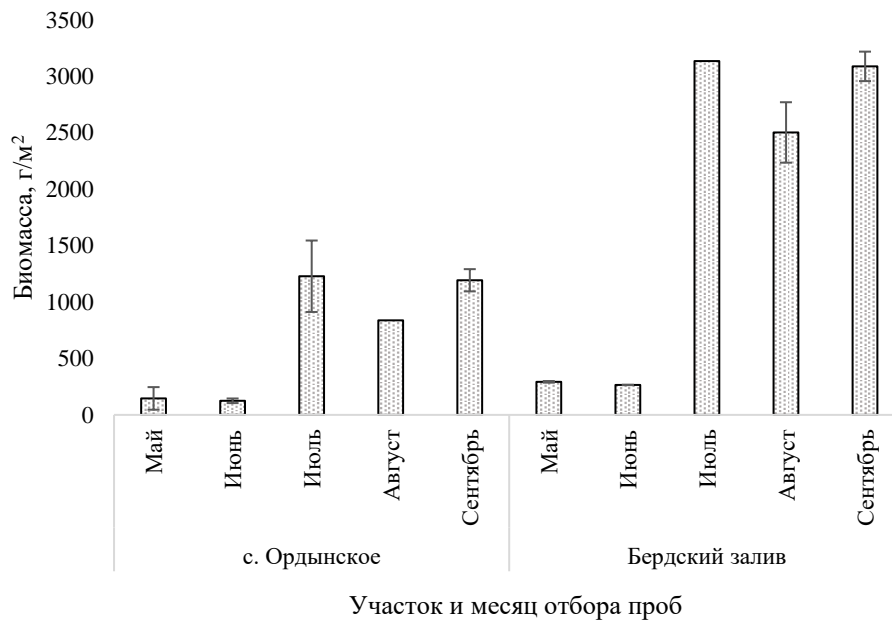


Рисунок 7. Сезонная динамика биомассы *V. viviparus* (среднее значение \pm стандартная ошибка) в 2019 г. на участках Новосибирского водохранилища у с. Ордынское и в Бердском заливе, г/м²

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, которые приходятся на период с поздней весны до ранней осени первого года жизни (Hubendick, 1948; Jakubik, Lewandowski, 2007), что может выступать дополнительным фактором увеличения биомассы живородки в конце лета – начале осени (Jakubik, Lewandowski, 2007; Jakubik, 2012).

На участке у с. Ордынское также была оценена сезонная и межгодовая динамика численности *V. viviparus*. В период исследований можно выделить периоды пониженных значений численности в 2009–2010 гг., ее значительное увеличение в 2018 г., за которым на следующий год последовало снижение до прежнего уровня. В 2020 г. численность вновь возросла, однако не достигнула пиковых значений ($p=0,02$) (рис. 8).

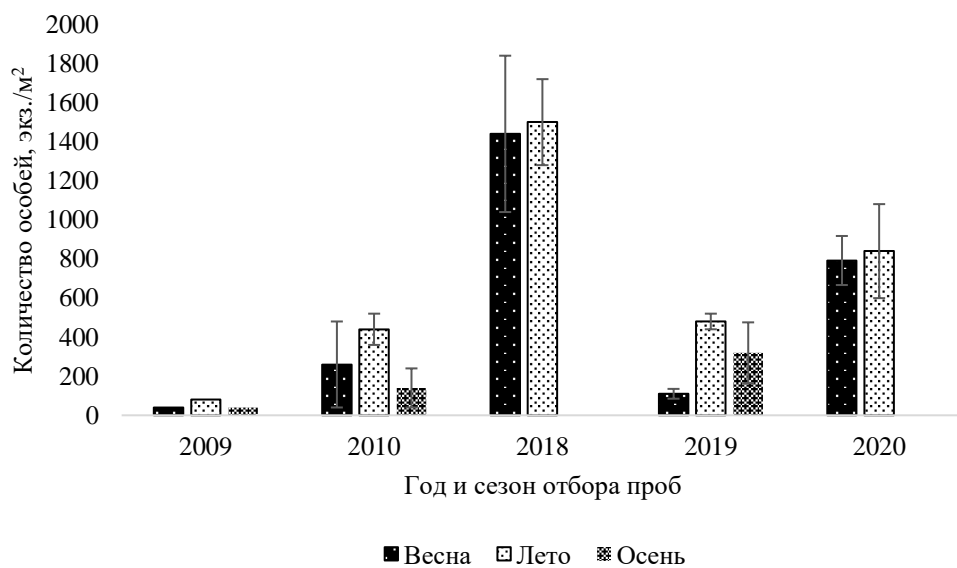


Рисунок 8. Сезонная и межгодовая динамика численности *V. viviparus* (среднее значение \pm стандартная ошибка) на участке Новосибирского водохранилища у с. Ордынское, экз./м²

Оценка сезонной динамики численности выполнена по пробам 2009, 2010 и 2019 гг. Летние значения показателя были статистически значимо выше, чем

весенние и осенние ($p=0,01$ и $p=0,02$, соответственно, критерий Уилкоксона). Исследования, проведенные на водоемах Польши и Украины, показали схожие тренды изменения обилия *V. viviparus*: летом численность моллюсков в целом была выше, чем весной и осенью (Jakubik, 2012; Uvayeva, Utevsky, 2021).

В связи с высокой сезонной изменчивостью численности и биомассы *V. viviparus* в Новосибирском водохранилище для анализа межгодовой динамики биомассы моллюсков были использованы пробы, отобранные в период с июля по сентябрь.

Как было указано ранее, отправной точкой инвазии речной живородки считается участок у с. Ордынское, расположенный на левом берегу средней части Новосибирского водохранилища (рис. 3), он является одним из наиболее хорошо изученных мест обитания моллюсков в водоеме. Первый задокументированный сбор вида был сделан в 2002 г., биомасса составляла 5 г/м^2 при численности 65 экз./м^2 . Уже через 2 года эти показатели многократно увеличились, а максимальная биомасса достигала 5687 г/м^2 (при среднем значении 1876 г/м^2) (Яныгина, Визер, 2020). Вероятно, в 2004 г. популяция речной живородки на данном участке проходила стадию «бума» – быстрого роста популяции вселенца, нередко наблюдающегося в инвазивном ареале, за которым следует такой же активный «спад» показателей численности и биомассы ниже пиковых значений или вовсе до нуля (Strayer et al., 2017). Это предположение подтверждается тем, что в 2008 г. биомасса *V. viviparus* на изучаемом участке составляла всего $77,8 \text{ г/м}^2$ и в течение следующих 10 лет не превышала $480,0 \text{ г/м}^2$ (рис. 9).

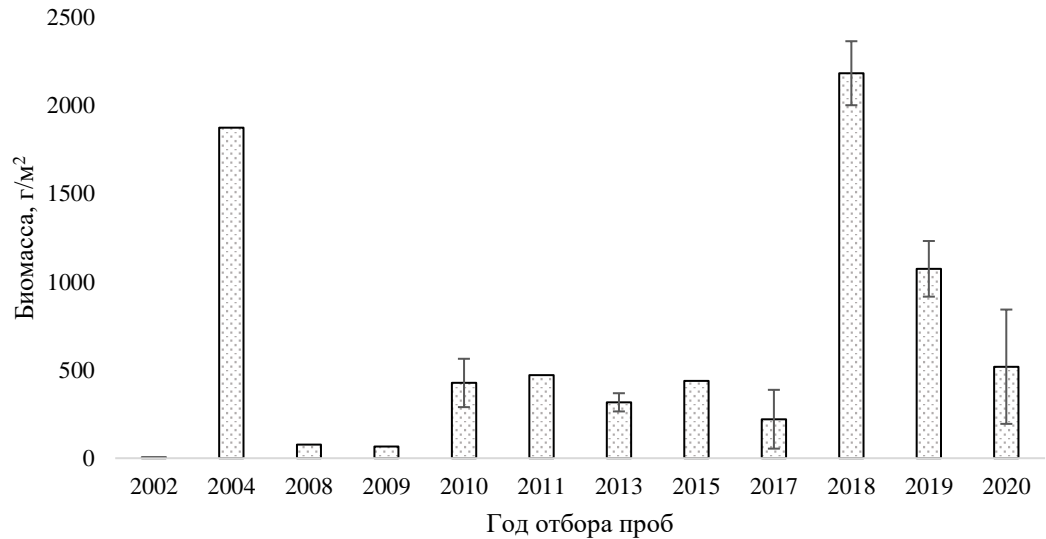


Рисунок 9. Межгодовая динамика биомассы *V. viviparus* (среднее значение \pm стандартная ошибка) на участке Новосибирского водохранилища у с. Ордынское, г/м² (с использованием данных за 2002 г. и 2004 г. из: Яныгина, Визер, 2020)

Проявление динамики «бума – спада» может быть как единичным случаем, так и иметь повторяющийся и даже циклический характер (Strayer et al., 2017). В 2018 г. средняя биомасса речной живородки вновь существенно выросла и составила 2184,2 г/м², увеличившись по сравнению с предыдущим годом почти в 10 раз. Уже на следующий год показатель снизился до 1074,4 г/м², а в 2020 г. – до 519,1 г/м². Исходя из полученных значений межгодовой динамики биомассы на данном участке, согласно которой популяция речной живородки несколько раз испытывала «бум» и «спад», говорить о ее стабилизации в Новосибирском водохранилище пока преждевременно.

У с. Спирино моллюски впервые были найдены в 2004 г., через 2 года после их нахождения у с. Ордынское (Яныгина, Визер, 2020). В 2009 г. биомасса живородки на этом участке достигала почти 3000 г/м² (рис. 10). В 2011 и 2013 показатель не превышал 500 г/м², однако в 2015 г. биомасса снова увеличилась (до 4384,8 г/м²) и в 2019 г. оставалась на этом же уровне. Среднегодовая биомасса *V. viviparus* на данном участке была одной из самых высоких по водохранилищу (3035,0 \pm 691,7 г/м²)

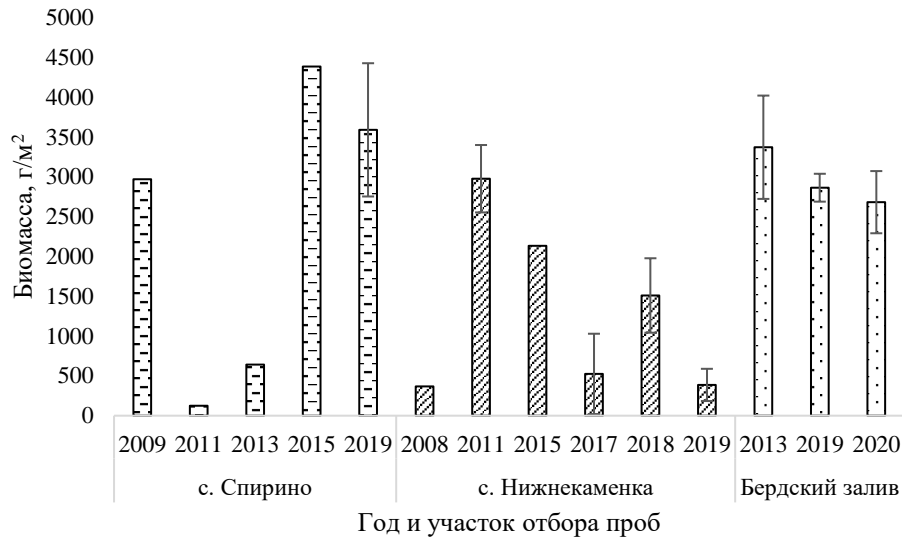


Рисунок 10. Межгодовая динамика биомассы *V. viviparus* (среднее значение \pm стандартная ошибка) на участках Новосибирского водохранилища у с. Спирино, с. Нижнекаменка и в Бердском заливе, г/м²

Село Нижнекаменка располагается на правом берегу Новосибирского водохранилища, напротив с. Ордынское (рис. 3). В литературе данные о первых находках *V. viviparus* на этом участке обнаружены не были, но, согласно Н. И. Андрееву (Андреев и др., 2008), в 2007 г., через 5 лет после задокументированного обнаружения вселенца у с. Ордынское, моллюски уже присутствовали на этом участке, а их биомасса достигала 5212,0 г/м². В 2008 г., исходя из полученных нами данных, биомасса составляла 367,5 г/м², к 2011 г. возросло до 2976,0 г/м² (рис. 10). С 2015 г. в этой точке вновь наблюдалась тенденция к снижению биомассы моллюсков, которая к 2019 г. составляла 386,4 г/м². Среднеголетняя биомасса статистически значимо ($p=0,4$) не отличалась от значения, полученного для участка у с. Ордынское ($931,1 \pm 226,3$ г/м²) и составляла $1329,4 \pm 354,3$ г/м².

В Бердском заливе (нижняя часть водохранилища) *V. viviparus* впервые был обнаружен в 2013 г. (Яныгина, 2016а). Преодолению значительного расстояния (88 км) от места первоначальной инвазии в средней части Новосибирского водохранилища способствовал туристический и рыболовный водный транспорт, который признан одним из важнейших векторов распространения инвазивных

видов в водных экосистемах (Fuller, 2015; Яныгина, Визер, 2020). Биомасса речной живородки оставалась стабильно высокой в течение всего периода исследований, а ее различия в разные годы были незначительными ($p > 0,05$). Максимальные значения ($4020,0 \text{ г/м}^2$) были зафиксированы в первый год обнаружения *V. viviparus* в Бердском заливе (рис. 10).

Среднемноголетняя биомасса *V. viviparus* достигала наибольших значений на участках у с. Спирино и в Бердском заливе ($3035,0 \pm 691,7$ и $2935,6 \pm 178,5 \text{ г/м}^2$), на створе с. Ордынское – с. Нижнекаменка не превышала $1329,4 \pm 354,3 \text{ г/м}^2$. Наибольшее значение показателя было зафиксировано в августе 2019 г. у с. Спирино – $4426,4 \text{ г/м}^2$.

Значительное снижение биомассы *V. viviparus*, наблюдаемое у с. Ордынское после достижения пиковых значений в 2018 г. (рис. 9; $p = 0,02$, критерий Уилкоксона), может быть следствием ряда факторов. В условиях достатка трофических ресурсов и отсутствия топических конкурентов моллюски быстро достигают «бума» численности и биомассы, образуя многочисленные поселения, в которых в дальнейшем возрастает роль внутривидовой конкуренции. Дополнительным фактором ухудшения условий обитания моллюсков является образование ракушечника – донных отложений, сформированных из раковин погибших моллюсков. Такой тип субстрата не является предпочтительным для речной живородки ввиду его значительной подвижности (Визер, 2016). Разрушение ракушечника занимает долгое время, в течение которого биомасса *V. viviparus* на участке может быть низкой, возрастая по мере его разрушения.

Межгодовые колебания биомассы *V. viviparus* также могут быть следствием массовой гибели особей во время осенне-зимней сработки уровня воды, что приводит к значительному уменьшению площади Новосибирского водохранилища. При этом грунты подо льдом остаются влажными, что позволяет моллюскам сохранять жизнеспособность в течение всего периода. Весной, после схода льда и постепенного высыхания грунтов литорали, живородки оказываются в неблагоприятных условиях и некоторые из них закапываются в глубокие слои донных отложений. Однако при высокой численности особей и длительном

периоде обсыхания удаленных от уреза воды участков, значительная часть таких особей погибает. Дополнительным неблагоприятным фактором выступают возвратные заморозки (Vizer, 2011). Для оценки выживаемости особей *V. viviparus* в грунтах временно осушенных участков нами были обследованы литоральные участки Бердского залива. Согласно полученным данным, средняя доля выживших моллюсков составляла $55,3 \pm 10,7\%$, погибших – $34,7 \pm 9,6\%$ (рис. 11). Общее количество живых и мертвых особей, обнаруженных в двух трансектах не различалось ($p=0,6$, U-критерий Манна – Уитни).

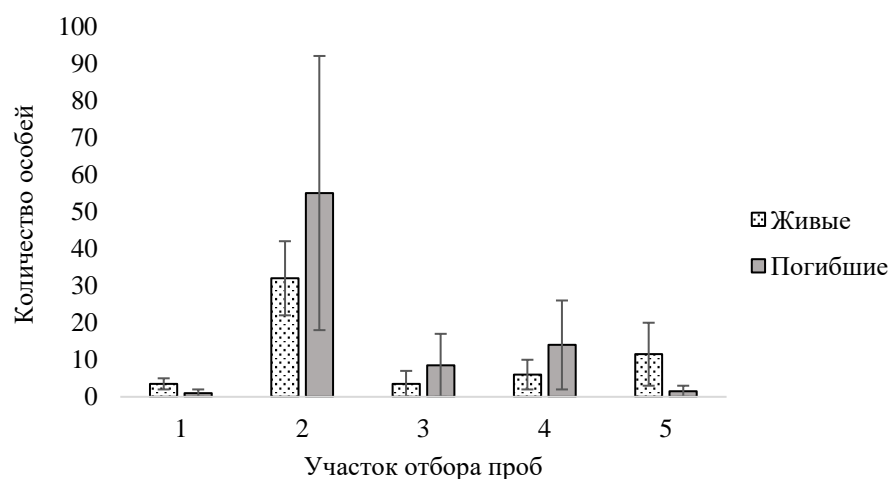


Рисунок 11. Количество погибших и живых особей *V. viviparus* (среднее значение \pm стандартная ошибка) на литорали Бердского залива Новосибирского водохранилища, осушенной в период сработки уровня воды (участки отбора проб в трансекте располагались по направлению к урезу воды)

Таким образом, согласно полученным нами данным, а также данным других исследований, в условиях временного осушения литорали и наступления возвратных заморозков в конце апреля – начале мая на прибрежных участках литоральной зоны гибнет до 92% особей, находящихся на поверхности (Vizer, 2011), и от 6,5 до 70,8% зарывшихся в грунт (рис. 11).

Следует отметить, что максимальные биомассы *V. viviparus* на исследованных участках Новосибирского водохранилища, достигают высоких

значений, что свидетельствует о благоприятных условиях для моллюсков. По нашим данным, максимальной биомассы *V. viviparus* достигал у с. Спирино, где она составляла 4384,8 г/м², эти данные значительно превышают известные для водоемов естественного ареала значения (рис. 12). По литературным данным (Яныгина, Визер, 2020), биомасса *V. viviparus* в Новосибирском водохранилище может достигать 16 000 г/м².

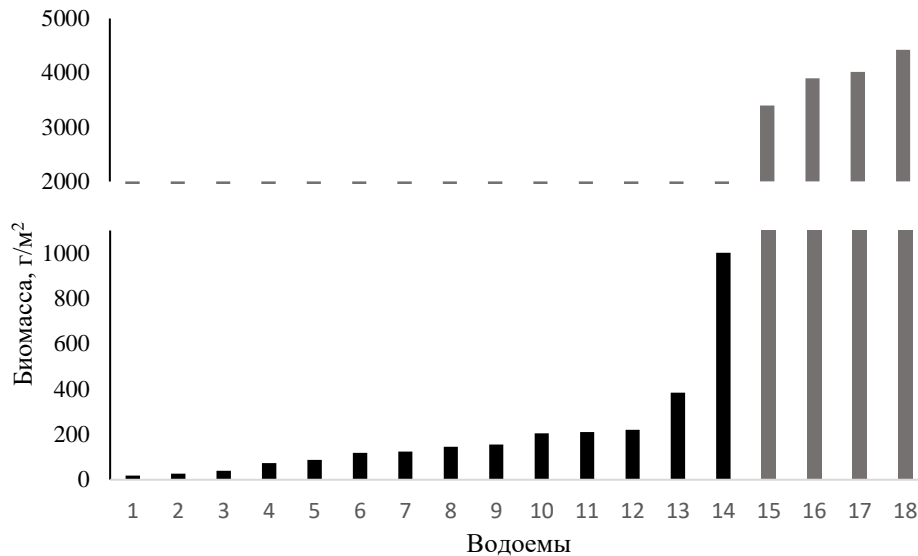


Рисунок 12. Максимальная биомасса *V. viviparus* в различных водоемах естественного (1 – оз. Лихеньское (Протасов, Силаева, 2012); 2 – р. Самара (Андрианов, 2012); 3 – р. Тетерев (Уваева, Шимкович, 2017); 4 – р. Крошенка (Уваева, Шимкович, 2017), 5 – р. Лесная (Уваева, Шимкович, 2017); 6 – рукав Бузан (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/м²

Таким образом, данные о встречаемости *V. viviparus* не отличались от уже имеющихся для Новосибирского водохранилища сведений (Яныгина, 2016а;

Яныгина, Визер, 2020) – наибольшая частота встречаемости была отмечена в средней части, в нижней части этот показатель снижался, в верхней моллюски отмечены не были. Численность речной живородки в водохранилище имела тенденцию к увеличению в летний период, по сравнению с осенним и весенним. В изучаемом водоеме живородки образуют скопления с высокой биомассой, существенно превышающей значения, характерные для водоемов естественного ареала.

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

Проведенные исследования показали, что речная живородка встречается в Новосибирском водохранилище очень неравномерно (табл. 5). Для выявления факторов распределения *V. viviparus* были проанализированы экологические особенности среды обитания беспозвоночных на различных участках водохранилища: в верхней части – выше г. Камень-на-Оби и около д. Дресвянка, в средней – напротив с. Спирино и с. Ордынское, в нижней – напротив с. Боровое и с. Ленинское, а также у плотины (приложение 1).

На первом этапе анализа была выполнена классификация экологических факторов с использованием метода главных компонент. В результате классификации 20 физико-химических факторов (температура, прозрачность, мутность, цветность, количество взвешенных частиц, глубина, pH; общая щелочность, Cl⁻; SO₄²⁻; жесткость; Ca; Mg; сухой остаток; O₂; БПК₅; ХПК; NH₄⁺; NO₃⁻; PO₄³⁻; нефтепродукты) были выделены четыре главные компоненты (ГК), в сумме охватывающие 77,9% общей дисперсии. ГК1 (34,2% общей дисперсии) включала преимущественно факторы, определяющие уровень минерализации воды (общая щелочность; SO₄; жесткость; Ca; Mg; сухой остаток). В ГК2 (22,8% общей дисперсии) вошли факторы, связанные с прозрачностью воды (прозрачность, мутность, количество взвешенных частиц, глубина) (табл. 6). ГК3 (12,9% общей дисперсии) включала факторы, определяющие содержание органических веществ

(БПК₅; ХПК; цветность), и фосфаты. В ГК4 (8,0% общей дисперсии) вошли нефтепродукты.

Таблица 6. Классификации факторов окружающей среды методом главных компонент

| Показатель | ГК1 | ГК2 | ГК3 | ГК4 |
|-------------------------------|--------------|--------------|--------------|-------------|
| Глубина | -0,12 | -0,80 | 0,31 | -0,10 |
| Прозрачность | -0,16 | -0,88 | -0,01 | -0,20 |
| Мутность | -0,21 | 0,87 | 0,30 | -0,01 |
| Взвешенные вещества | 0,08 | 0,79 | 0,44 | -0,22 |
| pH | 0,41 | -0,63 | 0,03 | -0,54 |
| Щелочность общая | -0,94 | 0,10 | -0,19 | -0,02 |
| Сухой остаток | -0,93 | 0,11 | -0,20 | -0,01 |
| Жесткость | -0,86 | 0,26 | -0,08 | 0,21 |
| Ca ²⁺ | -0,93 | -0,08 | -0,07 | -0,11 |
| Mg ²⁺ | -0,97 | 0,09 | 0,02 | 0,06 |
| SO ₄ ²⁻ | -0,60 | 0,12 | -0,38 | -0,49 |
| Cl ⁻ | -0,08 | 0,29 | 0,12 | -0,23 |
| Растворенный O ₂ | -0,77 | -0,34 | 0,08 | -0,25 |
| NH ₄ ⁺ | -0,87 | 0,17 | 0,20 | -0,15 |
| NO ₃ ⁻ | 0,23 | 0,65 | 0,29 | -0,32 |
| PO ₄ ³⁺ | 0,16 | 0,33 | 0,56 | 0,28 |
| БПК ₅ | -0,43 | -0,52 | 0,54 | 0,36 |
| ХПК | -0,07 | 0,28 | -0,81 | 0,32 |
| цветность | -0,44 | -0,10 | 0,72 | -0,15 |
| нефтепродукты | -0,34 | -0,36 | 0,24 | 0,58 |
| *log (N _{v.v} + 1) | -0,06 | -0,11 | 0,51 | -0,23 |
| *log (B _{v.v} + 1) | 0,01 | -0,12 | 0,53 | -0,21 |

. Примечание: ГК – главная компонента, * – вспомогательные переменные

На следующем этапе был проведен корреляционный анализ численности и биомассы *V. viviparus* на каждой станции с значениями выделенных главных факторов для каждого наблюдения. Статистически значимые ($p < 0,05$) коэффициенты корреляции Спирмена отмечены только с ГКЗ (включающая факторы, определяющие содержание органических веществ, и фосфаты) и были схожими как для численности, так и для биомассы живородки ($r = -0,47$).

Результаты дисперсионного анализа показали, что среди всех проанализированных факторов (тип субстрата, глубина, прозрачность, уровень развития фитопланктона (по хлорофиллу *a*), расположение участка) только тип субстрата и расположение участка статистически значимо объясняли изменчивость значений численности (множественная $R=0,27$, $F=5,04$, $p=0,03$ и $R=0,34$, $F=4,31$, $p=0,02$, соответственно) и биомассы *V. viviparus* ($R=0,36$, $F=4,82$, $p=0,03$ и $R=0,26$, $F=4,82$, $p=0,01$, соответственно) между станциями (наблюдениями). Как показал анализ общих линейных моделей (GLM), взаимодействие различных факторов не оказывало статистически значимого влияния на изменчивость значений численности и биомассы *V. viviparus* (табл. 7).

Таблица 7. Результаты GLM анализа изменчивости численности и биомассы *V. viviparus* на участках с различным сочетанием факторов среды

| Предиктор | Численность <i>V. viviparus</i> | | | Биомасса <i>V. viviparus</i> | | |
|--------------------------------|---------------------------------|--------------|--------------|------------------------------|--------------|--------------|
| | MS | F | <i>p</i> | MS | F | <i>p</i> |
| Зона | 6,039 | 4,305 | 0,018 | 27,652 | 4,826 | 0,011 |
| Содержание хлорофилла <i>a</i> | 0,878 | 0,566 | 0,455 | 5,357 | 0,836 | 0,364 |
| Характер грунта | 7,333 | 5,043 | 0,028 | 29,121 | 4,818 | 0,032 |
| Прозрачность | 1,009 | 0,651 | 0,423 | 6,584 | 1,030 | 0,314 |
| Глубина | 2,323 | 1,530 | 0,224 | 10,122 | 1,612 | 0,207 |
| Глубина*зона | 2,326 | 1,688 | 0,199 | 6,964 | 1,227 | 0,272 |
| Прозрачность*зона | 0,007 | 0,005 | 0,942 | 0,199 | 0,035 | 0,851 |
| Характер грунта *зона | 0,446 | 0,320 | 0,728 | 2,008 | 0,351 | 0,705 |

| Предиктор | Численность <i>V. viviparus</i> | | | Биомасса <i>V. viviparus</i> | | |
|--------------------------------------|---------------------------------|-------|----------|------------------------------|-------|----------|
| | MS | F | <i>p</i> | MS | F | <i>P</i> |
| Содержание хлорофилла <i>a</i> *зона | 1,468 | 1,034 | 0,362 | 6,926 | 1,199 | 0,308 |

Примечание: MS – средние квадраты (отклонений); F – значение критерия Фишера; *p* – уровень значимости (жирным шрифтом выделены статистически значимые различия)

Значения хлорофилла *a* на участках распространения *V. viviparus* варьировали в широких пределах (2,7–12,5 мг/м³), при этом средний участок водохранилища с более высокой биомассой живородки характеризовался самой низкой концентрацией хлорофилла *a*. Снижение концентрации хлорофилла *a* в средней части водохранилища обусловлено снижением скорости течения и, как следствие, перестройкой альгоценозов, при которой выпадают виды речного комплекса. По содержанию хлорофилла *a* Новосибирское водохранилище характеризуется как водоем эвтрофного типа, при этом уровень развития фитопланктона средней части водохранилища не превышает мезотрофного уровня (Котовщиков, Яныгина, 2018). Дисперсионный анализ показал отсутствие статистически значимых различий численности и биомассы живородки между участками с разным уровнем хлорофилла *a* (табл. 7).

На заросших участках водохранилища живородка впервые была отмечена в августе 2014 г. в зарослях сусака зонтичного Караканского залива. В 2018 г. массовое развитие *V. viviparus* наблюдалось в трех типах растительных сообществ: в разреженных сообществах сусака зонтичного ассоциации *Butometum umbellati* Philippi 1973 классификации Браун-Бланке, в ценозах кувшинки чисто-белой ассоциации *Nymphaeetum candidae* Miljan 1958 и в сообществах гидриллы мутовчатой ассоциации *Hydrilletum verticillatae* Tomaszewicz 1979 (Яныгина и др., 2019). Максимальная биомасса (746,4 г/м²) моллюсков отмечена в сообществах сусака зонтичного в Караканском заливе. Отдельные особи *V. viviparus* были отмечены на рдестах Шарапского и Караканского заливов. Заросли в целом слабо заселены живородкой, при этом на макрофитах встречаются преимущественно

особи младших возрастов (0+, 1+), что возможно связано со сложностью удержания на растении тяжелой раковины взрослых моллюсков.

Несмотря на расселение моллюсков на большей части водохранилища, расположение участка до сих пор является наиболее значимым фактором их пространственного распределения: численность и биомасса живородки на среднем участке (с которого и началось заселение водоема) статистически значимо выше, чем на верхнем (критерий Краскела – Уоллиса $H=6,09$, $p=0,013$ для численности и $H=6,08$, $p=0,014$ для биомассы) и нижнем ($H=6,45$, $p=0,011$ и $H=6,50$, $p=0,010$, соответственно) (Яныгина и др., 2019).

4.3. Размерный состав популяций *V. viviparus*

Раковины моллюсков имеют высокую прочность и даже после гибели особей способны долгое время сохраняться в донных и береговых отложениях, что дает возможность использовать их для оценки состояния популяции (McDowell, Sousa, 2019). Анализ размерной структуры береговых выбросов раковин позволяет судить о характеристиках популяции в долговременном разрезе – оценить минимальные и максимальные размеры, уточнить морфологические и фенотипические характеристики вида, выявить преобладающие размерные группы и сравнить данные по участкам обитания с отличающимися условиями, что особо ценно при изучении видов-вселенцев.

Для определения размерных характеристик и выявления преобладающих размерных классов *V. viviparus* на участках Новосибирского водохранилища нами был выполнен морфометрический анализ раковин моллюсков из береговых выбросов и донных сообществ водоема.

Высота раковин *V. viviparus* береговых выбросов Новосибирского водохранилища изменялась от 8,8 до 46,2 мм. Живородки, собранные в Новосибирском водохранилище, отличаются более крупными максимальными размерами, чем особи в естественном ареале (до 35 мм, имеются данные о нахождении единичных особей с размером 42,7 мм; Хлус, Алергуш, 2016).

Раковины самых молодых моллюсков 1 размерного класса (с высотой раковины (ВР) менее 10 мм) составляли до 4,7 % от общего числа раковин и были отмечены только на участках, расположенных в средней части водохранилища (с. Чингисы и с. Ордынское; рис. 13). Раковины 2 размерного класса (ВР от 10,1 до 15,0 мм) шире были представлены в средней части водохранилища и в заливах, где на их долю приходилось от 18,1% (Бердский залив) до 40,0 % (Караканский залив) от общего числа раковин, тогда как в нижней части она не превышала 3,2%.

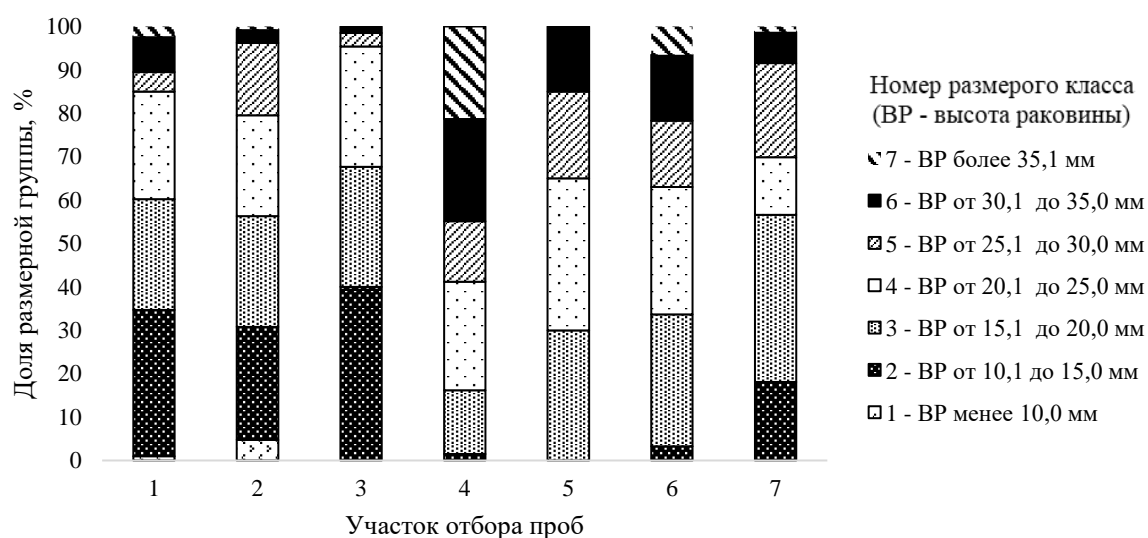


Рисунок 13. Размерная структура *V. viviparus* береговых выбросов Новосибирского водохранилища (1 – с. Чингисы, 2 – с. Ордынское, 3 – Караканский залив, 4 – с. Боровое, 5 – с. Быстровка, 6 – с. Ленинское, 7 – Бердский залив), %

Раковины более крупных размеров (6–7 размерный класс, ВР от 30,1 мм и крупнее) встречались преимущественно в нижней части водохранилища (у с. Боровое, с. Быстровка и с. Ленинское), при этом на песчаном пляже у с. Боровое доля крупных раковин превышала 45% (рис. 13). В целом в береговых выбросах средней части водохранилища и в заливах преобладали мелкие раковины (2–3 размерного класса), в то время как в нижней части водохранилища основную часть береговых выбросов составляли более крупные раковины (4–7 размерный класс).

Дополнительно был оценен размерный состав популяций живых моллюсков из донных сообществ Новосибирского водохранилища в Бердском заливе и у с. Ордынское в 2019–2020 гг. Размеры раковин *V. viviparus* в изученных популяциях

варьировали от 9,6 до 38,7 мм. В популяции речной живородки Бердского залива преобладали крупные моллюски 6 и 7 размерных классов, однако в 2020 г., по сравнению с предыдущим годом, их доля снизилась (рис. 14). Также в 2020 г. были обнаружены более мелкие особи, в т.ч. и молодь первого года жизни (1 и 2 размерные классы).

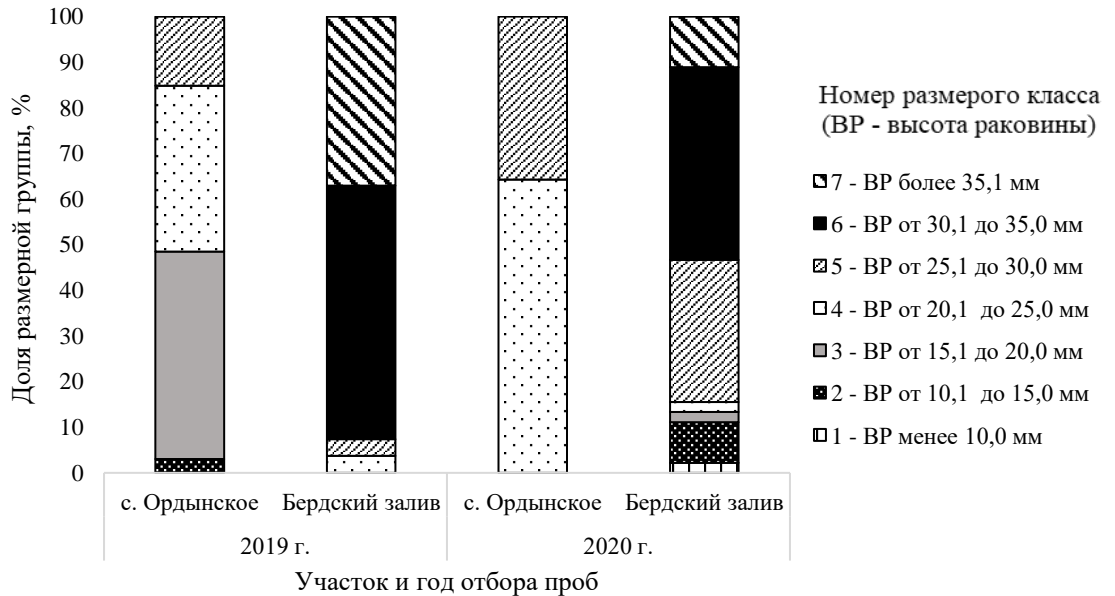


Рисунок 14. Размерная структура *V. viviparus* в донных сообществах у с. Ордынское и в Бердском заливе Новосибирского водохранилища, %

У с. Ордынское в 2019 г. значительную долю составляли 3 и 4 размерные классы (BP от 15,1 до 25,0 мм; около 82%), отмечены единичные находки молодых моллюсков 2 класса. В 2020 г. 3 и 4 размерные классы в результате роста особей перешли в 4 и 5, составив 64,3% и 35,7%, соответственно (рис. 14).

Различия размерных классов на данных участках вероятно является следствием неодинаковых условий обитания на данных участках – Бердский залив характеризуется повышенной трофностью по сравнению с другими участками водоема (средне многолетние значения концентрации хлорофилла *a* достигают уровня гиперэвтрофных вод), тогда как участок у с. Ордынское относится к мезотрофным (Котовщиков, Яныгина, 2018). В условиях избытка трофических ресурсов рост *V. viviparus* этим фактором не лимитируется, а средние размеры в возрастной группе, также как и продолжительность жизни, возрастают.

Сравнительный анализ раковин моллюсков одинаковых возрастных групп между изучаемыми точками показал, что в Бердском заливе у особей третьего года жизни средняя высота раковины составляла $29,7 \pm 0,2$ мм, тогда как у с. Ордынское – $24,8 \pm 0,2$ мм ($p < 0,001$; U-критерий Манна – Уитни). Еще одним фактором, влияющим на размерный состав популяции моллюсков у с. Ордынское, может быть их гибель в результате процессов «бума» – «спада», обсуждавшихся в разделе 4.1 и наблюдавшихся на данном участке после 2018 г. (рис. 9). В неблагоприятных условиях в первую очередь гибнут самые молодые и самые старые особи, представляющие наиболее уязвимые группы в популяциях (Uvayeva, Utevsky, 2021).

В береговых выбросах и донных сообществах Новосибирского водохранилища моллюски первого года жизни были представлены двумя размерными классами – с высотой раковины менее 10,0 мм и от 10,1 до 15,0 мм, при этом доля 1-го размерного класса не превышала 8,9%. Сбор раковин береговых выбросов осуществлялся весной при сравнительно низкой температуре воды, что обусловило низкие темпы размножения живородки в этот период. Кроме того, раковины моллюсков первого года жизни очень хрупкие, они легко перетираются даже на песчаных грунтах, поэтому в береговых выбросах обнаруживаются раковины только недавно погибших особей. Пробы из донных сообществ отбирались в июле–августе, когда основная часть молодых моллюсков, рожденных весной и в начале лета, уже успели подрасти и перейти во 2-ой размерный класс.

К размножению *V. viviparus* приступают в конце второго – начале третьего года жизни, когда высота раковины составляет 17,5 мм (Мирошниченко, 1958; Березкина, Аракелова, 2010; Uvayeva, Utevsky, 2021), таким образом, половозрелые моллюски в нашем исследовании представлены 3–7 размерными классами. Согласно полученным нами данным, до 40 % особей на изученных участках погибает, не достигнув половой зрелости (1–2 размерные классы). Высокая доля молодых раковин в береговых выбросах может быть связана со значительным снижением уровня воды водохранилища при осенне-зимней сработке. Весной после таяния снега и до наполнения водохранилища до НПУ эти участки литорали

высыхают, а значительная часть находящихся на них моллюсков гибнет (ранее обсуждалось в разделе 4.1). Также, исходя из полученных нами данных о размерной структуре береговых выбросов раковин *V. viviparus*, следует отметить, что только небольшая часть моллюсков доживает до своего предельного возраста. В средней части водохранилища и заливах доля погибших моллюсков с высотой раковины 30 мм и более не превышает 12%. И только в береговых выбросах нижней части водохранилища у п. Боровое доля таких моллюсков достигает 47,8%.

Таким образом, 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. возрастала доля 5 класса. Более мелкие моллюски 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. Живородки в Новосибирском водохранилище характеризуются более крупными максимальными размерами, чем в естественном ареале.

Размерный состав раковин *V. viviparus* береговых выбросов различных участков Новосибирского водохранилища свидетельствует о гибели значительной части популяции речной живородки до наступления предельного возраста. На некоторых участках средней части водохранилища и заливов до 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 массовое развитие моллюсков в водоеме.

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

Высокая плодовитость – одна из биологических черт, способствующая успешному процессу инвазии. Большое количество эмбрионов способствует быстрому увеличению численности и биомассы чужеродного вида на новых территориях и усилению влияния вселенца на экосистему (Sakai et al. 2001). При оценке рисков инвазии пресноводных моллюсков высокая плодовитость считается одним из важных предикторов инвазивности вида (Keller et al., 2007). Среди наиболее известных вселенцев представители р. *Dreissena* продуцируют до 960 000 яиц в год, *Corbicula fluminea* – 68 678, *Potamopyrgus antipodarum* – 230, *Bithynia tentaculata* (Linnaeus, 1758) – 174 (Keller et al., 2007). Родственные речной живородке виды *Bellamya chinensis* и *B. japonica*, в настоящее время активно расширяющие свой инвазионный ареал в Северной Америке и Европе, также характеризуются значительной плодовитостью – максимальное количество эмбрионов, обнаруженных в одной самке, достигало 133 и 220, соответственно (Stephen et al., 2014; van Bocxlaer et al., 2019).

Для выяснения причин быстрого роста популяции *V. viviparus* в Новосибирском водохранилище были исследованы особенности полового состава популяции и плодовитости самок. Исследование проводилось на основе проб, отобранных у с. Ордынское и в Бердском заливе Новосибирского водохранилища.

Половая структура популяции речной живородки у с. Ордынское в весенне-летний период 2019 г. характеризовалась преобладанием самок (до 100%), в сентябре соотношение полов приближалось к равному (рис. 15). В Бердском заливе максимальное количество самок (100%) в пробе было отмечено в июле, в августе и сентябре их доля снижалась (до 68 и 61%, соответственно), тогда как в мае она достигала 84%.

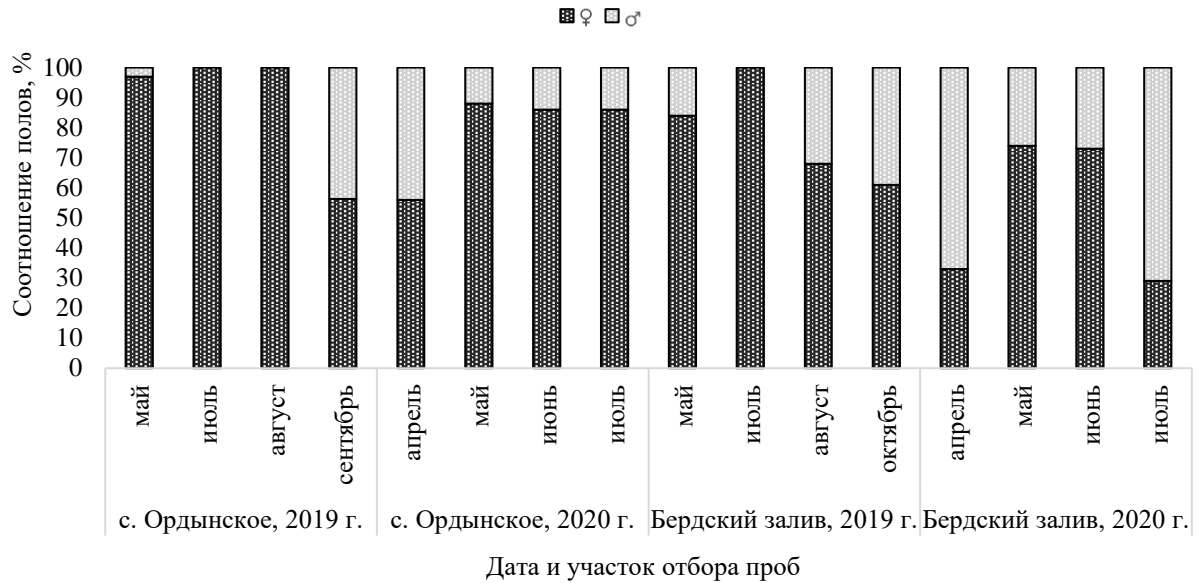


Рисунок 15. Половая структура популяций *V. viviparus* у с. Ордынское и в Бердском заливе Новосибирского водохранилища (2019–2020 гг.), %

В 2020 г. в Бердском заливе в популяции речной живородки в апреле и июле преобладали самцы (67 и 71%), а в мае и июне – самки (74 и 73%). Среди проб, отобранных у с. Ордынское, выделялась апрельская, где соотношение самцов и самок было близко к 1:1 (44 и 56%, соответственно), тогда как в остальные периоды преобладали самки, их доля варьировала от 86 до 88%.

В водоемах естественного ареала соотношение полов в популяциях *V. viviparus* существенно варьирует, доли самцов и самок могут быть равны, но чаще отмечается преобладание самок. Исследования, проведенные в водоемах Польши, показали, что весной и летом, когда процесс размножения достигал своего пика, в половой структуре популяции речной живородки доминировали самки (до 80%), но к осени доля самцов увеличивалась до 50–60% (Jakubik, 2006; Jakubik, 2011). Равными пропорциями самцов и самок характеризовались популяции *V. viviparus* в р. Волге, р. Оке, р. Каме и др., а также в р. Рейн, описанные в работе В. И. Жадина (1928). Такое же соотношение было отмечено и в р. Южный Буг (Украина) в течение всего года, тогда как р. Буча отличалась увеличением доли самцов, особенно в осенний период, когда соотношение полов достигало 1:2 (Рябцева, 2013). Изучение популяций речной живородки в р. Южный Случь (Украина)

показало, что в первичной половой структуре (среди моллюсков в возрасте до года) соотношение полов зачастую составляло 1:1, тогда как для вторичной (взрослые особи) было характерно возрастание количества самок. Общая половая структура живородки в р. Южный Случь имела соотношение 0,4–0,8:1 с преобладанием самок, а увеличение доли самцов отмечалось преимущественно осенью (Уваева и др., 2016).

Полученные данные о половой структуре популяций *V. viviparus* в Новосибирском водохранилище сопоставимы с информацией, полученной из исследований в водоемах естественного ареала моллюска. Все участки в изучаемый период характеризовались преобладанием самок (до 100%), за исключением апрельской и июльской проб из Бердского залива (2020 г., рис. 23), где было отмечено значительное возрастание доли самцов. Значительная доля самок в изученных нами популяциях могла быть следствием более высокой смертности среди самцов, отмеченной также в водоемах нативного ареала (0,62–0,87 на 100 особей; у самок – 0,48–0,67; Уваева и др., 2016). Негативно влиять на продолжительность жизни самцов могли паразитарные инвазии, а также повышенное репродуктивное усилие, ослабляющее моллюсков (Jakubik, 2006; Uvayeva, Utevsky, 2021).

V. viviparus относится к яйцеживородящим моллюскам с половым типом размножения. Такой тип воспроизводства способствует увеличению шансов выживаемости молоди – процесс эмбрионального развития происходит внутри яйцевых капсул, располагающихся в матке самки, а отрождающиеся молодые моллюски уже имеют развитую раковину (Анистратенко, Анистратенко, 2001; Jakubik, 2012). 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; 2011; 2012; Рябцева, 2013). Показатель зависит от условий среды обитания, в частности, от доступности пищевых ресурсов, снижение которых оказывает негативное влияние на плодовитость моллюсков (Jakubik, 2012).

В Новосибирском водохранилище в мае 2019 г. средняя плодовитость популяции *V. viviparus*, обитающей у с. Ордынское, составляла $10,5 \pm 2,7$ эмбрионов на самку, в июле изменение было незначительным (рис. 16; $p=0,09$, U-критерий Манна – Уитни). В августе–сентябре показатель возрастал, к осени среднее значение достигало $20,1 \pm 4,0$. Популяция из Бердского залива характеризовалась более высокими значениями среднего числа эмбрионов, максимума показатель достигал в мае – $68,3 \pm 5,6$, это наибольшее значение среди всех изученных нами проб. В июле показатель снижался до $41,3 \pm 2,9$ ($p=0,002$). Несмотря на то, что изменения среднего числа эмбрионов в августе и сентябре были незначительными, отмечалась тенденция к их увеличению, и в сентябре плодовитость соответствовала значениям, полученным в мае ($p=0,064$).

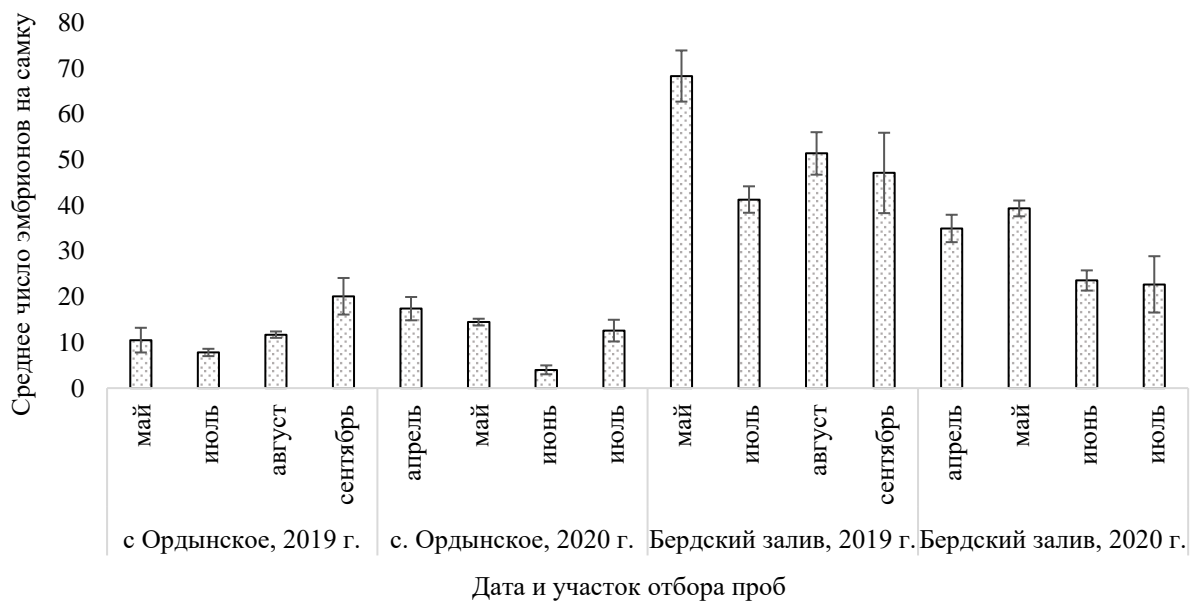


Рисунок 16. Межгодовая и сезонная динамика среднего количества эмбрионов *V. viviparus* у с. Ордынское и в Бердском заливе Новосибирского водохранилища (2019–2020 гг.)

В 2020 г. самое высокое среднее количество эмбрионов в популяции моллюсков, обитающих у с. Ордынское, было обнаружено в апреле – $17,4 \pm 2,5$. В мае показатель незначительно снижался, достигнув минимума в июне ($p > 0,01$), однако уже в июле количество эмбрионов увеличилось до $12,6 \pm 2,4$. В Бердском

заливе среднее количество эмбрионов в весенний период было схожим и достигало $34,9 \pm 3$ в апреле и $39,3 \pm 1,7$ в мае ($p=0,307$; рис. 16). Летом показатель снизился до $23,5 \pm 2,2$ в июне и $22,7 \pm 6,17$ в июле.

Анализ возрастного состава эмбрионов показал, что в летние месяцы у с. Ордынское в 2019 г. преобладали эмбрионы 3-ей группы (84,8% в июле и 48,7% в августе, соответственно; рис. 17). В течение летнего периода постепенно возрастала доля старших эмбрионов (1-ая группа), достигая максимума в сентябре (43,3%). В Бердском заливе в мае 2019 г. эмбрионы в значительной степени были представлены 1-ой и 2-ой группами (40,9% и 41,2%). Летом отмечалось преобладание 2-ой группы и значительное снижение эмбрионов 1-ой группы (до 7,8% в августе), однако уже в начале октября все размерные группы эмбрионов были представлены почти равными долями.

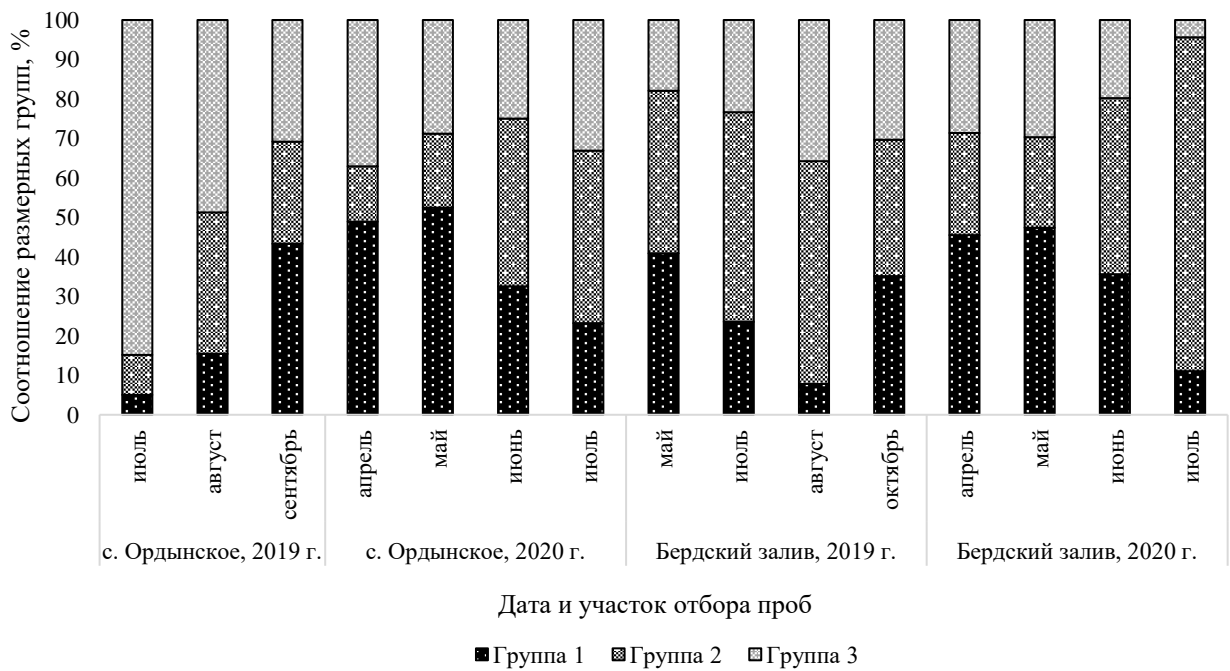


Рисунок 17. Межгодовая и сезонная динамика возрастного состава эмбрионов *V. viviparus* у с. Ордынское и в Бердском заливе Новосибирского водохранилища (2019–2020 гг.), %. Группа 1 – эмбрионы с сформировавшейся раковиной, группа 2 – эмбрионы с формирующейся раковиной, но еще находящиеся в яйцевой капсуле, группа 3 – яйцевые капсулы

В весенний период 2020 г. в точке у с. Ордынское основная часть эмбрионов была представлена 1-ой размерной группой (в апреле – 48,9%, в мае – 52,5%), в летний период возрастало количество эмбрионов 2-ой группы (42,5% в июне и 43,7% в июле). Вместе с этим, в июне значительную долю эмбрионов составляла 1-ая группа (35,6%), а в июле – 3-я группа (33,1%). В Бердском заливе в апреле и мае основная доля эмбрионов также приходилась на 1-ую группу (45,5% и 47,3%, соответственно), 2-ая и 3-я группы были представлены почти в равных пропорциях. В летний период возрастало количество эмбрионов 2-ой группы – 44,6% в июне и 88,4% в августе.

Для оценки особенностей плодовитости *V. viviparus* в инвазивном ареале был проведен сравнительный анализ количества и возрастного состава эмбрионов и их сезонных изменений в водоемах естественного ареала и в Новосибирском водохранилище. В работах Б. Якубик (Jakubik, 2006, 2007; 2011, 2012) было отмечено, что динамика количества эмбрионов *V. viviparus* в водоемах Польши имела сезонную изменчивость – в летний период отмечалась максимальная плодовитость, тогда как осенью показатель снижался и к весне вновь возрастал, но не достигая летних значений. Возрастной состав эмбрионов также был подвержен сезонным изменениям. В весенний период у самок моллюска из Зегжинского водохранилища отмечалось преобладание эмбрионов 1-ой и 3-ей групп. Летом доля эмбрионов 3-ой группы увеличивалась, а к осени у самых молодых самок преобладали эмбрионы 2-ой группы, тогда как у взрослых наибольшим количеством вновь характеризовались 1-ая и 3-я группы (Jakubik, 2007).

В Новосибирском водохранилище среднее количество эмбрионов во всех изученных точках имело наивысшее значение в весенний период (за исключением пробы, отобранной у с. Ордынское в 2019 г.), снижаясь до минимума в июне – июле и затем вновь увеличиваясь к осени (рис. 16). Выход эмбрионов начинается при достижении благоприятной для их выживания и дальнейшего развития температуры воды – +9–+13°C (Анистратенко, Анистратенко, 2001; Jakubik, 2012), которая устанавливается в Новосибирском водохранилище в конце апреля – начале мая (Многолетняя динамика..., 2014). Это отражается в снижении доли эмбрионов

1-ой возрастной группы (с оформленной раковиной) в течение весенне-летнего периода и снижении среднего количества эмбрионов (рис. 17). В течение летнего сезона, когда условия окружающей среды были наиболее благоприятны, окончательно сформировавшиеся молодые моллюски отрождались, а в яйцевых капсулах развивались зародыши и доминирующей по численности становилась 2-ая группа. За вегетационный сезон эмбрионы этой группы активно растут и развиваются, используя питательные компоненты яйцевой капсулы. Для родственного речной живородке вида *Viviparus georgianus*, обитающего в водоемах Юга США, показано, что в период с апреля по сентябрь молодые эмбрионы переходят из 3-ей группы в 1-ую (Jokinen et al., 1982; цит. по: Jakubik, 2012). При наступлении неблагоприятного температурного режима выход молоди прекращается, а не успевшие выйти эмбрионы зимуют в яйцеводе самок. Максимальные значения доли эмбрионов 1-го размерного класса в апреле и мае как на участке у с. Ордынское, так и в Бердском заливе, свидетельствуют о том, что эмбриональное развитие зимой не прекращается, что было отмечено ранее и в более мягких зимних условиях естественного ареала (Рябцева, 2013). На всех изученных участках Новосибирского водохранилища доля самых старших эмбрионов к концу вегетационного периода (сентябрь) также возрастала.

В течение исследуемого периода популяция *V. viviparus*, обитающая у с. Ордынское, характеризовалась меньшим средним значением количества эмбрионов на самку по сравнению с популяцией Бердского залива ($p=0,03$; рис. 16). Межгодовые различия показателя в изучаемых точках были обнаружены только для Бердского залива, где число эмбрионов в 2020 г. значительно снизилось по сравнению с 2019 г. – с $52,1 \pm 5,8$ до $30,1 \pm 4,1$ ($p=0,03$; U-критерий Манна – Уитни). На участке у с. Ордынское в разные годы плодовитость достоверно не различалась, хотя и имела тенденцию к снижению.

Для определения факторов изменчивости плодовитости *V. viviparus* на исследованных участках Новосибирского водохранилища использовали общие линейные модели (GLM анализ). В качестве предикторов были выбраны следующие показатели: высота раковины, участок, месяц и год отбора проб, а

также их сочетания. Наибольшую долю вариаций количества эмбрионов в выборке объясняла высота раковины моллюсков, а также сочетание высоты раковины и участка отбора проб, тогда как роль месяца и года отбора проб была минимальной (табл. 8).

Таблица 8. Результаты GLM анализа факторов изменчивости плодовитости *V. viviparus* в Новосибирском водохранилище (с. Ордынское, Бердский залив)

| Предиктор | R ² скорректированный | <i>p</i> |
|---|----------------------------------|----------|
| 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 |

Схожие результаты были отмечены для водоемов Польши, где было показано, что плодовитость в большей степени зависела от сезона отбора проб и высоты раковины, а также от типа водоема (водохранилище, старица или река) (Jakubik, 2012).

Для многих животных характерна положительная взаимосвязь между размером тела и количеством эмбрионов, а также увеличение с возрастом репродуктивного усилия (Jakubik, 2007). Чтобы исключить влияние всех факторов кроме размеров раковины самки, была рассмотрена зависимость количества эмбрионов от высоты раковины на примере особей *V. viviparus*, отобранных на изучаемых участках в мае 2020 г. С увеличением высоты раковины количество эмбрионов в выводковых путях самок увеличивалось (рис. 18). Исходя из графика,

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, в которых 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).

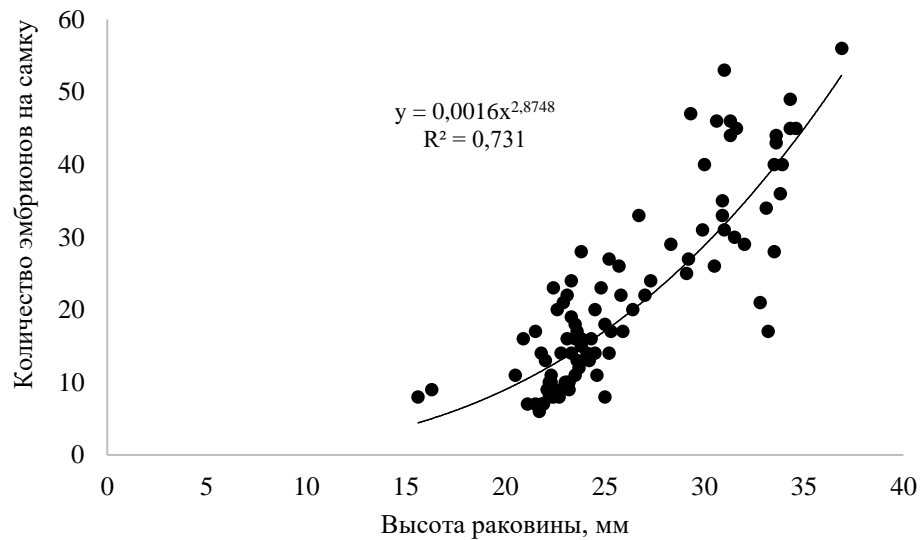


Рисунок 18. Зависимость количества эмбрионов от высоты раковины *V. viviparus* в Новосибирском водохранилище ($R^2=0,73$, $p<0,01$) (с. Ордынское и Бердский залив, май 2020 г.)

Плодовитость *V. viviparus* из популяции Бердского залива (в среднем $46,0 \pm 1,8$ эмбрионов) превышала показатели, характерные для популяции, обитающей у с. Ордынское ($14,3 \pm 0,7$), что вероятно было связано с различиями размерных групп самок этих участков. В заливе моллюски были представлены более взрослыми особями с большими размерами тела, что ранее обсуждалось в разделе 4.3. Высота раковины самок *V. viviparus* Бердского залива в среднем составляла $29,6 \pm 0,5$ мм и превышала значение, полученное для 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. 19).

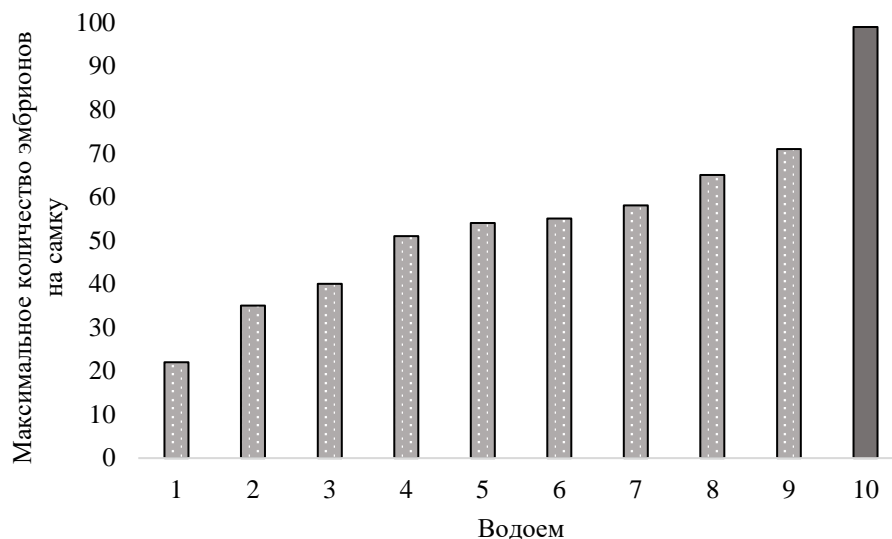


Рисунок 19. Максимальное количество эмбрионов, обнаруженное в самке *V. viviparus*, в водоемах естественного (1 – р. Западная Двина (Лешко, 2005); 2 – Зегжинское водохранилище (Jakubik, 2006); 3 – р. Южный Буг (Рябцева, 2013); 4 – р. Тетерев (Уваева и др., 2019); 5 – р. Днепр (Уваева и др., 2019), 6 – 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)

Таким образом 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

Успех инвазии определяется рядом факторов, среди которых важную роль играют трофические взаимоотношения. В связи с этим одним из ключевых направлений исследования экологии чужеродных видов является изучение их роли в трофической сети экосистемы-реципиента (Altieri et al., 2022; Balzani, Naubrock, 2022). Классическими методами изучения диеты животных являются натурные наблюдения, сбор фактического материала (погадок, остатков добычи, экскрементов) и отлов животных с целью проведения анализа содержимого пищеварительного тракта. Эти методы характеризуются доступностью, относительной простотой и широко применяются в экологических исследованиях уже долгое время (Новиков, 1949; Nielsen et al., 2017). Среди недостатков часто отмечается затруднение идентификации объектов, полностью или частично подвергшихся воздействию пищеварительных ферментов, неизбежное заглатывание животными различных предметов, которые проходят через пищеварительный тракт животного и не ассимилируются в его организме и локальное отображение реального рациона, не учитывающее возможных сезонных и суточных изменений (Новиков, 2001).

Разработка метода анализа стабильных изотопов способствовала получению более достоверных данных о диете живых организмов и количественном вкладе того или иного ресурса, что позволяет моделировать трофические взаимоотношения. Изотопный состав тканей организма может широко варьировать в зависимости от скорости метаболизма животного, что позволяет оценить как его краткосрочную диету, так и сезонные, годовые и даже онтогенетические изменения рациона (West et al., 2006; Bodey et al., 2011).

4.5.1. Стабильные изотопы углерода и азота в органическом матриксе раковин

Исследования раковин чужеродных моллюсков, послойный анализ которых отражает особенности питания (включая сезонные изменения) на протяжении всей жизни, представляют особый интерес (Chauvaud et al. 2011). Однако низкая концентрация тяжелых изотопов в раковинах создает методические трудности их использования для оценки особенностей питания моллюсков. Кроме того, известно, что органические вещества составляют только около 3% веса раковины (Ishikawa et al. 2017), что создает дополнительные сложности в подготовке и выполнении анализа.

Изотопный состав исследованных раковин *V. viviparus* в Новосибирском водохранилище изменялся в широких пределах: $\delta^{13}\text{C}$ варьировали от -28,35‰ до -31,58‰ (коэффициент вариации 3,8%), $\delta^{15}\text{N}$ – от 5,58‰ до 7,73‰ (коэффициент вариации 9,6%), что в целом характерно для многих видов брюхоногих моллюсков. Так, у представителей сем. *Valvatidae* оз. Байкал внутривидовые различия $\delta^{13}\text{C}$ достигали 3,4 ‰ (Sitnikova et al., 2011); у *Lymnaea stagnalis* (Linnaeus, 1758) – 12,1‰, в то время как у *Gammarus lacustris* (Sars, 1863) из этого же водоема – 0,2‰, у *Chironomus plumosus* (Linnaeus, 1758) – 1,1‰ (Doi et al., 2012). В озере Ледница (Западная Польша) амплитуда $\delta^{13}\text{C}$ для 8 представителей брюхоногих составила 3,4 ‰ (Apolinarska, Pelechaty, 2017). Различия $\delta^{15}\text{N}$ у *L. stagnalis* в оз. Байкал достигали 7,4‰ (Doi et al., 2012).

Дискриминантный анализ показал статистически значимые различия изотопного состава раковин у живородок разного возраста (Лямбда Уилкса $\lambda=0,45$; $F=2,45$; $p=0,048$). При этом на диаграмме рассеяния канонических значений выделяются 2 группы, соответствующие моллюскам третьего (2+) и четвертого (3+) года жизни (рис. 20). Раковины молодых моллюсков (0+) отдельной группы не образовали.

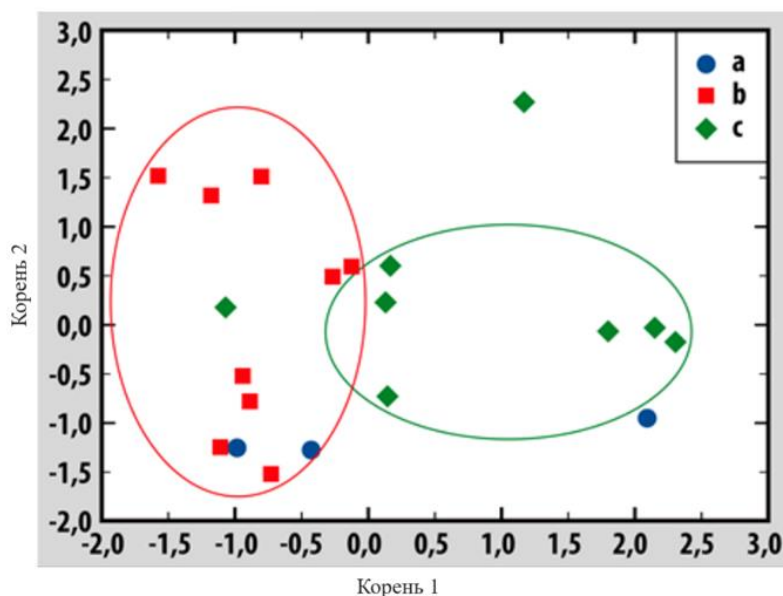


Рисунок 20. Дискриминантный анализ различий изотопного состава раковин *V. viviparus* разного возраста (a – возраст 0+, b – возраст 2+ и c – возраст 3+)

Литературные сведения о возможных онтогенетических изменениях изотопного состава раковин противоречивы. Ряд исследований, выполненных на двустворчатых моллюсках, показал, что изменения $\delta^{13}\text{C}$ в раковинах не проявляли статистически значимых различий у особей разного возраста (Aharon, 1991; Elliot et al., 2009; Yamanashi et al., 2016). В то же время у многих как морских, так и пресноводных моллюсков было обнаружено отчетливое снижение $\delta^{13}\text{C}$ в течение жизни (McConnaughey, Gillikin, 2008; Lartaud et al., 2011; Chauvaud et al., 2011). Снижение доли тяжелых изотопов углерода с возрастом может быть связано с увеличением количества доступного метаболического углерода по мере роста раковины. Быстрорастущие особи младшего возраста активнее включают в свое тело новые питательные вещества, чем медленнее растущие взрослые моллюски, в связи с этим изотопные различия между особями разных возрастов могут быть связаны с различиями скорости оборота питательных веществ (Casey et al., 2016). Кроме того, на различных этапах жизни и в зависимости от наличия доступных трофических ресурсов моллюски могут переключаться на разные источники пищи, что также отражается на изотопных подписях. Так, для некоторых моллюсков показано, что по мере увеличения размера тела они изменяют свои пищевые

предпочтения в пользу более крупной добычи (Clements, Rawlings, 2014). Кратковременное онтогенетическое снижение $\delta^{13}\text{C}$ может быть также приурочено к периодам высокой репродуктивной активности моллюсков (Lartaud et al., 2010). Изменение характера питания моллюсков и, соответственно их изотопной подписи, может быть вызвано паразитарными инвазиями, интенсивность которых с возрастом увеличивается (Michel, 2007; Pavluchenko, Yermoshyna, 2017).

Различия изотопного состава органического матрикса *V. viviparus* Новосибирского водохранилища проявились не только при сравнении раковин моллюсков разного возраста, но и при сравнительном анализе участков раковин разных лет прироста. Дискриминантный анализ показал, что участки раковин разновозрастных моллюсков, относящиеся к приросту 2018 г. (дистальная часть последнего оборота) статистически значимо отличались от прироста 2016 г. (Лямбда Уилкса $\lambda=0,37$; $F=3,17$; $p=0,016$) (рис.21).

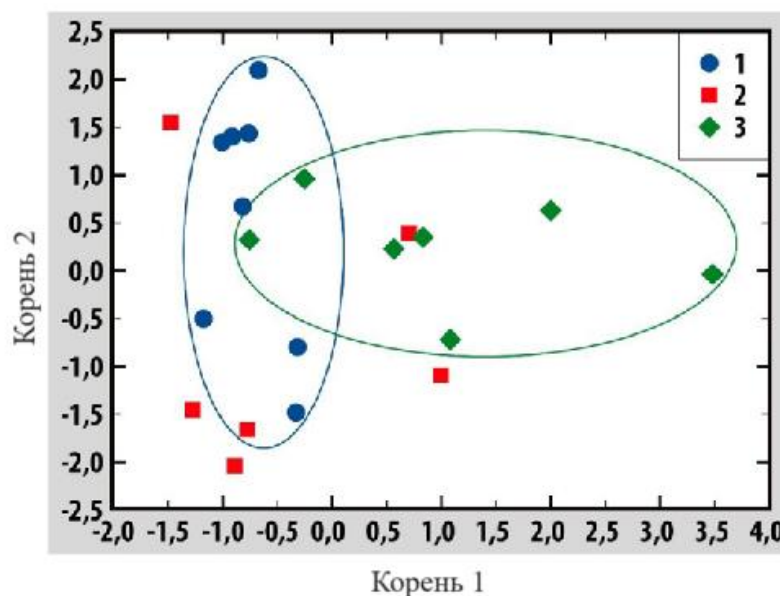


Рисунок 21. Дискриминантный анализ различий изотопного состава фрагментов раковин, соответствующих годичному приросту разных лет (1 – прирост 2018 г., 2 – прирост 2017 г. и 3 – прирост 2016 г.)

Подобная изменчивость изотопного состава раковин у таких долгоживущих организмов, как моллюски, может быть связана с сезонными и межгодовыми изменениями продуктивности фитопланктона и состава доступного детрита,

служащих основным источником пищи для моллюсков. Новосибирское водохранилище характеризуется сравнительно высокой проточностью (коэффициент внешнего водообмена в многоводные годы достигает 9,58 (Многолетняя динамика ..., 2014)), что может приводить к изменениям количества фитопланктона и состава детрита, аккумулированного в донных отложениях. Все это создает динамичные трофические условия обитания моллюсков и может служить одной из причин существенных различий изотопного состава раковин у разновозрастных живородок Новосибирского водохранилища.

Содержание различных изотопов углерода и азота в раковинах речной живородки Новосибирского водохранилища широко варьирует: амплитуда $\delta^{13}\text{C}$ достигает 3,23‰, $\delta^{15}\text{N}$ – 2,15‰. В различиях изотопного состава раковин *V. viviparus* прослеживается онтогенетический сигнал, что, возможно, связано с изменением метаболической и репродуктивной активности по мере роста моллюсков. Отмеченные различия изотопной подписи фрагментов раковин, относящихся к приросту разных лет, могут свидетельствовать о существенных межгодовых различиях трофических условий в водохранилище. В целом, изотопный состав раковин является хорошим индикатором изменчивости трофических условий в водоеме и может быть использован в исследованиях реализованной трофической ниши моллюсков, а также при реконструкции долговременных изменений экологических условий водоемов (Яныгина, Волгина, 2019).

4.5.2. Стабильные изотопы углерода и азота в мышечной ткани

Более подробно особенности питания *V. viviparus* в Новосибирском водохранилище были изучены на основании данных по содержанию стабильных изотопов углерода ($^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$) и азота ($^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$) в мышечной ткани моллюсков Бердского залива.

Полученные значения стабильных изотопов в мышечной ткани речной живородки Бердского залива водохранилища изменялись в пределах от -29,4 до -

33,3‰ (среднее значение – $-31,5 \pm 0,2$ ‰) для $\delta^{13}\text{C}$ и от 4,2 до 7,2‰ ($5,8 \pm 0,2$ ‰) для $\delta^{15}\text{N}$ соответственно (рис. 22). Более низкими значениями $\delta^{15}\text{N}$ характеризовалась группа моллюсков, отобранных в августе 2020 г. – $4,9 \pm 0,2$ ‰ (N=9), тогда как у особей 2019 г. показатель был выше – $6,3 \pm 0,1$ ‰ (N=16) ($p=0,00005$, U-критерий Манна – Уитни).

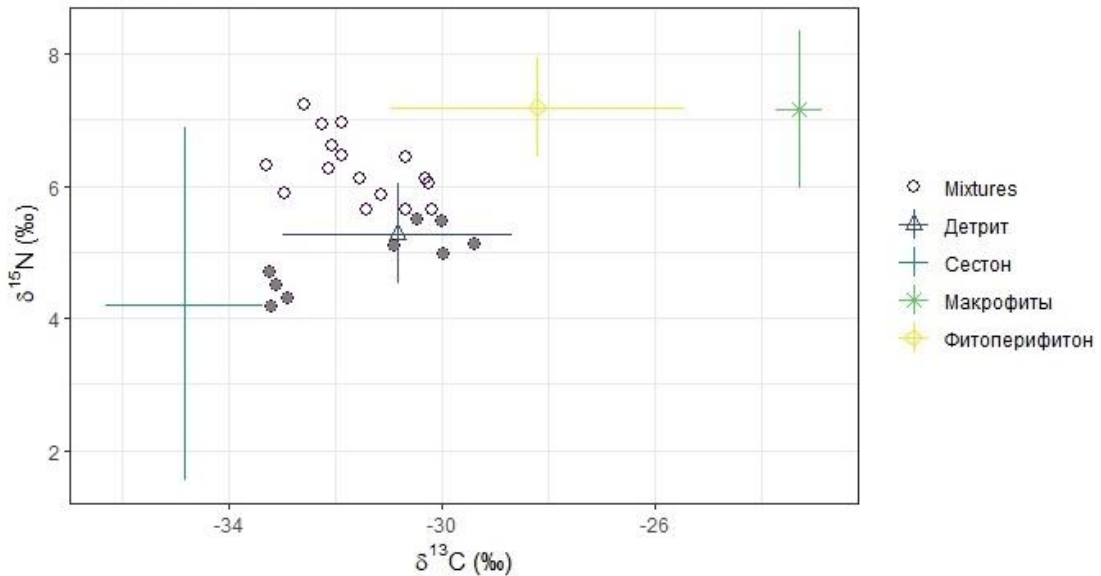


Рисунок 22. Соотношение тяжелых изотопов углерода ($\delta^{13}\text{C}$) и азота ($\delta^{15}\text{N}$) в мышечной ткани *V. viviparus* (mixtures), а также в потенциальных трофических ресурсах (детрит, сестон, макрофиты и фитоперифитон) Бердского залива Новосибирского водохранилища, ‰ (закрашенные точки – 2020 г., незакрашенные – 2019 г.)

В связи с известной зависимостью изотопного состава тканей от состава ассимилированной пищи было также проанализировано значение стабильных изотопов углерода и азота в потенциальных трофических ресурсах *V. viviparus* – в сестоне, детрите, макрофитах и фитоперифитоне (Gladyshev, 2009).

Среднее значение $\delta^{13}\text{C}$ в сестоне Новосибирского водохранилища составляло $-34,8 \pm 0,6$ ‰, в детрите – $-30,8 \pm 1,07$ ‰. Для сестона было отмечено наименьшее среди всех изучаемых ресурсов среднее значение $\delta^{15}\text{N}$ – $4,2 \pm 1,1$ ‰, тогда как в детрите оно составило $5,3 \pm 0,4$ ‰. Фитоперифитон и макрофиты имели более

высокое значение $\delta^{13}\text{C}$ – значения достигали $-28,2\pm 1,6\text{‰}$ и $23,3\pm 0,3\text{‰}$, соответственно. Оба ресурса характеризовались схожим значением $\delta^{15}\text{N}$ – $7,2\pm 0,4\text{‰}$ и $7,15\pm 0,8\text{‰}$ – это максимальные показатели среди изученных источников питания.

Применение модели смешивания (с помощью пакета SIMMR для R) при оценке рациона моллюсков показало, что основными пищевыми ресурсами в диете речной живородки Бердского залива являются детрит и сестон, средняя доля этих ресурсов в рационе составляла $37,2\pm 19,3\%$ и $34,2\pm 11,6\%$, соответственно. Еще $23,0\pm 12,3\%$ приходилось на фитоперифитон, доля макрофитов была наименьшей и составляла $5,0\pm 4,8\%$ ассимилированной пищи (рис. 23).

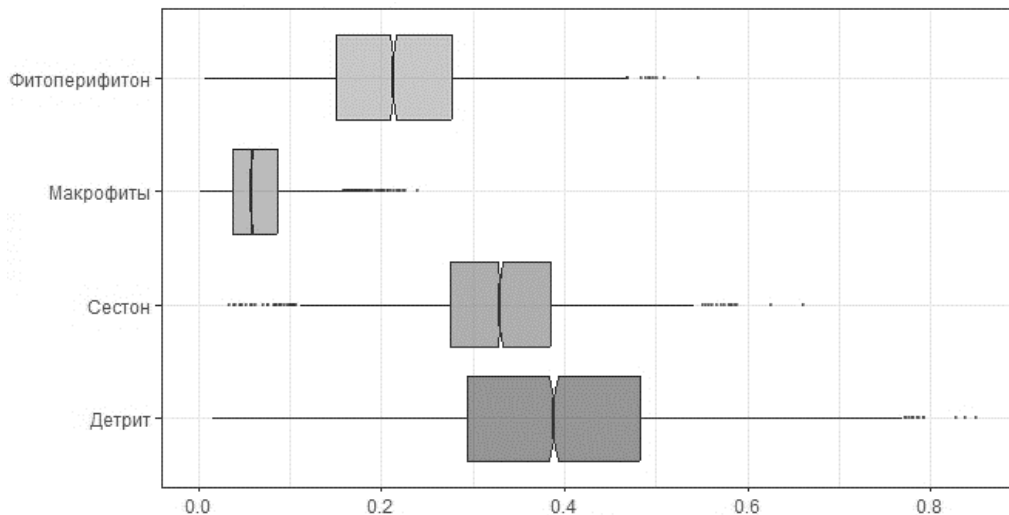


Рисунок 23. Доля различных источников питания (детрита, сестона, макрофитов и фитоперифитона) в рационе *V. viviparus* Бердского залива Новосибирского водохранилища (правая и левая граница прямоугольника – верхний и нижний квартили (25% и 75%), линия по середине – медиана; «усы» – степень разброса (дисперсии) за пределами верхнего и нижнего квартилей, точки – выбросы)

Дополнительно были оценены возрастные различия изотопной подписи у *V. viviparus* в возрасте второго–пятого года жизни. Среди изученных возрастных групп наибольшее среднее значение $\delta^{13}\text{C}$ были отмечены у моллюсков второго года

жизни (1+) – $-28,7 \pm 0,3\text{‰}$. В группах 2+, 3+ и 4+ показатель несколько снижался, достигая $-30,4 \pm 0,8\text{‰}$, $-30,5 \pm 0,6\text{‰}$ и $-29,9 \pm 0,1\text{‰}$, соответственно (рис. 24). Среднее значение $\delta^{15}\text{N}$ было схожим во всех изученных группах и составляло $6,8 \pm 0,1\text{‰}$ для моллюсков возраста 1+, $6,75 \pm 0,2\text{‰}$ для группы 2+, $7,2 \pm 0,4\text{‰}$ для группы 3+ и $7,2 \pm 0,3\text{‰}$ для группы 4+. Сравнение возрастных групп по показателям $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ с применением критерия Краскела – Уоллиса достоверных различий не показало ($p=0,16$ для $\delta^{13}\text{C}$ и $p=0,55$ для $\delta^{15}\text{N}$).

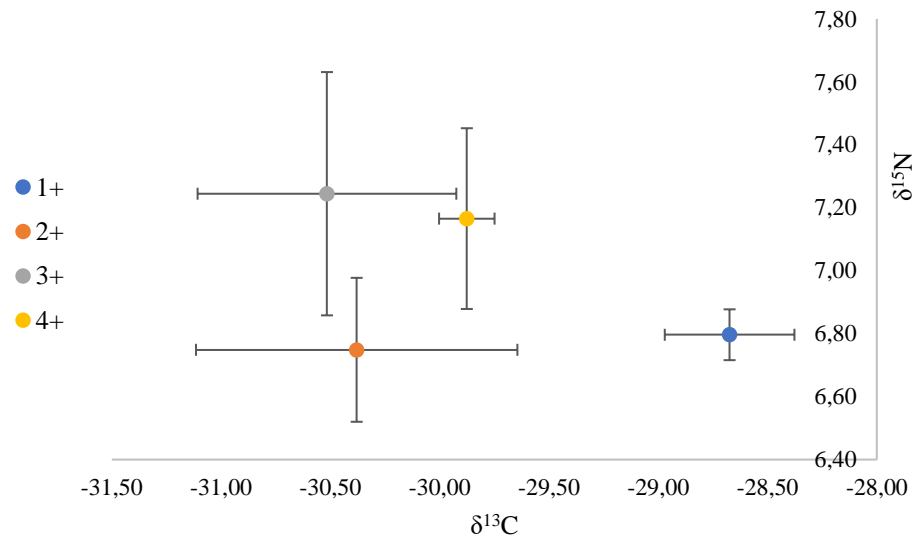


Рисунок 24. Значения $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ (среднее значение \pm стандартная ошибка) в мышечной ткани *V. viviparus* разных возрастных групп (1+ – 4+), обитающих в Новосибирском водохранилище у с. Ордынское, ‰

Согласно данным литературы, рацион речной живородки представлен разлагающейся органикой, водорослями, бактериями и коловратками, иногда в желудках находят панцири представителей р. *Cladocera*, нематод, спикулы губок (Cook, 1949; Цихон-Луканина, 1987; Анистратенко, Анистратенко, 2001; Jakubik, 2009; Cummings et al., 2019). Радула, состоящая из 7 зубов, позволяет моллюскам соскребать пищу с твердых субстратов, а жаберный аппарат, представленный непарной ктенидией, позволяет извлекать пищевые объекты из толщи воды (Dillon, 2000; Cummings et al., 2019).

Модель смешивания (рис. 23) показала, что средняя доля детрита в рационе речной живородки составляла $37,2 \pm 19,3\%$. Детрит является важным компонентом пресноводных экосистем, выступая в качестве источника пищи для рыб (карась и др.), а также представителей планктонной и бентосной фауны (коловратки, ракообразные, моллюски, хирономиды). Состав детрита может быть разнообразным и включать в себя мертвое органическое вещество растительного и животного происхождения, находящееся в различной степени разложения, а также экзувии, пеллеты и экскременты гидробионтов. Дополнительную энергетическую ценность детрита обеспечивают развивающиеся на нем микроорганизмы, увеличивающие долю белковых компонентов (Дмитриев, 2013; Садчиков, Остроумов, 2017). Происхождение детрита в значительной степени определяет его пищевую ценность как трофического ресурса (Пежева и др., 2015). Усвояемость детрита значительно ниже по сравнению с другими трофическими ресурсами, что связано с уменьшением в процессе деструкции легко усвояемой органики и накопления трудно усвояемой (Bowen, 1987). В работе Е.М. Цихон-Луканиной (1987) показано, что для брюхоногих моллюсков средняя усвояемость этого ресурса составляет 46%.

Сестон и фитоперифитон в Бердском заливе Новосибирского водохранилища также вносят важный вклад в диету *V. viviparus*, составляя $34,2 \pm 11,6\%$ и $23,0 \pm 12,3\%$ ассимилированной пищи, соответственно (рис. 23). Водоросли планктона и фитоперифитона обладают высокой энергетической ценностью, а их усвояемость может достигать 70% (Цихон-Луканина, 1987; Jakubik, 2009). Фильтрационный тип питания является более выгодной пищевой стратегией по сравнению с пастбищным питанием, так как позволяет моллюску затрачивать меньше энергии на передвижение и поиск трофических ресурсов. При этом энергетическая ценность отфильтрованной из богатой фитопланктоном толщи воды пищи намного выше по сравнению с собранным с донных отложений детритом (Tashiro, Colman, 1982).

Радула речной живородки имеет сравнительно небольшие размеры и позволяет использовать в качестве пищевых ресурсов только мягкие корма

(Cummings et al., 2019). В связи с этим моллюск не способен потреблять твердые ткани макрофитов, но может соскабливать фитоперифитон с их поверхности. Ни по нашим данным, ни по данным литературы макрофиты не являются предпочитаемым пищевым объектом для речной живородки (Jakubik, 2009). На долю этого трофического ресурса в рационе моллюсков из Бердского залива приходится лишь $5,0 \pm 4,8\%$, что вероятно отражает потребление полуразложившихся частей растений как компонента детрита.

Среди потенциальных пищевых ресурсов *V. viviparus* в Новосибирском водохранилище пониженным значением ^{13}C и ^{15}N характеризовался сестон (рис. 22). Продуценты планктонной пищевой цепи в целом характеризуются пониженным значением ^{13}C по сравнению с бентосной цепью, разница между $\delta^{13}\text{C}$ составляет от 1 до 10% , однако может достигать и больших значений. Например, для озера Илиamna (США, Аляска) различие составляло 18% , а для Байкала – $21,5\%$ (Kline et al., 1993; France, 1995; Kiyashko et al., 1998). Дополнительным фактором снижения $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ в сестоне Бердского залива Новосибирского водохранилища может выступать высокая численность цианобактерий, активно развивающихся в летний период (Многолетняя динамика..., 2014; Михайлов, Баженова, 2019). В работе Н. А. Березиной и соавторов (2021) показано, что при добавлении цианей в мезокосм с водой, отобранной в Рыбинском водохранилище, значения $\delta^{13}\text{C}$ и $\delta^{15}\text{N}$ сестона снизилось с $-25,1$ и $2,8\%$ до $-31,35$ и $-2,1\%$.

В Новосибирском водохранилище наиболее обогащены ^{13}C макрофиты – среднее значение составляло $-23,3 \pm 0,3\%$, что укладывается в известный для этой группы диапазон (от $-29,2$ до $-10,1\%$) (Piola et al., 2008). Для всех вышеуказанных продуцентов (фитопланктон, фитоперифитон и макрофиты) значительных различий по значению ^{15}N не обнаружено, а $\delta^{15}\text{N}$ укладывается в пределы (от $-11,2$ до $9,8\%$), известные для других водоемов (Gladyshev, 2009).

Значительная изменчивость изотопного состава углерода и азота в мышечной ткани речной живородки Новосибирского водохранилища отражала потребление особями различных источников пищи (рис. 23). Схожей вариабельностью изотопной подписи характеризуются и другие виды моллюсков, что связано с

изменчивостью подписи потребляемых в пищу детрита, водорослей планктона и перифитона. Так, $\delta^{13}\text{C}$ *Lymnaea stagnalis* из оз. Фадиха (Новосибирская область) при среднем значении $-28,6 \pm 0,4\text{‰}$ изменялось от $-31,2$ до $-26,9\text{‰}$, а $\delta^{15}\text{N}$ – от $5,6$ до $9,3\text{‰}$ (среднее – $7,7 \pm 0,3\text{‰}$), у *Corbicula fluminea* (ручей на юго-западе Джорджии, США) $\delta^{13}\text{C}$ варьировало от $-31,3$ до $26,3\text{‰}$ (среднее значение – $-29,0 \pm 0,3$), $\delta^{15}\text{N}$ – от $8,25$ до $10,4\text{‰}$ (при среднем значении $9,7 \pm 0,1$) (Atkinson et al., 2010; Doi et al., 2010).

Отмеченные нами тенденции к снижению значения $\delta^{15}\text{N}$ в мышечной ткани *V. viviparus* с $6,0 \pm 1,7$ в 2019 г. до $2,4 \pm 0,1\text{‰}$ в 2020 г. ($p=0,00005$) вероятно были связаны с изменением $\delta^{15}\text{N}$ изотопной подписи сестона – с $6,3 \pm 0,1$ до $4,8 \pm 0,2\text{‰}$ (2019 и 2020 гг., соответственно; $p=0,1$). Различия изотопного состава сестона могут быть связаны с сезонной динамикой таксономической структуры фитопланктона, составляющего значительную часть сестона. В вегетационный период высокие температуры в совокупности с высокими концентрациями доступных биогенов вызывают активное развитие цианобактерий, а безветренная погода способствует формированию поверхностного цветения (Shi et al, 2017). Из-за низкого содержания высоконенасыщенных жирных кислот, неперевариваемости и продуцирования некоторыми видами токсичных веществ, сине-зеленые бактерии потребляются не всеми организмами, и поедаются либо совсем молодые клетки, либо уже разлагающиеся останки (Paerl et al. 2001; Karlson et al. 2014). Согласно результатам исследований, посвященным изменениям в питании *Sinotaia quadrata* (сем. *Viviparidae*) в период массового развития цианобактерий в пресных водоемах и в условиях лабораторных экспериментов, моллюск либо полностью переходил на пастбищный тип питания, либо (в отсутствие альтернативы) голодал, полностью исключая потребление цианей. Однако покрытые слизью цианобактерии проходили через пищеварительный тракт моллюсков и в виде псевдофекалий переходили в донные отложения, таким образом вивипариды способны включаться в процессы биологического очищения водоема и контроля цветения воды (Qiu et al., 2017).

Некоторые цианеи способны фиксировать атмосферный азот, а значение $\delta^{15}\text{N}$ в их клетках схоже с $\delta^{15}\text{N}$ атмосферного воздуха (0‰) (Gu et al., 2006; Mayer,

Wassenaar, 2012; Karlson et al., 2014). К азотофиксирующим цианобактериям относятся р. *Anabaena*, р. *Aphanizomenon*, р. *Cylindrospermopsis* и др., представители которых встречаются среди доминирующих видов фитопланктона в Бердском заливе Новосибирского водохранилища (Михайлов, Баженова, 2019). В дальнейшем фиксированный азот может попадать в пищевые цепи либо через потребление цианобактерий гидробионтами, либо в результате выделения доступных форм азота (аммоний (NH_4^+) или растворенный органический азот) цианеями в толщу воды, который затем используется фито- и бактериопланктоном и, соответственно, отражается в изотопной подписи всех компонентов пищевой цепи, снижая значение $\delta^{15}\text{N}$ (Mayer, Wassenaar, 2012; Motwani, 2017).

Таким образом, полученные нами данные о соотношении трофических ресурсов в диете *V. viviparus* Бердского залива Новосибирского водохранилища подтверждают имеющиеся данные о широком спектре питания вида. Из всех имеющихся ресурсов, изотопная подпись мышечной ткани моллюсков была более схожа с сестоном и детритом, что определяет их как основные трофические источники. В условиях дефицита одного из ресурсов речная живородка способна переключаться между типами питания, потребляя ту пищу, которая находится в избытке. Можно предположить, что трофическая пластичность выступала одним из факторов успешной натурализации моллюсков в водоеме, снижая давление конкуренции с нативными видами. По среднегодовым значениям концентрации хлорофилла а, воды Бердского залива Новосибирского водохранилища соответствуют гиперэвтрофным (Котовщиков, Яныгина, 2018). Также этот участок водоема характеризуется повышенным содержанием органических и биогенных веществ в воде, периодически отмечаются случаи массового развития токсичных цианобактерий, что затрудняет водопользования и рекреацию. Проведенные исследования позволяют предположить, что в местах массового скопления на литоральных участках Новосибирского водохранилища речная живородка может извлекать планктонные водоросли и взвешенные вещества из толщи воды, тем самым активизируя процессы биологического

самоочищения в придонных слоях воды, участвуя в процессе биоосаждения и перераспределяя энергию из планктонной цепи в бентосную.

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

Долгоживущие виды-эдификаторы, образующие популяции с высокой численностью и биомассой, способны выступать в качестве долгосрочных накопителей биогенных элементов, оказывая влияние на их биогеохимические циклы (Vanni, 2002; Hoellein et al., 2017). Инвазия таких видов может вызывать изменения потоков вещества и энергии, в том числе и биогенов, в экосистеме (Hall et al., 2003).

Вселившись в Новосибирское водохранилище, *V. viviparus* распространился по значительной части его акватории. На участках обитания в водоеме моллюск образует многочисленные агрегации с высокой биомассой (рис. 9, 10), занимая доминирующую роль в зообентосе средней части водоема (Яныгина, 2011а). Продолжительность жизни *V. viviparus* достаточно велика – согласно литературным данным, она в среднем составляет 5–6 лет (Jakubik, 2007; Березкина, Аракелова, 2010), что соответствует максимальному возрасту найденных в Новосибирском водохранилище особей (Кузменкин, 2014). Однако стоит отметить, что не все моллюски достигают предельного возраста – согласно полученным нами данным в донных сообществах водохранилища преобладали моллюски второго года жизни (рис. 14, табл. 4).

Для оценки роли *V. viviparus* в трансформации биогеохимических циклов С и N в Бердском заливе Новосибирского водохранилища было определено процентное содержание данных элементов в мышечной ткани и рассчитаны их запасы в биомассе моллюсков.

Доля углерода в высушенных образцах мышц *V. viviparus* в изучаемый период варьировала от 33,6 до 46,0%, азот изменялся в меньшей степени – от 6,1% до 11,6% (рис. 25). Среднее значение процентного содержания углерода

значительно превышало содержание азота ($41,0 \pm 0,9\%$ и $9,0 \pm 0,4\%$, соответственно; $p < 0,01$; U-критерий Манна – Уитни). За исследованный период содержание углерода и азота в мышечной ткани моллюсков в разные месяцы не отличалось ($p = 0,96$ для углерода и $p = 0,1$ для азота; критерий Краскела – Уоллиса).

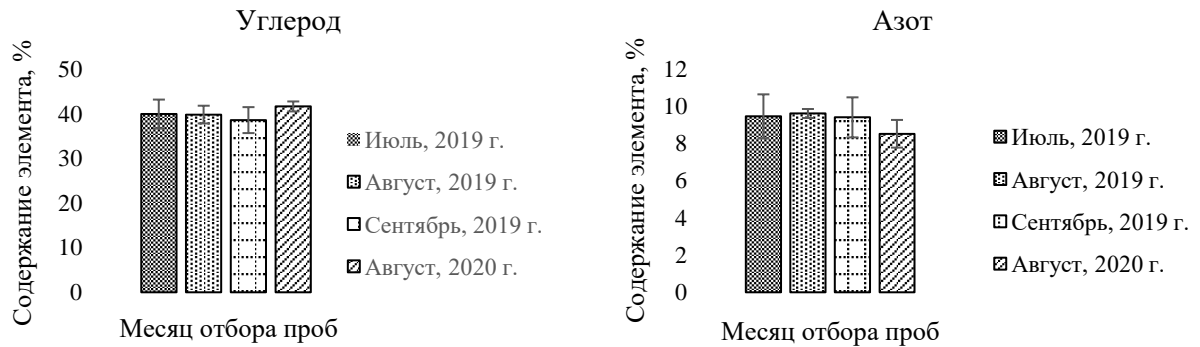


Рисунок 25. Содержание углерода и азота в сухой мышечной ткани *V. viviparus* Бердского залива Новосибирского водохранилища (2019–2020 гг.), %

В среднем, мокрая биомасса моллюска в Бердском заливе Новосибирского водохранилища в период с июля по октябрь 2019 г. составляла $2675,1 \pm 232,2$ г/м², что в пересчете на сухую биомассу моллюсков без раковины (с применением коэффициента 0,053; Höckelmann, Pusch, 2000) составило 141,8 г/м². Таким образом, в Бердском заливе в биомассе *V. viviparus* было депонировано $55,5 \pm 3,9$ г С/м² и $12,4 \pm 1,0$ г N/м². Учитывая долю sestona в питании речной живородки (34,2%), можно предположить, что $19,0 \pm 1,3$ г С/м² и $4,2 \pm 0,9$ г N/м² было ассимилировано из толщи воды.

Для Куйбышевского водохранилища, одного из крупнейших в мире, среднегодовое накопление $S_{орг}$ в донных отложениях составило 63,0 г С/м², $N_{общ}$ – 6,5 г N/м² (Шилькрот, 2008), что в целом, соответствует содержанию этих элементов в биомассе речной живородки и подтверждает значимую роль *V. viviparus* как резервуара углерода и азота. Информация о накоплении в донных отложениях Новосибирского водохранилища этих элементов отсутствует.

Под круговоротом биогенных элементов понимают «их преобразование из одной химической формы в другую и/или перемещение между организмами,

местами обитания или экосистемами» (Vanni, 2002). Участие гидробионтов в циклах биогенных элементов в первую очередь происходит за счет таких процессов как питание, выделение, миграции и гибель, а также посредством воздействия на численность и видовой состав своих кормовых объектов или через модификацию абиотических условий среды (Vanni, 2002; Hoellein et al., 2017).

Являясь видом со смешанным типом питания, *V. viviparus* аккумулирует в своей биомассе питательные вещества как из планктонной пищевой сети, так и из бентосной, выступая в качестве долговременных накопителей биогенных элементов (Dillon, 2004; Jakubik, 2009). Потребляя сестон и затем выделяя часть потребленных веществ, *V. viviparus*, обитатель донных сообществ, соединяет эти сети между собой, вовлекая часть продукции планктонных трофических сетей в донные. Анализ показал, что псевдофекалии речной живородки в Новосибирском водохранилище содержали больше С и N по сравнению с донными отложениями, что определяет их как ценный трофический ресурс для мелкого зообентоса (олигохеты, хирономиды) (Yanygina, 2023). Также, для речной дрейссены *D. polymorpha* Нарочанских озер (Беларусь) было показано, что обогащение осажденных моллюсками взвешенных веществ органическими и биогенными веществами происходило лучше по сравнению с веществами, осажденными под действием гравитации (Жукова, 2020).

В Новосибирском водохранилище основными потребителями *V. viviparus* являются судак, окунь, налим и язь (Визер, 2021). Твердая раковина взрослых особей затрудняет их переваривание и снижает полезный объем желудка и кишечника, поэтому питательную ценность в основном представляют новорожденные моллюски с высотой раковины до 5 мм (Винарский и др., 2015). Принимая во внимание активный рост молоди *V. viviparus* в первые месяцы жизни, доступность живородки в качестве кормового объекта очень кратковременна (Jakubik, Lewandowski, 2007).

Таким образом, посредством выделения моллюсками псевдофекалий, а также через потребление речной живородки рыбами, в экосистему возвращается лишь часть извлеченных биогенов, тогда как основной объем сохраняется в теле и

раковине *V. viviparus* на протяжении их жизни. Важную роль в возвращении хранящихся в биомассе моллюсков углерода и азота принадлежит массовой гибели вселенцев, возникающей вследствие осенне-зимней сработки уровня Новосибирского водохранилища. На осушенных участках, после схода снежного покрова, популяции *V. viviparus* оказываются в неблагоприятных условиях, что может повлечь за собой гибель значительного количества особей – до 92% (Vizer, 2011), несколько ниже показатель гибели среди моллюсков, зарывшихся в береговые грунты – от 6,5 до 70,8% (рис. 11). В результате разложения мягких тканей погибших моллюсков содержащиеся там биогены поступают в литораль водохранилища, что может приводить к существенному локальному снижению качества воды (Yanygina, 2021).

На осушенных участках моллюсками также могут питаться околоводные птицы и млекопитающие, вовлекая тем самым продукцию водной экосистемы в наземную трофическую сеть. Согласно данным литературы, в водоемах естественного ареала *V. viviparus*, отмечено потребление моллюсков представителями утиных, врановых и куликами (Хмелева и др., 1995; Jakubik, 2006).

Таким образом, *V. viviparus* в Бердском заливе Новосибирском водохранилище является организмом, перераспределяющим потоки углерода и азота из планктонной трофической сети в бентосную. За счет продолжительного жизненного цикла и образования многочисленных агрегаций речная живородка выступает в качестве резервуара значительного количества С и N – важнейших для всех компонентов экосистемы биогенных элементов. Содержание углерода и азота в биомассе речной живородки сопоставимо с среднегодовым накоплением этих элементов в донных отложениях крупнейшего в Европе Куйбышевского водохранилища. При регулировании уровня Новосибирского водохранилища следует учитывать особенности сезонных миграций *V. viviparus* для предотвращения вторичного загрязнения Бердского залива в результате массовой гибели моллюсков.

4.6. Оценка фильтрационной активности *V. viviparus*

Крупные размеры чужеродных моллюсков и их способность образовывать поселения с высокой численностью и биомассой могут вызывать существенные перестройки аборигенных сообществ на участках распространения вселенцев. Наиболее значимые негативные последствия инвазий моллюсков связаны также с их ролью в обрастании водопроводных систем, создании помех работе гидротехнических сооружений, трансформации мягких донных отложений в ракушечник (Perpelizin et al., 2011; Bódis et al., 2014; da Silva Bertao et al., 2021). Однако чужеродные моллюски, являясь компонентом водных экосистем, способны вносить свой вклад и в процессы самоочищения, способствуя улучшению качества воды водоемов-реципиентов. В связи с этим важную роль в экосистемах играют чужеродные моллюски с фильтрационным типом питания, извлекающие из толщи воды планктонные водоросли, детрит и взвешенные вещества (Holland, 1993; Karatayev et al., 1997). *V. viviparus* относится к моллюскам со смешанным типом питания, они способны собирать пищу с поверхности донных отложений и отфильтровывать ее из придонных слоев воды (Cook, 1949; Dillon, 2000; Jakubik, 2009). Анализ стабильных изотопов показал, что в составе пищи речной живородки Новосибирского водохранилища значительную долю составляет сестон (рис. 27), в связи с чем были проведены эксперименты по оценке скорости фильтрации речной живородки.

Существует множество различных методов для исследований процесса фильтрации и седиментации у моллюсков в лабораторных и естественных условиях. Прямой метод основывается на измерении количества воды, прошедшей через выводной сифон моллюска, тогда как непрямые методы подразумевают использование экспериментальных установок и измерительных приборов (проточная камера, фотоаквариум, счетчик частиц и т.д.) (Riisgård, 2001). Широкое распространение получил метод, в котором скорость фильтрации определяется как объем воды, очищенной от взвешенных частиц за единицу времени (Пряничникова, Щербина, 2005; Уваева, 2012; Уваева и др., 2016; Уваева и др., 2017). Подсчет

концентрации взвесей в воде происходит через равные промежутки времени с использованием измерительных приборов. В качестве экспериментальных растворов используют суспензию водорослей, взвеси глины или натуральный сестон. Этим методом возможно не только отслеживать то, с какой скоростью вода проходит через моллюска, но и какое количество взвешенного вещества моллюск удаляет из воды, выступая как биофильтратор, тем самым способствуя процессам самоочищения воды, повышению ее качества (Волгина, Яныгина, 2022).

В нашем исследовании использованы методы оценки фильтрационной активности *V. viviparus* по изменению показателя оптической плотности культуры одноклеточной водоросли *Chlorella* sp., а также по количеству клеток культуры. Эксперименты по изучению фильтрационной активности речной живородки проводили в 3 этапа.

4.6.1. Оценка фильтрационной активности по изменению оптической плотности культуры *Chlorella* sp.

В первом эксперименте оценивали фильтрационную активность *V. viviparus* по изменению оптической плотности культуры одноклеточной водоросли *Chlorella* sp. Длительность эксперимента составила 1 сутки. В ходе эксперимента во всех стаканах, за исключением контрольных, было отмечено снижение исследуемого показателя (табл. 9). Полученные результаты показали, что наибольшее изменение оптической плотности произошло в стаканах 4 и 5 – с 0,160 Б до 0,025 Б и 0,045 Б соответственно. Минимальные различия показателя наблюдались в стакане 3. В контрольных стаканах был отмечен незначительный рост показателя (с $0,135 \pm 0,005$ до $0,175 \pm 0,015$ Б), связанный с делением клеток водорослей, которое в благоприятных условиях может происходить от 1 до 8 раз в сутки.

Таблица 9 – Значение оптической плотности культуры водоросли *Chlorella* sp. при проведении эксперимента по оценке фильтрационной активности *V. viviparus*, Б

| № стакана | Значение оптической плотности культуры <i>Chlorella</i> sp., Б | |
|---------------------------------------|--|------------------------|
| | Начало эксперимента | Окончание эксперимента |
| 1 | 0,140 | 0,080 |
| 2 | 0,150 | 0,070 |
| 3 | 0,145 | 0,120 |
| 4 | 0,160 | 0,025 |
| 5 | 0,160 | 0,045 |
| Среднее значение ± стандартная ошибка | 0,151±0,004 | 0,068±0,016 |
| 6 (контроль) | 0,130 | 0,160 |
| 7 (контроль) | 0,140 | 0,190 |
| Среднее значение ± стандартная ошибка | 0,135±0,005 | 0,175±0,015 |

К концу эксперимента среднее значение оптической плотности культуры хлореллы в стаканах с моллюсками снизилось в 2 раза – с $0,15\pm 0,004$ до $0,07\pm 0,02$ Б (рис. 26; $p=0,043$, критерий Уилкоксона). Среднее значение оптической плотности экспериментальной суспензии в стаканах с моллюсками по окончании эксперимента составило $0,07\pm 0,02$ Б, что в 2,6 раза ниже значения изучаемого параметра в контрольных стаканах ($0,175\pm 0,015$ Б) (табл. 9).

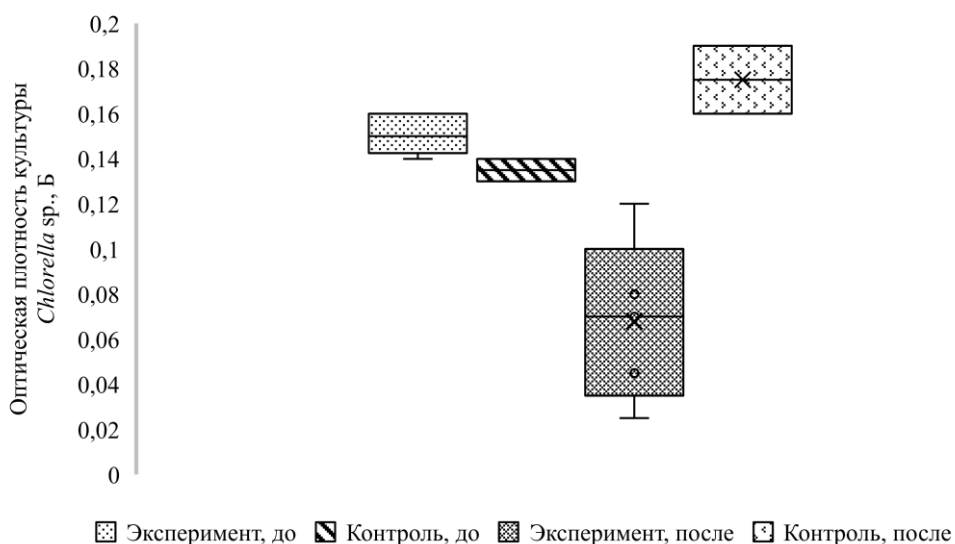


Рисунок 26. Изменение среднего значения оптической плотности культуры *Chlorella* sp. в экспериментальных и контрольных стаканах до и после проведения эксперимента, Б (верхняя и нижняя граница прямоугольника – верхний и нижний квартили (25% и 75%), линия по середине – медиана, крестик – среднее арифметическое; «усы» – степень разброса (дисперсии) за пределами верхнего и нижнего квартилей)

Необходимо учитывать, что на фильтрационную активность моллюсков оказывают влияние ряд факторов (Остроумов, 2004; Пряничникова, Щербина, 2005; Sylvester et al., 2005; Уваева, 2012; Васечкина, Казанкова, 2019):

- концентрация органического или минерального вещества в толще воды;
- размер взвешенных частиц;
- возраст, пол и размеры моллюска;
- его физиологическое состояние;
- агрегированность особей в сообществе;
- температура и pH окружающей среды;
- присутствие загрязняющих веществ (например, ПАВы, тяжелые металлы, могут снижать фильтрационную активность).

Неодинаковые изменения оптической плотности в каждом из экспериментальных стаканов можно связать с различиями в физиологическом

состоянии моллюсков, так как условия предварительного содержания и самого эксперимента были одинаковы во всех случаях. Так, на начало эксперимента только в стаканах 4 и 5, где изменения были наибольшими, наблюдалась активность обоих моллюсков, тогда как в стаканах 1 и 2 обе особи активности не проявляли, их оперкулумы были закрыты. В стакане 3 на момент начала эксперимента передвигался только один моллюск. В конце эксперимента у всех моллюсков оперкулум был закрыт полностью (стакан 2), только у одного из моллюсков (стаканы 1, 3 и 4) или же открыт у обеих особей (стакан 5). В стаканах 2 и 5 отмечены пищевые комки с водорослями на поверхности ноги обоих моллюсков, а в 1, 4 и 3 стаканах – только у одного из пары. Наличие пищевых комков можно назвать косвенным признаком происходивших процессов фильтрации (Волгина, Яныгина, 2022).

Дальнейшие эксперименты по оценке скорости фильтрации проводились с использованием метода, основанного на учете изменений концентрации культуры *Chlorella* sp.

4.6.2. Определение скорости фильтрации по изменению концентрации культуры *Chlorella* sp.

Для второго эксперимента, в котором была определена максимальная и среднесуточная скорости фильтрации *V. viviparus* в лабораторных условиях, были отобраны особи 3-х размерных классов – с высотой раковины 15,9–19,0 мм, 30–31 мм и более 34,5 мм. Для эксперимента использовались две концентрации культуры хлореллы – высокая ($675,05 \cdot 10^4$ кл./мл) и низкая ($189,2 \cdot 10^4$ кл./мл). Длительность эксперимента составила 1 сутки.

Максимальная скорость фильтрации (у отдельных особей до $165 \text{ мл} \cdot \text{ч}^{-1} \cdot \text{экз.}^{-1}$)¹⁾ наблюдалась в первые часы эксперимента у голодных моллюсков (табл. 10).

Таблица 10 – Динамика скорости фильтрации *V. viviparus* в первые 2 часа и спустя сутки проведения эксперимента, мл*ч⁻¹*экз.⁻¹

| № | Концентрация, кл./мл | Размер раковины моллюска, мм | Скорость фильтрации, мл*ч ⁻¹ *экз. ⁻¹ | | |
|---------------------------------------|-------------------------|------------------------------------|---|--------------|----------------|
| | | | 16:30–18:30 | 18:30–19:00 | 1 сутки |
| 1 | 189,2*10 ⁴ | 30,8 | 50,8 | 165,5 | 6,1 |
| 2 | | 30,8 | 16,7 | 53,9 | 5,5 |
| 3 | | 30,7 | 109,4 | 135,55 | 2,3 |
| 4 | 675,05*10 ⁴ | 15,9 | 35,2 | - | 11,0 |
| 5 | | 19,0 | 13,9 | 3,1 | 6,2 |
| 6 | | 30,9 | 31,0 | 1,4 | 4,9 |
| 7 | | 30,3 | 8,7 | - | 11,8 |
| 8 | | 34,5 | 68,9 | 56,3 | 7,7 |
| 9 | | 36,8 | 56,9 | - | 4,0 |
| 10 | | 34,9 | 16,9 | 101,3 | 8,1 |
| Среднее значение ± стандартная ошибка | | | | | 6,8±3,0 |

В целом, полученные нами значения соответствуют максимальным значениям (до 141 мл*ч⁻¹*экз.⁻¹), известным по литературным данным (Hockelmann, Pusch, 2000). В течение суток скорость фильтрации снижалась и в среднем за сутки составила 6,8±0,9 мл*ч⁻¹*экз.⁻¹ (Волгина, Яныгина, 2020). Популяция *V. viviparus* Бердского залива Новосибирского водохранилища при средней численности 720,3±265,3 экз./м² (2019–2020 гг.) способна профильтровывать один кубометр воды каждые 9 суток.

Как было сказано ранее, одним из важных факторов, оказывающим влияние на скорость фильтрации моллюсков, является концентрация органического или минерального вещества в толще воды. При значительном количестве взвеси происходит быстрое насыщение моллюсков, так как в небольшом объеме воды они получают значительный объем органики. Это наблюдалось в нашем эксперименте, когда отмеченная в первые часы высокая скорость фильтрации к его окончанию значительно снизилась, так как в результате насыщения моллюсков произошел спад их фильтрационной активности.

В дальнейшем скорость фильтрации и осаждения могла снизиться из-за механического забивания фильтрационного аппарата, что уменьшило поступление воды (и, соответственно, кислорода) в организм моллюсков. Рост количества взвеси в естественных водоемах (минерального или органического происхождения) подавляет жаберное дыхание моллюсков, снижая их очистительный потенциал (Уваева, Стадниченко, 2016; Cook 1949; Dillon, 2000).

4.6.3. Определение различий в скорости фильтрации разных размерных групп по изменению концентрации культуры *Chlorella sp.*

Дополнительно была оценена скорость фильтрации у *V. viviparus* разных размерных групп. Эксперимент проводился при двух начальных концентрациях культуры *Chlorella sp.* – низкой ($<8,5 \cdot 10^4$ кл./мл) и высокой ($>63,5 \cdot 10^4$ кл./мл). Средние значения скоростей фильтрации в размерных группах моллюсков отличались. Так, для первой группы (высота раковины 11,2–16,6 мм) скорость фильтрации составила $18,5 \pm 2,8$ мл*ч⁻¹*экз.⁻¹ при низкой и $22,2 \pm 4,3$ мл*ч⁻¹*экз.⁻¹ при высокой концентрации хлореллы. Для второй группы (20–30 мм) эти значения составляли $85,3 \pm 10,0$ мл*ч⁻¹*экз.⁻¹ и $121,8 \pm 18,9$ мл*ч⁻¹*экз.⁻¹, соответственно (рис. 27). Максимальная скорость фильтрации, зафиксированная в этом исследовании, составила 207 мл*ч⁻¹*экз.⁻¹ (вторая размерная группа, высокая концентрация, высота раковины моллюсков 24,5 и 24,3 мм).

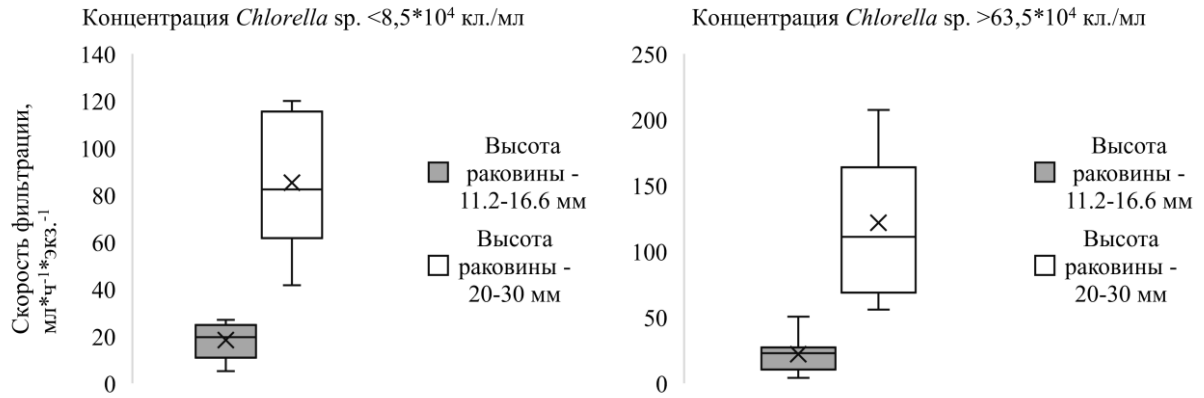


Рисунок 27. Сравнение скорости фильтрации ($\text{мл} \cdot \text{ч}^{-1} \cdot \text{экз.}^{-1}$) у разных размерных групп *V. viviparus* при низкой ($<8,5 \cdot 10^4$ кл./мл) и высокой ($>63,5 \cdot 10^4$ кл./мл) концентрациях культуры *Chlorella* sp., (верхняя и нижняя граница прямоугольника – верхний и нижний квартили (25% и 75%), линия посередине – медиана, крестик – среднее арифметическое; «усы» – степень разброса (дисперсии) за пределами верхнего и нижнего квартилей)

Изменения концентрации экспериментальной суспензии *Chlorella* sp. в результате фильтрационной активности *V. viviparus* в эксперименте варьировали от 45,0 до 97,0%, в контрольных стаканах – от 8,7 до 37,0% и были наибольшими в эксперименте с моллюсками первой группы (высота раковины 11,2–16,6 мм).

Одним из параметров, выбранных для исследования в нашем эксперименте, была концентрация водоросли *Chlorella* sp. в экспериментальной суспензии и ее влияние на скорость фильтрации моллюска. Согласно литературным данным, при концентрации хлореллы более 20,0 мг/л у моллюсков из семейства *Dreissenidae* (кл. *Bivalva*) наблюдается быстрое насыщение и как следствие, снижение фильтрационной активности, тогда как нормальное питание отмечено при 0,2–20,0 мг/л (Михеев, 1967; цит. по: Пряничникова, Щербина, 2005). Эксперимент с болотной живородкой *Viviparus contectus* (Millet, 1813) показал, что скорость фильтрации обратно зависима от концентрации взвесей в воде – максимальное значение составляло $75 \text{ мл} \cdot \text{ч}^{-1} \cdot \text{экз.}^{-1}$ при содержании 20 мг/л глины и уменьшилось в 3 раза при насыщении экспериментального раствора глиной до 348 мг/л (Уваева, 2012).

Фильтрационная активность речной живородки в нашем эксперименте тестировалась при двух концентрациях экспериментальной суспензии – низкой ($<8,5 \cdot 10^4$ кл./мл) и высокой ($>63,5 \cdot 10^4$ тыс. кл./мл). Данные значения укладываются в пределы колебаний численности фитопланктона, характерные для Новосибирского водохранилища в летний период (Михайлов, 2020). Во избежание перенасыщения моллюсков, а также повторной фильтрации небольшого объема экспериментальной суспензии и роста клеток хлореллы мы выбрали эксперименты длительностью в 2 часа.

В нашем эксперименте отличий в скоростях фильтрации *V. viviparus* одинаковых размерных групп при разных концентрациях зафиксировано не было (рис. 27).

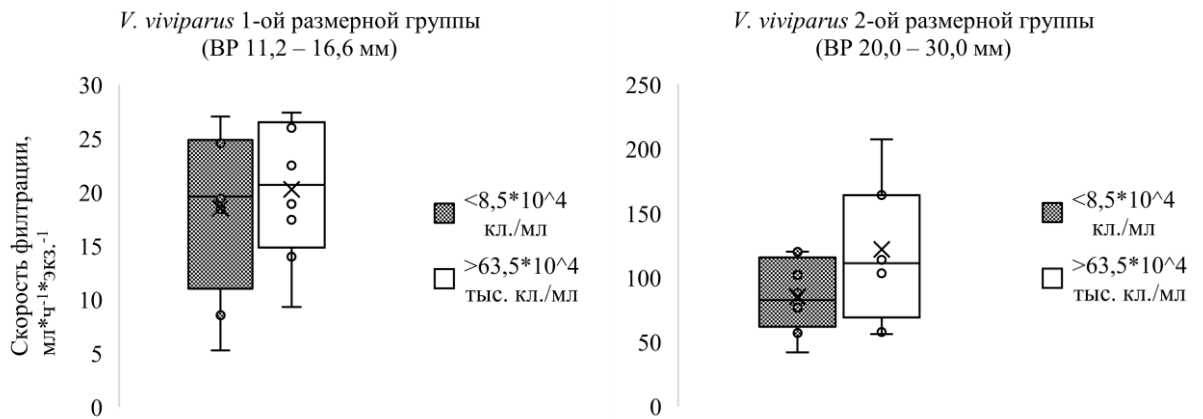


Рисунок 28. Сравнение скорости фильтрации у *V. viviparus* первой (высота раковины – 11,2–16,6 мм) и второй (высота раковины – 20,0–30,0 мм) размерных групп при разных концентрациях культуры *Chlorella* sp., $\text{мл} \cdot \text{ч}^{-1} \cdot \text{экз.}^{-1}$ (верхняя и нижняя граница прямоугольника – верхний и нижний квартили (25% и 75%), линия посередине – медиана, крестик – среднее арифметическое; «усы» – степень разброса (дисперсии) за пределами верхнего и нижнего квартилей)

Нужно отметить, что фильтрационное питание у брюхоногих моллюсков по сравнению с двустворчатыми, встречается реже и отмечено лишь у 37 видов (Kamimura, Tsuchiya, 2004). И если двустворчатые моллюски в плане участия в процессах биологического очищения водоемов изучены достаточно полно, то брюхоногим моллюскам внимания уделяется меньше. Двустворчатые моллюски из

рода дрейссен, среди которых встречаются активные вселенцы, считаются одними из самых эффективных фильтраторов (Karatajev et al., 1997). Хорошо изученными случаями являются инвазии *D. polymorpha* и *D. bugensis* в водоемы Европы и Северной Америки. Будучи организмами-эдификаторами, образующими многочисленные колонии-друзы, дрейссены способны оказывать влияние на экосистему водоема-реципиента. К наиболее значимым последствиям их инвазий относят увеличение прозрачности воды, снижение показателя первичной продукции, увлечение биомассы макрофитов, изменения в сообществах планктонных и бентосных беспозвоночных (Holland, 1993, Dermott, Kerec, 1997; Karatajev et al., 1997; Nakamura et al., , 2000; Протасов, 2013). После вселения речной дрейссены в залив Хэтчери (западная часть озера Эри, США) прозрачность воды увеличилась на 100%, а в заливе Сагино (озеро Гурон, США) на 60% (Holland, 1993; Fahnenstiel, 1995).

По сравнению с двустворчатыми, скорости фильтрации брюхоногих моллюсков достигают меньших значений, однако в целом могут быть сопоставимы, как и масштабы влияния видов на экосистемы (табл. 11). Вселение *V. viviparus* в Новосибирское водохранилище и образование многочисленных скоплений уже повлекло за собой увеличение численности и биомассы зообентоса с одновременным снижением видового разнообразия бентосных сообществ (Яныгина, 2019; Волгина, Яныгина, 2022).

Таблица 11 – Максимальные значения скорости фильтрации для различных видов моллюсков, мл*ч⁻¹*экз.⁻¹

| Вид | Скорость фильтрации (мл*ч ⁻¹ *экз. ⁻¹) | Ссылка |
|----------------------------|--|-------------------------|
| кл. Gastropoda | | |
| <i>Viviparus viviparus</i> | 6,8-207,0 | Наши исследования |
| | 141,7 | Hockelmann, Pusch, 2000 |
| <i>Viviparus contectus</i> | 75,0 | Уваева, 2012 |

| Вид | Скорость фильтрации (мл*ч ⁻¹ *экз. ⁻¹) | Ссылка |
|-----------------------------|--|--|
| <i>Bellamyia chinensis</i> | 106,0-471,0 | Olden et al., 2013 |
| | 36,0 | Kroiss, 2005 |
| <i>Batillaria zonalis</i> | 10,5 | Kamimura et al., 2003 |
| <i>Bithynia tentaculata</i> | 5,0-17,2 | Brendelberger, Jurgens, 1993 |
| кл. Bivalva | | |
| <i>Dreissena polymorpha</i> | 22,0-375,0 | Roditi et al., 1996; Sprung, 1995; Reeders et al., 1989; Kandratchev, 1963 |
| <i>Dreissena bugensis</i> | 40,0-310,0 | Diggins, 2001 |
| <i>Corbicula fluminea</i> | 347,0-567,0 | Way et al., 1990; Buttner, Heidinger, 1981 |
| <i>Limnopterna fortunei</i> | 19,0-350,0 | Rücker et al., 2004; Sylvester et al., 2005, Cataldo et al., 2012 |
| <i>Mytilus edulis</i> | 17,0-2767,0 | Winter, 1973 |
| | 281,0-799,0 | Clausen, Riisgard, 1996 |

Необходимо отметить, что популяция речной живородки, обитающая в Новосибирском водохранилище у с. Ордынское, характеризуется преобладанием молодых моллюсков (3–5 размерных классы, высота раковины от 15,1 мм до 30,0 мм; рис. 14). В работе К. Хекельманн и М. Пуша (Hockelmann, Pusch, 2000) отмечено, что молодые особи речной живородки на единицу сухой массы тела имеют большие значения скорости фильтрации. Это связано с более высокими энергетическими затратами на процессы роста и развития организма. Многие авторы сходятся во мнении, что основным типом питания у живородки является собирание органического вещества с различных поверхностей, однако в условиях

повышенной трофности водоема моллюск может полностью переключиться на фильтрацию (Jakubik, 2009).

Таким образом, снижение среднего значения показателя оптической плотности суспензии хлореллы в присутствии *V. viviparus* при проведении нашего 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 речная живородка способна к значительному осаждению взвешенных в тоще воды веществ, улучшению ее качества. 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

Моллюски входят в число таксономических групп, наиболее активно расселяющихся за пределами своих естественных ареалов (Garcia-Berthou et al., 2007; Oscoz, 2010; Fruh et al., 2012). Моллюски часто имеют крупные размеры и твердую трудноразлагаемую раковину, они способны создавать крупные агрегации, их вселение может существенно изменять условия обитания аборигенных беспозвоночных в водоеме-реципиенте на длительное время. Брюхоногие моллюски сем. *Viviparidae* являются переносчиками болезней, патогенных как для животных, так и для человека, они могут вредить рыбному хозяйству, конкурировать с аборигенными видами за трофические ресурсы и биотопы (Bury et al., 2007; Waltz, 2008; Collas et al., 2017). Оценка риска является важным инструментом управления и предотвращения инвазий, так как позволяет выделить виды, наиболее опасные для экосистем водоемов-реципиентов, и сосредоточить на них усилия (Collas et al., 2017). Оценка риска инвазии чужеродных видов включает анализ основных стадий инвазии: вселение, натурализация, расселение, а также оценку воздействия на окружающую среду, аборигенные сообщества, инфраструктурные объекты и здоровье человека (Яныгина и др., 2019).

В соответствии с протоколом Harmonia+ риск вселения (переноса) *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 популяции за пределами естественного ареала (более двух новых местообитаний за десятилетие). 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 ($IR=0,63$) (приложение 2).

Способы вселения живородки в Новосибирское водохранилище не известны. В качестве основных путей инвазии чужеродных вивипарид в европейские водоемы называют: аквариумистику, торговлю живородками для употребления в пищу, перенос на растениях или животных, рыбоводство (Waltz, 2008; Naak, 2015; Matthews et al., 2017; Collas et al., 2017). Эти векторы могут рассматриваться в качестве основных и в случае инвазии живородки в Новосибирское водохранилище. Исключение составляет только возможность переноса вида вследствие торговли для употребления в пищу, так как в рассматриваемом регионе нет традиции их использования как объекта питания и фудмаркетов, торгующих живыми живородками. Основным показателем при оценке риска вселения вида в водоемы бассейна согласно протоколу Harmonia+ является количество новых случаев обнаружения вида за границами естественного ареала за 10 лет. За период с 1990 по 2024 гг. *V. viviparus* был обнаружен в 8 водоемах Обь-Иртышского бассейна, не связанных друг с другом общим стоком: р. Тура, р. Иртыш, устье р. Томь, р. Обь в районе бывшего речного вокзала г. Барнаула, в небольшом водоеме у г. Тобольска, Бухтарминском, Шульбинском и Новосибирском водохранилищах, что позволяет оценить риск ее антропогенного переноса в новые водоемы как средний (Селезнева, 2005; Баженова и др., 2009; Винарский и др., 2015; Бабушкин, Винарский, 2017, Babushkin et al., 2023).

Ключевым этапом оценки риска натурализации является анализ соответствия условий обитания в водоемах-реципиентах экологическим требованиям чужеродного вида. Особое значение имеет анализ экологических требований вселенца не только в нативном ареале, но и в уже освоенном чужеродном ареале, что дает возможность учета адаптивных возможностей вида.

Анализ особенностей обитания живородки в Новосибирском водохранилище показывает, что моллюски способны осваивать водоемы с существенными сезонными колебаниями гидрохимических показателей. Анализ многолетних данных по гидрохимическому режиму Новосибирского водохранилища показал отсутствие значимых межгодовых и пространственных различий при выраженной сезонной динамике показателей, обусловленной сезонной динамикой гидрохимического стока р. Обь (Многолетняя динамика..., 2014). Учитывая длительный (5–6 лет) жизненный цикл *V. viviparus*, можно предположить, что моллюски обитают в широком диапазоне экологических факторов. При этом значения гидрохимических показателей в реках бассейна р. Обь, как правило, не выходят за границы оптимального для *V. viviparus* уровня.

Среди биотических факторов, регулирующих пространственное распределение брюхоногих моллюсков в водоеме, можно назвать доступность трофических ресурсов, наличие хищников и уровень зарастания водоема (Turner, Montgomery, 2009; Hoverman et al., 2011). По характеру потребляемой пищи живородки относятся преимущественно к альгодетритофагам (Цихон-Луканина, 1987). Например, в водохранилищах Польши в кишечнике живородок преобладал детрит (70–90%), незначительна доля диатомовых (до 7%) и зеленых (до 4%) водорослей, единичны цианобактерии (Jakubik, 2009, 2012). Живородки способны добывать пищу и как собиратели, и как фильтраторы – сестонофаги (Цихон-Луканина, 1987; Höckelmann, Pusch, 2000), что расширяет характер используемой пищи и повышает их конкурентоспособность при освоении новых территорий.

Новосибирское водохранилище относится к мезотрофно-эвтрофным водоемам. На поверхности донных отложений часто отмечаются частицы мелкого и крупного детрита, в донных сообществах водоема преобладают детритофаги-собиратели, что косвенно свидетельствует о высоком уровне доступности этого ресурса (Яныгина, 2011б). Учитывая отсутствие статистически значимых связей численности и биомассы живородки с концентрацией хлорофилла *a* можно предположить, что фитопланктон не входит в число основных трофических

ресурсов живородки и не является значимым фактором ее распределения в водохранилище.

Брюхоногие моллюски являются постоянным компонентом пищи для многих видов рыб. Однако гребнежаберные моллюски, и особенно вивипариды, более устойчивы к хищникам по сравнению с легочными моллюсками, что связано с наличием толстой прочной раковины, исключающей возможность ее разрушения рыбами, и с возможностью использования оперкулума для закрывания раковины и защиты тела моллюска от проникновения хищника внутрь раковины. Для рыб могут быть доступны только младшие возрастные стадии живородки (0+), но их включение в пищевые рационы рыб незначительно. Так в оз. Цюрих из 137 обследованных желудков леща остатки раковины и оперкулума живородок нашли только в одном (Keller, Ribi, 1993). Толстая раковина и относительно крупные размеры снижают возможность использования живородок в качестве жертвы не только рыбами, но и раками (Johnson et al., 2009). Отсутствие естественных врагов в чужеродном ареале может быть одной из причин формирования в Новосибирском водохранилище популяций живородки с нетипично высокой биомассой.

Исследования факторов окружающей среды, которые способствуют усилению степени уязвимости местообитаний к инвазиям, явно недостаточны (Fruh et al., 2012). Многие исследователи отмечают, что урбанизированные, деградированные и богатые биогенными элементами местообитания наиболее восприимчивы к инвазиям (Fruh et al., 2012). Однако неизвестно насколько эти факторы значимы для отдельных таксономических групп вселенцев и типов водных объектов. Проведенные нами исследования показали значимость высокого содержания органических веществ и некоторых биогенных компонентов (фосфатов) для успешного освоения новой территории и благоприятного развития популяции живородки. Анализ факторов успешного распространения чужеродных видов брюхоногих моллюсков в Германии также показал значимость фосфатов среди других биогенных элементов в высокой уязвимости местообитаний к инвазиям гастропод (Fruh et al., 2012). На примере вивипарид оз. Дяньчи (Китай) показано, что высокое содержания фосфора в воде и кальция в донных отложениях

увеличивало репродукционный потенциал, что способствовало повышению численности живородок (Song et al., 2017).

Наши исследования показали, что экологические условия Новосибирского водохранилища очень благоприятны для живородки. Успешное расселение моллюсков, возможно, также связано с принадлежностью *V. viviparus* к бореально-европейскому комплексу родов, представители которого восстанавливают утраченную в среднем плейстоцене западносибирскую часть ареала (Винарский и др., 2015).

Согласно протоколу Harmonia+, скорость распространения чужеродного вида в водоемах-реципиентах определяется способностью вида к естественному расселению и возможностью антропогенного переноса вида. Моллюски сем. *Viviparidae* характеризуются невысокой скоростью передвижения, которая по разным данным составляет от 0,1 до 1,0 км/год (Keller, Ribi, 1993; Kappes, Naase, 2012; Collas et al., 2017). Основным способом их распространения в водоемах-реципиентах является перенос с помощью водного транспорта и рыболовного оборудования. Вивипариды способны прикрепляться к рыболовным сетям, якорям, макрофитам, попадая вместе с ними в лодку и, таким образом переноситься на большие расстояния. С закрытым оперкулумом живородки способно сохранять жизнеспособность без воды более 2 месяцев (Unstad et al., 2013; Havel et al., 2014). Повторное использование загрязненного оборудования в новых водоемах приводит к формированию изолированной популяции моллюсков и расширению ареала чужеродного вида. Перенос чужеродных видов водным транспортом является наиболее распространенным способом интродукции чужеродных видов и их последующего расселения как в пресных, так и в морских водах (Fruh et al., 2012). В Западной Сибири использование неочищенных рыболовных сетей считается основным способом инвазии и для других чужеродных видов, в частности, элодеи канадской (Свириденко и др., 2013). К чертам жизненного цикла, которые способствуют успешной натурализации и быстрому расселению чужеродных видов в водных экосистемах, относятся высокая плодовитость, раннее созревание и большое число генераций в год (Grabowski et al., 2007). Особенностью вивипарид

является живорождение, отрождаются жизнеспособные моллюски, уже покрытые раковиной, что существенно увеличивает их шансы на выживание и повышает репродуктивные возможности вида. К размножению живородки приступают уже в конце второго года жизни, число зародышей варьирует в зависимости от размеров самки и может достигать 85 эмбрионов на одну самку (Жадин, 1928; Stephen et al., 2013).

Анализ историй инвазий речной живородки в различные водные объекты показал, что риск переноса живородки в новые объекты невелик, однако способность к натурализации и последующему расселению вида в тех бассейнах, куда он был преднамеренно или непреднамеренно интродуцирован, очень высока. Причем диапазон условий обитаний в водоемах, где натурализовался *V. viviparus* чрезвычайно велик: от предгорных водоемов Крымского полуострова (Хлус, Алергуш, 2016) до водотоков Тюменской области (Бабушкин, Винарский, 2017), что свидетельствует о высоких адаптивных способностях вида.

Риск воздействия *V. viviparus* на растения, животных и здоровье человека оценен как низкий, что связано с отсутствием зафиксированных случаев заболеваний, переносчиком возбудителей которых является живородка, отсутствием сведений о конкурентных взаимоотношениях и возможности инбридинга с аборигенными видами. В водных экосистемах инвазии *V. viviparus* оказывает незначительное воздействие и на окружающую среду ($E_i=0,292$). Это воздействие обусловлено формированием больших скоплений моллюсков и их раковин на отдельных участках водохранилища, что изменяет условия обитания гидробионтов (Yanygina, 2019). Существенное воздействие *V. viviparus* оказывает на инфраструктурные объекты ($I_i=0,75$). Скопления разлагающихся моллюсков и их раковин в прибрежной части водохранилища ограничивает рекреационное использование водоема. В р. Обь ниже водохранилища моллюски образуют скопления в водопроводных трубах, создавая помехи в работе гидротехнических сооружений. Общий риск для водных экосистем бассейна р. Обь, связанный с инвазией *V. viviparus*, оценивается как средний ($OR=0,47$).

Воздействие чужеродных видов на водные экосистемы определяется через оценку последствий инвазий для аборигенных растений и животных и их местообитаний. Наибольшее влияние на аборигенные сообщества оказывают инвазии хищников, паразитов, фитофагов, а также видов, конкурирующие с нативными за ресурсы (Solomon et al. 2010). Живородки питаются в основном водорослями и детритом (Yakubik, 2009), не способны к хищничеству и паразитизму, в Новосибирском водохранилище они заселяют преимущественно мягкие грунты, на которых обычно не встречаются другие брюхоногие моллюски, что позволяет оценивать уровень их конкуренции с другими видами как низкий. Отсутствие конкуренции с нативными видами брюхоногих моллюсков отмечено также для чужеродных вивипарид водоемов Северной Америки и Европы (Johnson et al., 2009; Collas et al., 2017). В то же время вселение живородки существенно трансформирует местообитания аборигенных видов. На отдельных участках водохранилища живородки образуют крупные скопления, которые приводят к формированию сообществ с низким разнообразием и нарушенной структурой (Yanugina, 2019). В экспериментах в мезокосмах показано, что у вивипарид понижена экскреция фосфора, что может приводить к повышению соотношения N:P в местах массового развития моллюсков и является одним из факторов регулирования первичной продукции водоемов (Johnson et al., 2009).

Важной частью оценки воздействия вселенцев является его анализ как переносчика инфекций, патогенных для аборигенных гидробионтов и человека. Известно, что вивипариды могут быть промежуточными хозяевами трематод, патогенных для человека. Однако все случаи заражения были отмечены только в Азии и были связаны с употреблением в пищу моллюсков без должной тепловой обработки. В связи с отсутствием у местного населения традиции использования пресноводных брюхоногих моллюсков в пищу риск заражения очень низок. Специальных паразитологических исследований живородки в Новосибирском водохранилище не проводилось. Подобные исследования, проведенные в Северной Америке, показали, что паразитарная нагрузка у чужеродных вивипарид была ниже по сравнению с этими же видами в нативном ареале и аборигенными моллюсками

в чужеродном ареале, и вероятно объясняется неспособностью многих паразитов адаптироваться к новым условиям (Collas et al., 2017). В связи с этим риск воздействия на здоровье человека оценен как низкий.

Вселение *V. viviparus* оказало влияние на инфраструктуру Новосибирского водохранилища: огромные выбросы пустых раковин на берегах водохранилища ограничивают доступ к пляжам, что ухудшает рекреационное использование водохранилища. По оценкам ихтиологов, вселение живородки привело к ухудшению кормовых условий для рыб водохранилища, сокращению их нагульной территории (Визер, Дорогин, 2015). Многие моллюски способны создавать помехи в эксплуатации гидротехнических сооружений. При высокой численности живородки засоряют сорозащитные устройства, а также селятся внутри водоподводящих труб, создавая сложности в эксплуатации сооружений. Такие поселения живородки отмечены в водоподводящей системе тепловых электростанций на протоке р. Обь (Визер и др., 2016). Схожие негативные эффекты для инфраструктуры, связанные с гибелью *V. viviparus* в прибрежной зоне, выбросами пустых раковин на пляжи, а также обрастаниями водоподводящих труб были отмечены и для других видов чужеродных вивипарид, расселяющихся в Северной Америке и Европе (Matthews et al., 2017).

Вселение речной живородки является единственным к данному времени случаем непреднамеренной интродукции видов в водоемы бассейна р. Обь, который привел к трансформации как биотического, так и абиотического звена экосистем на значительной акватории. Благоприятные климатические и экологические условия в Новосибирском водохранилище способствует формированию популяций с необычно высокой для естественных местообитаний численностью и биомассой *V. viviparus*. Такие плотные поселения живородки приводят к изменению условий обитания других гидробионтов, трансформации структуры донных сообществ, снижению их разнообразия. На участках с высоким уровнем численности и биомассы *V. viviparus* отмечены помехи в использовании инфраструктурных объектов. Пойменные водоемы бассейна Средней Оби и ее притоков в целом пригодны для обитания живородок, а активное рыболовство и

использование водного транспорта будут способствовать дальнейшему продвижению моллюсков по бассейну. Для снижения негативных эффектов инвазии живородки и предотвращения ее дальнейшего распространения в бассейне р. Обь необходимо включение исследований чужеродных видов в программу государственного экологического мониторинга водных объектов, а также введение карантинных мероприятий, включающих регулярный осмотр и очистку водного транспорта и рыболовного снаряжения (Яныгина и др., 2019).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проблема биологических инвазий в XXI веке приобрела глобальные масштабы, вызывая многомиллиардные финансовые убытки, потерю ресурсов и угрожая мировому и локальному (в том числе и эндемичному) биоразнообразию. В связи с этим инвазивные виды требуют особого внимания ученых, разработки единых стратегий борьбы и создания превентивных мер по контролю их распространения. Согласно Указу Президента Российской Федерации «Об утверждении приоритетных направлений научно-технологического развития и перечня важнейших наукоемких технологий» от 18 июня 2024 г., технологии сохранения биоразнообразия и борьбы с чужеродными видами указаны как одно из первостепенных направлений, что еще раз подчеркивает важность проблемы.

Всестороннее изучение вселенцев в инвазионном ареале позволяет с большей эффективностью подходить к разработке методов контроля и регулирования чужеродных видов. В данной работе с применением разнообразных методов (включая анализ стабильных изотопов и лабораторные эксперименты) изучены основные биологические и экологические особенности брюхоногого моллюска *V. viviparus* – доминирующего вселенца Новосибирского водохранилища.

Благодаря проведенным исследованиям установлено, что максимальная биомасса моллюсков, образующих в условиях инвазивного ареала многочисленные популяции, превышает известные для нативного ареала данные. Высокие значения биомассы обусловлены, среди прочих причин, и увеличением размеров особей в условиях Новосибирского водохранилища. Максимальная высота раковин *V. viviparus*, обнаруженных в исследуемом водоеме, составляла 46,2 мм, что также превышает известные для нативного ареала данные и расширяет представления о фенотипической пластичности вида.

На разных участках Новосибирского водохранилища *V. viviparus* образует популяции, различающиеся размерными характеристиками и плодовитостью. Для их половой структуры зачастую характерно преобладание

самок. Высокая плодовитость в совокупности с яйцеживорождением, повышающим выживаемость молоди в период эмбрионального развития, предположительно стали одним из ключевых факторов быстрого распространения вселенца на новые участки обитания в водохранилище и восстановления популяций после случаев массовой гибели.

Трофическая пластичность *V. viviparus*, позволяющая потреблять как детрит, так и водоросли фитопланктона, не только способствовала успешному освоению различных участков Новосибирского водохранилища с отличающимися характеристиками (уровень трофности, наличие детрита в донных отложениях), но также и определила важную роль моллюсков в биологическом самоочищении водоема. Полученные значения максимальных скоростей фильтрации в лабораторном эксперименте, которые достигали $207 \text{ мл} \cdot \text{ч}^{-1} \cdot \text{экз.}^{-1}$, подтвердили значительную способность моллюсков к биофильтрации, что может способствовать самоочищению водохранилища, что можно отнести к положительным эффектам от инвазии *V. viviparus* в изучаемый водоем.

Продолжительный жизненный цикл и относительно крупные размеры *V. viviparus*, образующего крупные агрегации, в совокупности с особенностями их трофических связей, также определяют роль этих моллюсков в экосистеме как организмов, депонирующих значительное количество важных биогенных элементов, в том числе С и N. Полученные в данной работе результаты показали, что в биомассе *V. viviparus* Бердского залива Новосибирского водохранилища заключены значительные запасы этих элементов. В случае массовой гибели моллюсков, которая наблюдается на осушенных участках водохранилища в периоды искусственного снижения уровня водоема в осенне-зимний период, возможно попадание в воду и на береговые участки значительного количества высвободившихся из разлагающихся тканей биогенов, что может иметь краткосрочные негативные последствия для водопользования и рекреации.

Проведенный с применением протокола Harmonia+ 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 г/м², 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±5,7%), к осени доля самцов несколько возрастала.

4. Среднее количество эмбрионов на самку в разные сезоны варьировало от 4,0±1,0 до 68,3±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±19,3%) и водоросли сестона (34,2±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/м² и $4,2 \pm 0,9$ г N/м², 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 бóльших 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 ЛИТЕРАТУРЫ

1. Алимов, А. Ф. Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах / А. Ф. Алимов, Н. Г. Богущкая, М. И. Орлова и др. – М.: Общество с ограниченной ответственностью Товарищество научных изданий КМК, 2004. – 436 с.
2. Андреев, Н. И. *Viviparus viviparus* (L., 1758) (*Mollusca: Gastropoda*) – новый вид для фауны Новосибирского водохранилища / Н. И. Андреев, С. И. Андреева, М. В. Винарский, Е. А. Лазуткина, М. В. Селезнева // Современное состояние водных биоресурсов: Материалы международной конференции. Новосибирск: Агрос. – 2008. – С. 118–120.
3. Андрианов, В. А. Состояние зообентоса верхней зоны дельты Волги в условиях техногенеза / В. А. Андрианов // Астраханский вестник экологического образования. – 2012. – №3. – С. 107–113.
4. Анистратенко, В. В., Анистратенко, О. Ю. Моллюски. Фауна Украины. Т. 29, Кн. 1: Класс Панцирные или Хитоны, класс Брюхоногие – *Cyclobranchia*, *Scutibranchia* и *Pectinibranchia* (часть) / В. В. Анистратенко, О. Ю. Анистратенко. – Киев: Велес, 2001. – 240 с.
5. Бабушкин, Е. С., Винарский, М. В. Первая находка речной живородки *Viviparus viviparus* в реке Тура (Тюменская область) / Е. С. Бабушкин, М. В. Винарский // Фауна Урала и Сибири. – 2017. – № 1. – С. 19–24.
6. Баженова, О. П. Сукцессии биоценозов Бухтарминского водохранилища / О. П. Баженова, Е. В. Куликов, В. Е. Куликова, В. И. Девятков, А. А. Евсеева. – Омск: Изд-во ФГОУ ВПО ОмГАУ, 2009. – 244 с.
7. Бедова, П. В. Состояние популяции живородки речной *Viviparus viviparus* L. (*Mollusca, Gastropoda*) реки Малая Кокшага / П. В. Бедова // Журнал Сибирского Федерального Университета. Биология. – 2010. – № 3. – С. 335–341.

8. Бейром, С. Г. Изменение природных условий в Средней Оби после создания Новосибирской ГЭС / С. Г. Бейром, Н. В. Вострякова, В. М. Широков. – Новосибирск: Наука, Сиб. отделение, 1973. – 145 с.
9. Березина, Н. А. Цианобактерии как источник питания беспозвоночных: результаты модельного эксперимента / Н. А. Березина, А. В. Тиунов, С. М. Цуриков, С. А. Курбатова, Л. Г. Корнева, О. С. Макарова, С. Н. Быкова // Экология. – 2021. – №3. – С. 234–240. DOI: 10.31857/S0367059721030033.
10. Березкина, Г. В., Аракелова, Е. С. Жизненные циклы и рост некоторых гребнежаберных моллюсков (*Gastropoda: Pectinibranchia*) в водоемах Европейской части России / Г. В. Березкина, Е. С. Аракелова // Труды Зоологического института РАН. – 2010. – Т. 314(1) – С. 80–92.
11. Васечкина, Е. Ф., Казанкова, И. И. Изменение интенсивности физиологических процессов у мидий в друзах / Е. Ф. Васечкина, И. И. Казанкова // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон моря. – 2019. – № 1. – С. 96–105.
12. Васильев, О. Ф. Экологическое состояние Новосибирского водохранилища / О. Ф. Васильев, В. М. Савкин, С. Я. Двуреченская, С. Я. Тарасенко, П. А. Попов, А. Ш. Хабидов // Сибирский экологический журнал. – 2000. – № 2.
13. Визер, А. М. Влияние уровенного режима на сообщества зообентоса в литорали Новосибирского водохранилища / А. М. Визер // Водные и экологические проблемы Сибири и Центральной Азии: труды III Всероссийской научной конференции с международным участием, Барнаул, 28 августа – 01 сентября 2017 года / Институт водных и экологических проблем СО РАН. Барнаул. – 2017. – С. 40–47.
14. Визер, А. М., Визер, Л. С. Современное распространение и экология инвазийного вида моллюска *Viviparus viviparus* L. в Верхней Оби / А. М. Визер, Л. С. Визер // Водные экосистемы Сибири и перспективы их использования. Томск. – 2016. – С. 28–31.

15. Визер, А. М., Дорогин, М. А. Особенности распределения и влияние речной живородки *Viviparus viviparus* (*Gastropoda*, *Viviparidae*) на ихтиофауну Новосибирского водохранилища / А. М. Визер, М. А. Дорогин // Современное состояние водных биоресурсов: материалы международной конференции, г. Новосибирск, 11–13 ноября 2021 г. / под ред. Е. В. Пищенко, И. В. Моружи. – Новосибирск: НГАУ. – 2021. – С. 51–54.
16. Визер, А. М., Дорогин, М. А. Питание и рост молоди стерляди (*Acipenser ruthenus marsiglii* Brandt, 1883) Новосибирского водохранилища / А. М. Визер, М. А. Дорогин // Вестник рыбохозяйственной науки. – 2015. – Т. 2, № 1 (5). – С. 27–31.
17. Винарский, М. В. Чужеродные виды моллюсков в водных экосистемах Западной Сибири: обзор / М. В. Винарский, Н. И. Андреев, С. И. Андреева, И. Е. Казанцев, А. В. Каримов, Е. А. Лазуткина // Российский Журнал Биологических Инвазий. – 2015. – № 2. – С. 2–19.
18. Винарский, М. В., Кантор, Ю. И. Аналитический каталог пресноводных и солоноватоводных моллюсков России и сопредельных стран / М. В. Винарский, Ю. И. Кантор // Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова Рос. акад. наук, Программа фундаментальных научных исследований Президиума РАН «Биоразнообразие природ. систем. Биол. ресурсы России», С.-Петерб. гос. ун-т. – М.: ИПЭЭ РАН, 2016. – 543 с.: ил., табл.
19. Волгина, Д. Д., Яныгина, Л. В. 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.
20. Гидрометеорологический режим озер и водохранилищ СССР. Новосибирское водохранилище и озера бассейна Средней Оби / под ред. В. А. Знаменского, М. Я. Кунявского. – Ленинград: Гидрометеиздат, 1979. – 155 с.
21. ГЭФ-ПРООН-ИМО Программа партнёрства Глобалласт и МИО, 2009: Руководство по оценке статуса балластных вод в стране: серия монографий

программы Глобалласт № 17. – 2009 г. URL: http://globallast.imo.org/wp-content/uploads/2014/11/Mono17_Russian.pdf. (Дата обращения 14.09.2021).

22. Двуреченская, С. Я. Анализ роли различных источников поступления химических веществ в воды Новосибирского водохранилища / С. Я. Двуреченская // Сибирский экологический журнал. – 2012. – № 4. – С. 474–478.

23. Двуреченская, С. Я. Водно-экологические особенности формирования гидрохимического режима Новосибирского водохранилища / С. Я. Двуреченская, Т. М. Булычева, В. М. Савкин // Вода: химия и экология. – 2012. – № 9. – С. 8–13.

24. Дгебуадзе, Ю. Ю. Чужеродные виды в Голарктике: некоторые результаты и перспективы исследований / Ю. Ю. Дгебуадзе // Российский Журнал Биологических Инвазий. – 2014. – № 1. – С. 4–10.

25. Девятков, В. И. Анализ результатов интродукции кормовых беспозвоночных для рыб в озеро Жайсан и водохранилище Буктырма / В. И. Девятков, Б. С. Аубакиров, Г. К. Тарина, А. М. Касымханов, С. Н. Сагиев, С. Б. Нигметжанов, Г. Т. Надирбаева // Вестник науки Казахского агротехнического университета им. С. Сейфуллина (междисциплинарный). – 2022. – №3 (114). Ч.1. – С. 186–199.

26. Девятков, В. И. Беспозвоночные – акклиматизанты водохранилищ Верхнего Иртыша / В. И. Девятков // Экологические проблемы агропромышленного комплекса: материалы междунар. конф. Алматы. – 2004. – С. 83–86.

27. Девятков, В. И. Макрозообентос Бухтарминского водохранилища в 2005–2009 гг. / В. И. Девятков // Selevinia. – 2013. – Том 21. – С. 43–48.

28. Дмитриев, В. В. Моделирование скоростей обменных процессов в водном бактериоценозе / В. В. Дмитриев // Биотехнология. Взгляд в будущее: II Международная научная Интернет-конференция: материалы конф. (Казань, 26 - 27 марта 2013 г.) / Сервис виртуальных конференций Рах Grid; сост. Синяев Д. Н. – Казань: ИП Синяев Д. Н. – 2013. – 434 с.

29. Дубровский, А. В. Мониторинг состояния береговой линии Новосибирского водохранилища, как инструмент решения проблемы качества

воды / А. В. Дубровский, О. И. Малыгина, В. Н. Никитин // Материалы международной научно-практической конференции «Институциональное партнерство в целях устойчивого трансграничного водопользования: Россия и Казахстан», 16 октября 2017, Ханты-Мансийск. – Ханты-Мансийск: ЮГУ. – 2017 – С. 53–55.

30. Ермолаева, Н. И. Водные экосистемы. Особенности формирования зоопланктона водохранилищ / Н. И. Ермолаева // Гос. публич. науч.-техн. б-ка Сиб. отд-ния Рос. акад. наук; Ин-т вод. и экол. проблем Сиб. отд-ния Рос. акад. наук. – Новосибирск: ГПНТБ СО РАН. – 2008. – 69 с.

31. Ермолаева, Н. И. Формирование и современное состояние зоопланктонного сообщества Новосибирского водохранилища: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.08 / Ермолаева Надежда Ивановна. – Новосибирск, 1998. – 18 с.

32. Ермолаева, Н. И., Двуреченская, С. Я. Выявление взаимосвязей химического состава воды Новосибирского водохранилища и характеристик зоопланктона / Н. И. Ермолаева, С. Я. Двуреченская // Сибирский экологический журнал. – 2014. – № 4. – С. 615–625.

33. Жадин, В. И. Исследования по экологии и изменчивости *Vivipara fasciata* Mull. / В. И. Жадин. – Саратов, 1928. – 94 с.

34. Жохов, А. Е. Возрастная структура и сезонная динамика зараженности популяции моллюска *Viviparus viviparus* партенитами трематод / А. Е. Жохов // Зоологический журнал. – 1993. – Т. 7 (1). – С.17–25.

35. Жукова, Т. В. Роль дрейссены (*Dreissena polymorpha* Pallas) в функционировании Нарочанских озер: (обзор) / Т. В. Жукова // Дрейссениды: эволюция, систематика, экология : лекции и материалы докл. II Междунар. шк.-конф., Борок, 11–15 нояб. 2013 г. / Рос. акад. наук, Ин-т биологии внутр. вод РАН, Науч. совет по гидробиологии и ихтиологии РАН, Укр. гидроэкол. о-во ; редкол.: А. В. Крылов, Е. Г. Пряничникова. – Ярославль. – 2013. – С. 55–59.

36. Зиновьев, А. Т. Влияние Новосибирского водохранилища на уровни воды реки Оби в период весеннего половодья (территория города Камень-на-Оби)

/ А. Т. Зиновьев, К. Б. Кошелев, К. В. Марусин // Водное хозяйство России: проблемы, технологии, управление. – 2020. – № 4. – С. 6–18. DOI 10.35567/1999-4508-2020-4-1.

37. 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.

38. Интересова, Е. А. Чужеродные виды рыб в бассейне Оби / Е. А. Интересова // Российский журнал биологических инвазий, 2016 – № 1. – С. 83–100.

39. Интересова, Е. А., Богомолова И. Н. Рыбы притоков Новосибирского водохранилища / Е. А. Интересова, И. Н. Богомолова // Сибирский экологический журнал. – 2013. – № 6. – С. 787–793.

40. Киприянова, Л. М. О современном состоянии высшей водной растительности Новосибирского водохранилища / Л. М. Киприянова, Е. Ю. Зарубина, М. И. Соколова // МНКО, 2009. – №5. – С. 19–22.

41. Корляков, К. А., Нохрин, Д. Ю. Возникновения инвазионного коридора Волга-Обь / К. А. Корляков, Д. Ю. Нохрин // Вестник СМУС74. – 2014. – №2.

42. Котовщиков, А. В., Яныгина, Л. В. Пространственная неоднородность содержания хлорофилла *a* в Новосибирском водохранилище / А. В. Котовщиков, Л. В. Яныгина // Известия АО РГО. – 2018. – №3 (50).

43. Кузменкин, Д. В. Морфометрическая характеристика и некоторые особенности роста живородки обыкновенной (*Viviparus viviparus* L.) в условиях Новосибирского водохранилища / Д. В. Кузменкин // Алтайский зоологический журнал. – 2014. – № 8. – С. 3–10.

44. Курина, Е. М. Распространение чужеродных видов макрозообентоса и их ценотические комплексы в камских водохранилищах / Е. М. Курина, Д. Г. Селезнев, Н. Г. Шерышева // Российский журнал биологических инвазий. – 2021. – Т. 14, № 4. – С. 85–96. <https://doi.org/10.35885/1996-1499-2021-14-4-85-96>.

45. Лешко, Г. А. Экология лужанки речной (*Viviparus viviparus* L.) в Западной Двине / Г. А. Лешко // Весн. Вщебск. дзярж. ун-та. – 2005. – № 4. – С. 134–139.
46. Мирошниченко, А. З. Плодовитость пресноводного моллюска *Viviparus viviparus* L. / А. З. Мирошниченко // Зоологический журнал. – 1958. – Т. 37, № 11. – С. 1635–1644.
47. Михайлов, В. В., Баженова, О.П. Оценка качества вод Новосибирского водохранилища по показателям развития фитопланктона, обилие и особенности его распределения // В. В. Михайлов, О. П. Баженова // Вестник Оренбургского государственного педагогического университета. Электронный научный журнал. – 2019. – № 1 (29). – С. 11–21. DOI: 10.32516/2303-9922.2019.29.2.
48. Михайлов, В. Н., Добролюбов, С. А. Гидрология: учебник для вузов / В. Н. Михайлов, С. А. Добролюбов. – М.; Берлин: Директ-Медиа, 2017. – 752 с.
49. Многолетняя динамика водно-экологического режима Новосибирского водохранилища / В. М. Савкин (и др.). – Рос. акад. наук, Сиб. отд-ние, Институт водных и экол. проблем СО РАН. – Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2014. – 393 с.
50. Новиков, Г. А. Полевые исследования экологии наземных позвоночных животных / Г. А. Новиков. – М.: Сов. наука, 1949. – 490 с.
51. Новиков, Г. А. Теоретические основы и методы изучения питания и трофических связей млекопитающих и птиц / Г. А. Новиков // Русский орнитологический журнал. – 2001. – №154. – С. 673–687.
52. Определитель зоопланктона и зообентоса пресных вод Европейской России. Том 2. Зообентос. Т.2 М.: Товарищество научных изданий КМК, 2016. – 480 с.
53. Орлова, М. И. Экология эстуарных двустворчатых моллюсков Южного Приморья: дис. ... канд. биол. наук: 03.02.10 / Орлова Марина Ивановна – Ленинград, 1990. – 230 с.
54. Остроумов, С. А. О биотическом самоочищении водных экосистем. Элементы теории / С. А. Остроумов // Доклады академии наук (ДАН) . – 2004. – Т.396, № 1. – С.136–141.

55. Павлюченкова, О. В. Морфо-функциональный и кариологический анализ моллюсков надсемейства *Viviparoidae* (*Gastropoda, Pectinibranchia*) фауны России и сопредельных территорий: автореф. дисс. ... канд. биол. наук : 03.00.08 / Павлюченкова Ольга Викторовна. – ЗИН РАН. Ст.-Петербург, 1997. – 19 с.

56. Панов, В. Е. Биологическое загрязнение как глобальная экологическая проблема: международное законодательство и сотрудничество // Чужеродные виды на территории России. Публикации, 2015. URL: http://www.sevin.ru/invasive/publications/panov_02.html. (Дата обращения 16.07.2021).

57. Пежева, М. Х. Детрит озер и его использование пресноводной *Cladocera* / М. Х. Пежева, З. С. Шибзухова, С. Ч. Казанчев, Е. Т. Авалишвили, А. Р. Яндиева // Современные проблемы науки и образования. – 2015. – № 6.

58. Покровский, И. Г. Метод анализа стабильных изотопов углерода и азота в определении диеты хищных птиц / И. Г. Покровский // Зоологический журнал. – 2011. – Т. 90 (№8). – С. 1017–1019.

59. Попов, П. А. Рыбы Новосибирского водохранилища / П. А. Попов, А. М. Визер, Е. Э. Упадышев // Сибирский экологический журнал. – 2012. – №2. – С. 177–186.

60. Прокопов, Г. А. Пресноводная фауна бассейна р. Черной / Г. А. Прокопов // Вопросы развития Крыма. Научно-практический дискуссионно-аналитический сборник. Выпуск 15. Проблемы инвентаризации крымской биоты. – Симферополь: Таврия-плюс. – 2003 – С. 151–174.

61. Протасов, А. А., Силаева, А. А. Контурные группировки гидробионтов в техно- экосистемах ТЭС и АЭС / А. А. Протасов, А. А. Силаева // Киев: Институт гидробиологии НАН Украины. – 2012. – 274 с.

62. Протасов, А.А. О роли дрейссенид в гидроэкосистемах / А.А. Протасов // Материалы II Международной конференции «Дрейссениды: эволюция, систематика, экология». – 2013. – С. 36–48.

63. Пряничникова, Е. Г., Щербина, Г. Х. Сравнение скоростей фильтрации моллюсков *Dreissena polymorpha* (Pall.) и *Dreissena bugensis* (Andr.) в эксперименте

/ Е. Г. Пряничникова, Г. Х. Щербина // Биологические ресурсы пресных вод: беспозвоночные. Рыбинск. – 2005. – С. 278–290.

64. Российский журнал биологических инвазий. 2020. URL: <http://www.sevin.ru/invasjour/>. (Дата обращения 15.07.2021).

65. Рябцева, Ю. С. Брюхоногие моллюски семейства *Viviparidae* Gray, 1847 Европы (сравнительная морфология и особенности биологии): автореф. дисс. ... канд. биол. наук : 03.00.08/ Рябцева Юлия Сергеевна – Киев, 2013. – 24 с.

66. Савкин, В. М. Водохранилища Сибири, водно-экологические и водно-хозяйственные последствия их создания / В. М. Савкин // Сибирский экологический журнал. – 2000. – № 2. – С. 109–121.

67. Савкин, В. М., Двуреченская, С. Я. Влияние многолетнего комплексного использования водных ресурсов на экосистему Новосибирского водохранилища / В. М. Савкин, С. Я. Двуреченская // Вода и экология: проблемы и решения. – 2018. – № 1. – С. 71–82.

68. Савкин, В. М., Двуреченская, С. Я. Ресурсные и водно-экологические проблемы комплексного использования Новосибирского водохранилища / В. М. Савкин, С. Я. Двуреченская // Водные ресурсы. – 2014. – № 4. – С. 456–465.

69. Савкин, В. М., Двуреченская, С. Я. Эколого-водохозяйственные особенности многолетнего использования водных ресурсов Новосибирского водохранилища / В. М. Савкин, С. Я. Двуреченская // Устойчивость водных объектов, водосборных и прибрежных территорий; риски их использования. – Калининград. – 2011. – С. 354–360.

70. Садчиков, А. П., Остроумов, С. А. Экологическое и трофическое значение детрита в водоемах / А. П. Садчиков, С. А. Остроумов // Рыбное хозяйство. – 2017. – №2. – С. 65–69.

71. Самые опасные инвазионные виды России (ТОП-100) / Ред. Дгебуадзе Ю. Ю., Петросян В. Г., Хляп Л. А. – М.:Тов-во научных изданий КМК, 2018. – 688 с.

72. Свириденко, Б. Ф. Элодея канадская *Elodea canadensis* (*Hydrocharitaceae*) на Западно-Сибирской равнине / Б. Ф. Свириденко, Т. В.

Свириденко, А. Н. Ефремов, О. Е. Токарь, К. С. Евженко // Вестник Томского университета: биология. – 2013. – № 3. – С. 46–55.

73. Сон, М. О. Моллюски-вселенцы в пресных и солоноватых водах Северного Причерноморья: Монография / М. О. Сон. – Одесса: Друк, 2007. – 132 с., ил.

74. Стадниченко, А. П. О патогенном воздействии личинок трематод на *Viviparus viviparus* (L., 1758) (*Gastropoda, Prosobranchia*) / А. П. Стадниченко // Паразитология. – 1972. – №4(2). – С. 154–160.

75. Старобогатов, Я. И. Моллюски. Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. / Я. И. Старобогатов, Л. А. Прозорова, В. В. Богатов, Е. М. Саенко. – Санкт-Петербург: Наука. – 2004. – Т. 6. – 528 с.

76. Старобогатов, Я. И., Андреева, С. И. Ареал и его история / Я. И. Старобогатов, С. И. Андреева // Дрейссена: систематика, экология, практическое значение. – М.: Наука. – 1994. – С. 47–55.

77. Стратегия и План действий по сохранению биологического разнообразия Российской Федерации. – Москва: Министерство природных ресурсов и экологии Российской Федерации 2014. – 258 с.

78. Тиунов, А. В. Стабильные изотопы углерода и азота в почвенно-экологических исследованиях / А. В. Тиунов // Известия РАН. Серия биологическая. – 2007. – № 4. – С. 475–489.

79. Уваева, Е. И. Временная изменчивость половой структуры популяции *Viviparus viviparus* (*Mollusca, Gastropoda, Pectinibranchia*) в реке Случь / Е. И. Уваева, Н. М. Шурова, Г. Х. Щербина // Науковий вісник Ужгородського університету: серія: Біологія / голов. ред. В.І.Ніколайчук. – Ужгород: Говерла. – 2016. – Вип. 40. – С. 101–103.

80. Уваева, Е. И. Роль *Viviparus contectus* (Millet) (*Mollusca, Viviparidae*) в осаждении взвесей и трансформации органического вещества в реке Тня (Украина) / Е. И. Уваева, Г. Х. Щербина // Биология внутренних вод. – 2017. – № 4. – С. 61–65.

81. Уваева, Е. И. Роль различий трематодной инвазии самцов и самок живородок (*Mollusca, Gastropoda, Viviparidae*) Центрального Полесья в сохранении воспроизводства их популяций / Е. И. Уваева, Г. Х. Щербина, Е. Д. Шимкович // Ученые записки Казанского университета. Серия Естественные науки. – 2020. – №1. – С.151–161.
82. Уваева, Е. И., Стадниченко, А. П. Седиментационная активность *Viviparus viviparus* (*Mollusca, Gastropoda, Pectinibranchia*) в водохранилище Отсечном / Е. И. Уваева, А. П. Стадниченко // Гидробиологический журнал. – 2016. – Т. 52, № 3. – С. 19–25.
83. Уваева, Е. И., Шимкович, Е. Д. Биоиндикационное значение популяционных характеристик живородок (*Mollusca, Gastropoda, Viviparidae*) в водоемах Центрального Полесья / Е. И. Уваева, Е. Д. Шимкович // Ученые записки Казанского университета. Серия Естественные науки. – 2017. – №3. – С. 521–530.
84. Хлус, Л. Н., Алергуш, М. Г. Внутрипопуляционная изменчивость *Viviparus viviparus* (L.) (*Gastropoda, Vivipariformes*) в предгорье Крыма / Л. Н. Хлус, М. Г. Алергуш // Вестник ИГПИ им. П.П. Ершова. – 2016. – №4 (16). – С. 105–110.
85. Хмелева, Н. Н. Динамика популяций живородки *Viviparus viviparus* (*Gastropoda, Prosobranchia*) в водоемах зоны Чернобыльской АЭС (Беларусь) и Зегженском водохранилище (Польша) / Н. Н. Хмелева, А. П. Голубев, К. Левандовски // Гидробиологический журнал. – 1995. – Т. 31, № 5. – С. 11–21.
86. Цихон-Луканина, Е. М. Трофология водных моллюсков / Е. М. Цихон-Луканина. – М.: Наука, 1987. – 145 с.
87. Черногоренко, Е. В. О видовом составе вивипарид (*Gastropoda, Viviparidae*) Европы и Западной Азии / Е. В. Черногоренко // Зоологический журнал. – 1988. – Т. 67 (5). – С. 645–655.
88. Чужеродные виды на территории России: глоссарий. – 2015. URL: <http://www.sevin.ru/invasive/glossary.html>. (Дата обращения 16.07.2020).
89. Шилькрот, Г. С. Биогеохимические процессы и потоки веществ и энергии в нарушенных водных экосистемах / Г. С. Шилькрот // Известия РАН. Серия географическая. – 2008. – № 3. – С. 35–44.

90. Щербина, Г. Х. Структура биоценоза *Dreissena polymorpha* (Pallas) и роль моллюска в питании плотвы *Rutilus rutilus* (Linnaeus) / Г. Х. Щербина // Биология внутренних вод. – 2008. – №4. – С. 72–80.
91. Эйрих, А. Н. Распределение микроэлементов в донных отложениях Новосибирского водохранилища / А. Н. Эйрих, Т. Г. Серых, Е. Ю. Дрюпина // МНКО. – 2011. – №4(29). – С. 387–392.
92. Яныгина, Л. В. Особенности многолетней динамики зообентоса на зарегулированном участке р. Обь / Л. В. Яныгина // Журнал Сибирского федерального университета. Биология. – 2016а. – Т. 9, № 4. – С. 427–440.
93. Яныгина, Л. В. Региональные особенности вселения чужеродных макробеспозвоночных в водные экосистемы бассейна р. Обь / Л. В. Яныгина // Сибирский экологический журнал. – 2016б. – №3. – С. 459–467. doi: 10.15372/SEJ20160316.
94. Яныгина, Л. В. Роль *Viviparus viviparus* (L.) (*Gastropoda*, *Viviparidae*) в формировании сообществ макрозообентоса Новосибирского водохранилища / Л. В. Яныгина // Российский журнал Биологических Инвазий. – 2011а. – № 4. – С. 98–107.
95. Яныгина, Л. В. Современное состояние и многолетняя динамика зообентоса Новосибирского водохранилища / Л. В. Яныгина // Биология внутренних вод. – 2011б. – № 2. – С. 65–70.
96. Яныгина, Л. В. Стабильные изотопы углерода и азота в органическом матрикс 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.
97. 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: 10.1134/S1995425520020110.

98. Яныгина, Л. В. Этапы формирования и современное состояние фауны моллюсков Новосибирского водохранилища / Л. В. Яныгина // Экология. – 2011в. – № 1. – С. 73–76.
99. Яныгина, Л. В., Визер, А. М. Многолетняя динамика и современное распределение речной живородки (*Viviparus viviparus*) / Л. В. Яныгина, А. М. Визер // Вестник Томского государственного университета. Биология. – 2020. – №49. – С. 149–165. DOI: 10.17223/19988591/49/8.
100. Яныгина, Л. В. Инвазия речной живородки *Viviparus viviparus* как фактор формирования донных сообществ Новосибирского водохранилища / Л. В. Яныгина // Моллюски: биология, экология, эволюция и формирование малакофаун: тезисы докладов Всероссийской научной конференции с международным участием. – Ярославль: Филигрань. – 2019. – С. 105.
101. Уваєва, О. І. Репродуктивний потенціал калюжниць (*Mollusca, Viviparidae*) Українського Полісся / О. І. Уваєва, О. Алпатова, Р. Власенко // Вісн. Львів. ун-ту. Сер. біол. – 2019. – Вип. 80. – С. 154–159.
102. Уваєва, О. І. Сезонна динаміка кількісного розвитку калюжниць (*Mollusca, Viviparidae*) у водоймах Полісся / О. І. Уваєва // Природничий альманах. Серія: Біологічні науки. – 2018. – Вип. 25. – С. 82–88.
103. Уваєва, О. І. Фільтраційна здатність живородки болотяної (*Mollusca: Opisthobranchia: Viviparidae*) за дії різних абіотичних чинників водного середовища / О. І. Уваєва // Вісник Львівського університету. Серія біологічна. – 2012. – Вип. 58. – С. 144–149.
104. Aharon, P. Records of reef environmental histories: stable isotopes in corals, giant clams, and calcareous algae / P. Aharon // Coral Reefs. – 1991. – № 10. – P. 71–90. Doi: 10.1007/BF00571826.
105. Aikio, S. Lag-phases in alien plant invasions: Separating the facts from the artefacts / S. Aikio, R. Duncan, P. Hulme // Oikos. – 2010. – № 119. – P. 370–378. 10.1111/j.1600-0706.2009.17963.x.
106. Alexandrov, B. Trends of aquatic alien species invasions in Ukraine / B. Alexandrov, A. Boltachev, T. Kharchenko, A. Lyashenko, M. Son, P. Tsarenko, V.

Zhukinsky // Aquatic Invasions. – 2007. – №2(3). – P. 215–242. doi: <http://dx.doi.org/10.3391/ai.2007.2.3.8>.

107. Altieri, P. Differential use of trophic resources between an exotic and a coexisting native snail / P. Altieri, L. E. Paz, A. C. Ferreira, K. D. Colpo, A. R. Capítulo, R. Jensen, V. Costa, C. Ocon // Limnology. – 2022. – № 23. – P. 103–110. <https://doi.org/10.1007/s10201-021-00671-1>.

108. Anderson, L. G. The Role of Tourism and Recreation in the Spread of Non-Native Species: A Systematic Review and MetaAnalysis / L. G. Anderson, S. Roccliffe, N. R. Haddaway, A. M. Dunn // PLOS ONE. – 2015. – № 10 (10). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0140833>.

109. Apolinarska, K., Pełechaty, M. Inter- and intra-specific variability in $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{18}\text{O}$ values of freshwater gastropod shells from lake Lednica, Western Poland / K. Apolinarska, M. Pełechaty // Acta Geologica Polonica. – 2017. – № 67(3). – P. 441–458. Doi: 10.1515/agp-2016-0028.

110. Arias, A. Integrative taxonomy reveals the occurrence of the Asian freshwater snail *Sinotaia cf. quadrata* in inland waters of SW Europe / A. Arias, I. Fernández-Rodríguez, O. Sánchez Fernández, Y. J. B. Pichs // Aquatic Invasions. – 2020. – № 15. – P. 616–632. <https://doi.org/10.3391/ai.2020.15.4.05> 617.

111. Atkinson, C. L. Stream discharge and floodplain connections affect seston quality and stable isotopic signatures in a coastal plain stream / C. L. Atkinson, S. W. Golladay, S. P. Opsahl, A. P. Covich // Journal of the North American Benthological Society. – 2009. – №.28(2). – P. 360–370. doi:10.1899/08-102.1.

112. Bailey, S. A. An overview of thirty years of research on ballast water as a vector for aquatic invasive species to freshwater and marine environments / S. A. Bailey // Aquatic Ecosystem Health & Management. – 2015. – №18(3). – P. 261–268. DOI: 10.1080/14634988.2015.1027129.

113. Balzani, P., Haubrock, P. J. Expanding the invasion toolbox: including stable isotope analysis in risk assessment / P. Balzani, P. J. Haubrock // NeoBiota. – 2022. – № 76. – P. 191–210. <https://doi.org/10.3897/neobiota.76.77944>.

114. Basen, T. Phytoplankton food quality effects on Gammarids: Benthic-pelagic coupling mediated by an invasive freshwater clam / T. Basen, R. Sahm, K.-O. Rothhaupt, D. Martin-Creuzburg // *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. – 2013. – № 70. – P. 198–207. [10.1139/cjfas-2012-0188](https://doi.org/10.1139/cjfas-2012-0188).

115. Bearhop, S. Determining trophic niche width: a novel approach using stable isotope analysis / S. Bearhop, C. E. Adams, S. Waldron, R. A. Fuller, H. Macleod // *Journal of Animal Ecology*. – 2004. – №73. – P. 1007–1012. [doi:10.1111/j.0021-8790.2004.00861.x](https://doi.org/10.1111/j.0021-8790.2004.00861.x).

116. Bertão, A. Ecological interactions between invasive and native fouling species in the reservoir of a hydroelectric plant / A. Bertão, R. Leite, A. Horodesky, M. Pie, T. Zanin, O. Netto, A. Ostrensky // *Hydrobiologia*. – 2021. – №848. – P. 1–17. [10.1007/s10750-021-04706-7](https://doi.org/10.1007/s10750-021-04706-7).

117. Blackburn, T. M. A proposed unified framework for biological invasions / T. M. Blackburn, P. Pyšek, S. Bacher, J. T. Carlton, R. P. Duncan, V. Jarošík, J. R. U. Wilson, D. M. Richardson // *Trends in Ecology & Evolution*. – 2011. – №26(7). – P. 333–339. [doi:10.1016/j.tree.2011.03.023](https://doi.org/10.1016/j.tree.2011.03.023).

118. Bodey, T. Invasions and stable isotope analysis – informing ecology and management / T. Bodey, S. Bearhop, R. McDonald, C. R. Veitch, M. Clout, D. Towns // *Occasional Papers of the IUCN Species Survival Commission*. – 2011. – № 42. – P. 148–151.

119. Bódis, E. Empty native and invasive bivalve shells as benthic habitat modifiers in a large river / E. Bódis, B. Tóth, J. Szekeres, P. Borza, R. Sousa // *Limnologica - Ecology and Management of Inland Waters*. – 2014. – № 49. – P. 1–9. <https://doi.org/10.1016/j.limno.2014.07.002>.

120. Bourdeau, P. What can aquatic gastropods tell us about phenotypic plasticity? A review and meta-analysis / P. Bourdeau, R. Butlin, C. Brönmark, T. Hoverman, J. Hollander, // *Heredity*. – 2015. – № 115. – P. 312–321. <https://doi.org/10.1038/hdy.2015.58>.

121. Bowen, S. H. Composition and nutritional value of detritus. In *Detritus and Microbial Ecology in Aquaculture: Proceedings of the Conference on Detrital Systems*

for Aquaculture / S. H. Bowen; edited by: D. S. W. Moriarty, R. S. V. Pullin. – ICLARM, Manila, Philippines. – 1987. – P. 192–216.

122. Brendelberger, H., Jurgens, S. Suspension feeding in *Bithynia tentaculata* (*Prosobranchia*, *Bithyniidae*), as affected by body size, food, and temperature / H. Brendelberger, S. Jurgens // *Oecologia*. – 1993. – № 94. – P. 36–42.

123. Burlakova, L. E. Invasive mussels induce community changes by increasing habitat complexity / L. E. Burlakova, A. Y. Karatayev, V. A. Karatayev // *Hydrobiologia*. – 2011. – №685(1). – P. 121–134. doi:10.1007/s10750-011-0791-4. doi:10.1007/s10750-011-0791-4.

124. Bury, J. A. Distribution of the non-native viviparid snails, *Bellamya chinensis* and *Viviparus georgianus*, in Minnesota and the first record of *Bellamya japonica* from Wisconsin / J. A. Bury, B. E. Sietman, B. N. Karns // *J. Freshwater. Ecol.* – 2007. – Vol. 22. – P. 697–703. DOI:10.1080/02705060.2007.9664830.

125. Buttner, K., Heidinger, R. C. Rate of filtration in the Asiatic clam, *Corbicula fluminea* / K. Buttner, R. C. Heidinger. // *Transactions of the Illinois State Academy of Sciences*. – 1981. – № 74. – P. 13–17.

126. Cardeccia, A. Assessing biological invasions in European Seas: Biological traits of the most widespread non-indigenous species / A. Cardeccia, A. Marchini, A. Occhipinti-Ambrogi, B. Galil, S. Gollasch, D. Minchin, A. Narščius, S. Olenin, H. Ojaveer // *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. – 2018. – №201. – P. 17–28. doi:10.1016/j.ecss.2016.02.014. doi:10.1016/j.ecss.2016.02.014.

127. Casey, S. T. Hydrologic controls on aperiodic spatial organization of the ridge–slough patterned landscape / S. T. Casey, M. J. Cohen, S. Acharya, D. A. Kaplan, J. W. Jawitz // *Hydrology and Earth System Sciences*. – 2016. – № 20. – P. 4457–4467. Doi: 10.5194/hess-20-4457- 2016.

128. Casties, I. Life history traits of aquatic non-indigenous species: freshwater vs. marine habitats / I. Casties, E. Briski // *Aquatic Invasions*. – 2019. – №14(4). – P. 566–581. <https://doi.org/10.3391/ai.2019.14.4.01>.

129. Cataldo, D. Impact of the invasive golden mussel (*Limnoperna fortunei*) on phytoplankton and nutrient cycling / D. Cataldo, I. O’Farrell, E. Paolucci, F. Sylvester,

D. Boltovskoy // Aquatic Invasions. – 2012. – № 7 (1). – P. 91–100. 10.3391/ai.2011.ICAIS.

130. Chapman, D. S. Invasion of freshwater ecosystems is promoted by network connectivity to hotspots of human activity / D. S. Chapman, I. D. M. Gunn, H. E. K. Pringle, G. M. Siriwardena, P. Taylor, S. J. Thackeray, N. J. Willby, L. Carvalho // Global Ecology and Biogeography. – 2019. – №29 (4). – P. 645–655. doi:10.1111/geb.13051.

131. Chauvaud, L. What's hiding behind ontogenetic $\delta^{13}\text{C}$ variations in mollusk shells? New insights from the great scallop (*Pecten maximus*) / L. Chauvaud, J. Thébaud, J. Clavier et al. // Estuaries and Coasts. – 2011. – №34. – P. 211–220. doi:10.1007/s12237-010-9267-4.

132. Cherry, D. S. Potential effects of Asian clam (*Corbicula fluminea*) die-offs on native freshwater mussels (*Unionidae*) I: water-column ammonia levels and ammonia toxicity / D. S. Cherry, J. L. Scheller, N. L. Cooper, J. R. Bidwell // Journal of the North American Benthological Society. – 2005. – № 24(2). – P. 369–380. 10.1899/04-073.1.

133. Clausen, I., Riisgard, H. U. Growth, filtration and respiration in the mussel *Mytilus edulis*: no evidence for physiological regulation of the filter-pump to nutritional needs / I. Clausen, H. U. Riisgard // Marine Ecology Progress Series. – 1996. – №141. – P. 37–45.

134. Clements, J. C., Rawlings, T. A. Ontogenetic shifts in the predatory habits of the northern moon snail (*Lunatia heros*) on the Northwestern Atlantic Coast / J. C. Clements, T. A. Rawlings // Journal of Shellfish Research. – 2014. – № 33(3). – P. 755–768. Doi: 10.2983/035.033.0310.

135. Colautti, R. I. Propagule Pressure: A Null Model for Biological Invasions / R. I. Colautti, I. A. Grigorovich, H. J. MacIsaac // Biological Invasions. – 2006. – №8(5). – P. 1023–1037. doi:10.1007/s10530-005-3735-y.

136. Collas, F. P. L. Invasion biology and risk assessment of the recently introduced Chinese mystery snail, *Bellamya (Cipangopaludina) chinensis* (Gray, 1834), in the Rhine and Meuse River basins in Western Europe / F. P. L. Collas, S. K. D. Breedveld, J. Matthews, G. van der Velde, R. S. E. W. Leuven // Aquatic Invasions. – 2017. – №12(3). – P. 275–286. <https://doi.org/10.3391/ai.2017.12.3.02>.

137. Convention on Biological Diversity. 1992. URL: <https://www.cbd.int/convention/> (Дата обращения 15.02.2020).
138. Cook, P. M. A ciliary feeding mechanism in *Viviparus viviparus* (L.) / P. M. Cook // *Journal of Molluscan Studies*. – 1949. – Vol.27 (№6). – P. 265–271. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.mollus.a064541>.
139. Cowie, R. H. Pathways of introduction of nonindigenous land and freshwater snails and slugs. In *Invasive species: vectors and management strategies* / R. H. Cowie, D. G. Robinson; edited by: M. Williamson. – Washington: Island Press. – 2003. – P. 93–122.
140. Crooks, J. A. Characterizing ecosystem-level consequences of biological invasions: the role of ecosystem engineers / J. A. Crooks // *Oikos*. – 2002. – №97(2). – P.153-166. doi:10.1034/j.1600-0706.2002.970201.x.
141. Crooks, J. A. Lag times and exotic species: The ecology and management of biological invasions in slow-motion / J. A. Crooks // *Ecoscience*. – 2005. – № 12. – P. 316–329. doi:10.2980/i1195-6860-12-3-316.1.
142. D'hondt, B. Harmonia+ and Pandora+: risk screening tools for potentially invasive plants, animals and their pathogens / B. D'hondt, S. Vanderhoeven, S. Roelandt, F. Mayer, F. V. Versteirt, T. Adriaens, E. Ducheyne, G. San Martin, J.-C. Grégoire, I. Stiers, S. Quoilin, J. Cigar, A. Heughebaert, E. Branquart // *Biological Invasions*. – 2015. – Vol. 17. – P. 1869–1883. <https://doi.org/10.1007/s10530-015-0843-1>.
143. Dermott, R., Kerec, D. Changes to the deepwater benthos of eastern Lake Erie since the invasion of *Dreissena*: 1979-1993 / R. Dermott, D. Kerec // *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. – 1997. – № 54(4). – P. 922–930.
144. Devin, S. Beisel, J.-N. Biological and ecological characteristics of invasive species: a gammarid study / S. Devin, J.-N. Beisel // *Biological Invasions*. – 2006. – №9(1). – P. 13–24. doi:10.1007/s10530-006-9001-0. doi:10.1007/s10530-006-9001-0.
145. Diagne, C. High and rising economic costs of biological invasions worldwide / C. Diagne, B. Leroy, A.C. Vaissière, R. E. Gozlan, D. Roiz, I. Jarić, J.-M. Salles, C. J. A. Bradshaw, F. Courchamp // *Nature*. – 2021. – № 592(7855). – P. 571–576. <https://doi.org/10.1038/s41586-021-03405-6>.

146. Didham, R. K. Are invasive species the drivers of ecological change? / R. K. Didham, J. M. Tylianakis, M. A. Hutchison, R. M. Ewers, N. J. Gemmill // *Trends in Ecology & Evolution*. – 2005. – №20. – P.470–474.
147. Diggins, T. P. A Seasonal Comparison of Suspended Sediment Filtration by Quagga (*Dreissena bugensis*) and Zebra (*D. polymorpha*) Mussels / T. P. Diggins // *Journal of Great Lakes Research*. – 2001. – №27(4). – P. 457–466. doi:10.1016/s0380-1330(01)70660-0.10.1016/s0380-1330(01)70660-0.
148. Dillon, R. *The Ecology of Freshwater Mollusks* / R. Dillon – Cambridge: Cambridge University Press, 2000. – 509 p. doi:10.1017/CBO9780511542008.
149. Doi, H. Stable isotopes indicate individual level trophic diversity in the freshwater gastropod *Lymnaea stagnalis* / H. Doi, N. I. Yurlova, E. Kikuchi, S. Shikano, E. N. Yadrenkina, S. N. Vodyanitskaya, E. I. Zuykova // *Journal of Molluscan Studies*. – 2010. – №76(4). – P. 384–388. doi:10.1093/mollus/eyq020.
150. Douda, K. Direct impact of invasive bivalve (*Sinanodonta woodiana*) parasitism on freshwater fish physiology: evidence and implications / K. Douda, J. Velíšek, J. Kolářová, K. Rylková, O. Slavík, P. Horký, I. Langrová // *Biological Invasions*. – 2016. – № 19(3). – P. 989–999. doi:10.1007/s10530-016-1319-7.
151. Dudgeon, D. Freshwater biodiversity: importance, threats, status and conservation challenges / D. Dudgeon, A. H. Arthington, M. O. Gessner, Z.-I. Kawabata, D. J. Knowler, C. Lévêque, R. J. Naiman, A.-H. Prieur-Richard, D. Soto, M. L. J. Stiassny, C. A. Sullivan // *Biological Reviews*. – 2005. – №81(02). P. 163–182. doi:10.1017/s1464793105006950.
152. Elliot, M. Profiles of trace elements and stable isotopes derived from giant long-lived *Tridacna gigas* bivalves: potential applications in paleoclimate studies / M. Elliot, K. Welsh, C. Chilcott, M. McCulloch, J. Chappell, B. Ayling // *Paleogeography, Palaeoclimatology, Paleoecology*. – 2009. – №280(1-2). – P. 132–142. Doi: 10.1016/j.palaeo.2009.06.007.
153. European strategy on invasive alien species: Convention on the Conservation of European Wildlife and Habitats (Bern Convention). – Strasbourg: Council of Europe, 2002. – 22 p.

154. Fahnenstiel, G. L. Effects of zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) colonization on water quality parameters in Saginaw Bay, Lake Huron / G. L. Fahnenstiel, G. A. Lang, T. F. Nalepa, T. H. Johengen // *Journal of Great Lakes Research*. – 1995. – № 21(4). – P. 435–448.

155. Fantle-Lepczyk, J. E. Economic costs of biological invasions in the United States / J. E. Fantle-Lepczyk, P. J. Haubrock, A. M. Kramer, R. N. Cuthbert, A. J. Turbelin, R. Crystal-Ornelas, C. Diagne, F. Courchamp // *Science of The Total Environment*. – 2022. – №806. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2021.151318>.

156. Fargione, J. Community assembly and invasion: an experimental test of neutral versus niche processes / J. Fargione, C. S. Brown, D. Tilman // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. – 2003. – №100. – P. 8916–8920.

157. France, R. L. Differentiation between littoral and pelagic food webs in lakes using stable carbon isotopes / R. L. France // *Limnology and Oceanography*. – 1995. – 40(7). – P. 1310–1313. doi:10.4319/lo.1995.40.7.1310.

158. Fruh, D. Physico-chemical variables determining the invasion risk of freshwater habitats by alien mollusks and crustaceans / D. Fruh, S. Stoll, P. Haase // *Ecology and Evolution*. – 2012. – Vol. 2, № 11. – P. 2843–2853.

159. Fry, B. *Stable Isotope Ecology* / B. Fry. – New York: Springer, 2006. – 316 p.

160. Fryer, S. E., Bayne, C. J. Host–Parasite Interactions in Molluscs / S. E. Fryer, C. J. Bayne // *Progress in Molecular and Subcellular Biology*. – 1996. – P. 131–153. doi:10.1007/978-3-642-79735-4_7.

161. Fuller, P. L. Vectors of Invasions in Freshwater Invertebrates and Fishes. In *Biological Invasions in Changing Ecosystems* / P. L. Fuller; edited by: J. Canning-Clode. – Berlin: De Gruyter. – 2015. – P. 88–115. doi:10.1515/9783110438666-009.

162. Funk, J. L. Differences in plasticity between invasive and native plants from a low resource environment / J. L. Funk // *Journal of Ecology*. – 2008. – №96(6). – P. 1162–1173. doi:10.1111/j.1365-2745.2008.01435.x.

163. Galil, B. S. Loss or gain? Invasive aliens and biodiversity in the Mediterranean Sea / B. S. Galil // *Marine Pollution Bulletin*. – 2007. – №55 (7–9). – P. 314–322. doi:10.1016/j.marpolbul.2006.11.008.
164. Gallardo, B., Aldridge, D. The «dirty dozen»: Socio-economic factors amplify the invasion potential of 12 high-risk aquatic invasive species in Great Britain and Ireland / B. Gallardo, D. Aldridge // *Journal of Applied Ecology*. – 2013. – №50. 10.1111/1365–2664.12079.
165. Garcia-Berthou, E. Non-indigenous animal species naturalized in Iberian inland waters. In *Biological invaders in inland waters: Profiles, distribution, and threats* // E. Garcia-Berthou, D. Boix, M. Clavero; edited by: F. Gherardi. – Dordrecht: Springer. – 2007. – P. 123–140.
166. Gillis, P. L., Mackie, G. Impact of the zebra mussel, *Dreissena polymorpha*, on populations of *Unionidae* (*Bivalvia*) in Lake St. Clair / P. L. Gillis, G. Mackie // *Canadian Journal of Zoology*. – 1994. – № 72. – P. 1260–1271. 10.1139/z94-168.
167. Gladyshev, I. Stable Isotope Analyses in Aquatic Ecology (a review) / I. Gladyshev // *Journal of Siberian Federal University. Biology*. – 2009. – №2. – P. 381–402. <https://doi.org/10.17516/1997-1389-0220>.
168. Grabowski, M. How to be an invasive gammarid (*Amphipoda: Gammaroidea*) – Comparison of life history traits / M. Grabowski, K. Bacela, A. Konopacka, K. Bacela, A. Konopacka // *Hydrobiologia*. – 2007. – Vol. 590. – P. 75–84.
169. Gracick, T., Fried, B. Echinostomiasis: a common but forgotten food-borne disease / T. Gracick, B. Fried // *American Journal of Tropical Medicine and Hygiene*. – 1998. – №58. – P. 501–504.
170. Gu, B. Factors controlling seasonal variations in stable isotope composition of particulate organic matter in a soft water eutrophic lake / B. Gu, A. Chapman, C. Schelske // *Limnology and Oceanography*. – 2006. – Vol. 51, №6. – P. 2837–2848. 10.4319/lo.2006.51.6.2837.
171. Haak, D. M. Bioenergetics and habitat suitability models for the Chinese mystery snail (*Bellamya chinensis*) / D. M. Haak // Nebraska: University of Nebraska-Lincoln, 2015. – 234 p.

172. Hall, R. Exotic snails dominate nitrogen and carbon cycling in a highly productive stream / R. Hall, J. L. Tank, M. F. Dybdahl // *Frontiers in Ecology and the Environment*. – 2003. – № 1(8). – P. 407–411. doi:10.1890/1540-9295(2003)001[0407:ESDNAC]2.0.CO;2.

173. Hanson, D. Slipping through the cracks: the taxonomic impediment conceals the origin and dispersal of *Haminoea japonica*, an invasive species with impacts to human health / D. Hanson, S. Cooke, Y. Hirano, M. Malaquias, F. Crocetta, A. Valdes // *PloS one*. – 2013. – № 8(10). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0077457>.

174. Havel, J. Resistance to desiccation in aquatic invasive snails and implications for their overland dispersal / J. Havel, L. Bruckerhoff, M. Funkhouser, A. Gemberling // *Hydrobiologia*. – 2014. – №741. – P. 1–12. 10.1007/s10750-014-1839-z.

175. Hayes, K. R., Barry, S. C. Are there any consistent predictors of invasion success? / K. R. Hayes, S. C. Barry // *Biological Invasions*. – 2007. – №10(4). – P. 483–506. doi:10.1007/s10530-007-9146-5 10.1007/s10530-007-9146-5.

176. Höckelmann, C., Pusch, M. The respiration and filter-feeding rates of the snail *Viviparus viviparus* (*Gastropoda*) under simulated stream conditions / C. Höckelmann, M. Pusch // *Archiv für Hydrobiologie*. – 2002. – №149. – P. 553–568.

177. Hoellein, T. J. Contributions of freshwater mussels (*Unionidae*) to nutrient cycling in an urban river: filtration, recycling, storage, and removal / T. J. Hoellein, C. B. Zarnoch, D. A. Bruesewitz, J. DeMartini // *Biogeochemistry*. – 2017. – № 135. – P. 307–324 (2017). <https://doi.org/10.1007/s10533-017-0376-z>.

178. Hoffmann, B. D., Courchamp, F. Biological invasions and natural colonisations: are they that different? / B. D. Hoffmann, F. Courchamp // *NeoBiota*. – 2016. – №29. – P. 1–14. doi:10.3897/ neobiota.29.6959.

179. Holland, R. E. Changes in planktonic diatoms and water transparency in Hatchery Bay, Bass Island area, western Lake Erie since the establishment of the zebra mussel / R. E. Holland // *Journal of Great Lakes Research*. – 1993. – № 19. – P. 617–624.

180. Hulme, P. E. Biological invasions in Europe: drivers, pressures, states, impacts and responses. In *Biodiversity under threat* (Issues in environmental science and

technology) / P. E Hulme; edited by: R. Hester, R. M. Harrison. – Cambridge: Royal Society of Chemistry. – 2007. – №25. – P. 56–80.

181. Ishikawa, R. Indication of the Hanle effect by comparing the scattering polarization observed by CLASP in the Ly α and Si III 120.65 nm lines / R. Ishikawa, J. T. Bueno, H. Uitenbroek et al. // *The Astrophysical Journal*. – 2017. – № 841(1). doi: 10.3847/1538-4357/aa6ca9.

182. Jakubik, B. Food and feeding of *Viviparus viviparus* (L.) (*Gastropoda*) in dam reservoir and river habitats / B. Jakubik // *Polish Journal of Ecology*. – 2009. – №57. – P. 321–330.

183. Jakubik, B. Life strategies of *Viviparidae* (*Gastropoda*; *Caenogastropoda*; *Archtaenioglossa*) in various aquatic habitats *Viviparus viviparus* (Linnaeus, 1758) and *V. contectus* (Millet, 1813) / B. Jakubik // *Folia Malacologica*. – 2012. – Vol. 20 (3). – P. 145–179.

184. Jakubik, B. Reproduction as a variable life history trait in freshwater snail *Viviparus viviparus* (Linnaeus, 1758) (*Gastropoda*: *Architaenioglossa*: *Viviparidae*) / B. Jakubik // *Ekologia Bratislava*. – 2011. – №30. – P. 79–90. 10.4149/ekol-2011-01-79.

185. Jakubik, B. Size structure and age, mortality and fertility in *Viviparus viviparus* (L.) / B. Jakubik // *Folia Malacologica*. – 2007. – V. 15. (3). – P. 109–117.

186. Jeschke, J. M. Tens rule. In: *Invasion Biology: Hypotheses and Evidence* / J. M. Jeschke, P. Pyšek; edited by: J. M. Jeschke, T. Heger. – CABI, Wallingford, UK. – 2018. – P. 124–132. <https://doi.org/10.1079/9781780647647.0124>.

187. Johansson, M. L. ICAIS provides a unique forum for synthesizing knowledge of aquatic invasive species / M. I. Johansson, B. Koenig, S. A. Bailey // *Management of Biological Invasions*. – 2021. – №12(1). – P. 1–7. <https://doi.org/10.3391/mbi.2021.12.1.01>.

188. Johnson, P. T. J. Interactions among invaders: community and ecosystem effects of multiple invasive species in an experimental aquatic system / P. T. J. Johnson, J. D. Olden, C. Solomon, M. J. Vander Zanden // *Oecologia*. – 2009. – Vol. 159, 1. – P. 161–170. doi:10.1007/s00442-008-1176-x.

189. Kamimura, S., Tsuchiya, M. The effect of feeding behavior of the gastropods *Batillaria zonalis* and *Cerithideopsis cingulata* on their ambient environment / S. Kamimura, M. Tsuchiya // *Marine Biology*. – 2004. – № 144. – P. 705–712. <https://doi.org/10.1007/s00227-003-1238-x>
190. Kappes, H., Haase, P. Slow, but steady: dispersal of freshwater mollusks / H. Kappes, P. Haase // *Aquatic Sciences*. – 2012. – Vol. 74. – P. 1–14.
191. Karatayev, A. Y. Invaders are not a random selection of species / A. Y. Karatayev, L. E. Burlakova, D. K. Padilla, S. E. Mastitsky, S. Olenin // *Biological Invasions*. – 2009. – №11(9). – P. 2009–2019. doi:10.1007/s10530-009-9498-0.
192. Karatayev, A. Y. The effects of *Dreissena polymorpha* (Pallas) invasion on aquatic communities in Eastern Europe / A. Y. Karatayev, L. E. Burlakova, D. K. Padilla // *Journal of Shellfish Research*. – 1997. – № 16. – P. 187–203.
193. Karatayev, A. Y. The invasive bivalves *Dreissena polymorpha* and *Limnoperna fortunei*: parallels, contrasts, potential spread and invasion impacts / A. Y. Karatayev, D. Boltovskoy, D. K. Padilla, L. E. Burlakova // *Journal of Shellfish Research*. – 2007. – № 26(1). – P. 205–213. [https://doi.org/10.2983/0730-8000\(2007\)26\(205:TIBDPA\)2.0.CO;2](https://doi.org/10.2983/0730-8000(2007)26(205:TIBDPA)2.0.CO;2).
194. Karlson, A. M. L. Nitrogen fixed by cyanobacteria is utilized by deposit-feeders / A. M. L. Karlson, E. Gorokhova, R. Elmgren // *PLoS ONE*. – 2014. – №9(8). doi:10.1371/journal.pone.0104460.
195. Keller, G., Ribí, G. Fish predation and offspring survival in the prosobranch snail *Viviparus ater* / G. Keller, G. Ribí // *Oecologia*. – 1993. – Vol. 93, № 4. – P. 493–500. DOI: 10.1007/bf00328956.
196. Keller, R. P. Fecundity as a basis for risk assessment of nonindigenous freshwater molluscs / R. P. Keller, J. M. Drake, D. M. Lodge. // *Conservation Biology*. – 2007. – № 21(1). – P. 191–200. doi:10.1111/j.1523-1739.2006.00563.x.
197. Kingsbury, S. E. A review of the non-indigenous Chinese mystery snail, *Cipangopaludina chinensis* (Viviparidae), in North America, with emphasis on occurrence in Canada and the potential impact on indigenous aquatic species / S. E.

Kingsbury, D. F. McAlpine, Y. Cheng, E. Parker, L. M. Campbell // *Environmental Reviews*. – 2020. – №29(2). – P. 182–200. <https://doi.org/10.1139/er-2020-0064>.

198. Kirichenko, N. Economic costs of biological invasions in terrestrial ecosystems in Russia. In: *The economic costs of biological invasions around the world* / N. Kirichenko, P. J. Haubrock, R. N. Cuthbert, E. Akulov, E. Karimova, Y. Shneider, C. Liu, E. Angulo, C. Diagne, F. Courchamp; edited by R. D. Zenni, S. McDermott, E. García-Berthou, F. Essl // *NeoBiota*. – 2021. – №67. – P. 103–130. <https://doi.org/10.3897/neobiota.67.58529>.

199. Kiyashko, S. I. Stable carbon isotope ratios differentiate autotrophs supporting animal diversity in Lake Baikal / S. I. Kiyashko, P. Richard, T. Chandler, T. A. Kozlova, D. F. Williams // *Comptes Rendus de l'Académie Des Sciences. Series III. Sciences de La Vie*. – 1998. – № 321(6). – P. 509–516. doi:10.1016/s0764-4469(98)80783-x.

200. Kline Jr., T. C. Recycling of elements transported upstream by runs of pacific salmon: II. $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ evidence in the Kvichak River Watershed, Bristol Bay, Southwestern Alaska / T. C. Kline Jr., J. J. Goering, O. A. Mathisen, P. H. Poe, P. L. Parker, R. S. Scalan // *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. – 2011. – №50(11). – P. 2350–2365. <https://doi.org/10.1139/f93-259>.

201. Kolar, C. S., Lodge, D. M. Progress in invasion biology: predicting invaders / C. S. Kolar, D. M. Lodge // *Trends in Ecology & Evolution*. – 2001. – №16(4). – P. 199–204. doi:10.1016/s0169-5347(01)02101-2.

202. Kroiss, S. The mystery of the Chinese mystery snail: ecological impacts of an invader / S. Kroiss // *Undergraduate Ecology Research Reports. Institute of Ecosystem Studies: Millbrook, NY.*, 2005. – 12 p.

203. Laamrani, H. Factors affecting the distribution and abundance of two prosobranch snails in a thermal spring / H. Laamrani, K. Khallayoune, B. Delay, J.-P. Pointier // *Journal of Freshwater Ecology*. – 1997. – № 12(1). – № 75–79. DOI: 10.1080/02705060.1997.9663510.

204. Lartaud, F. Influence of food supply on the $\delta^{13}\text{C}$ signature of mollusk shells: implications for palaeoenvironmental reconstitutions / F. Lartaud, L. Emmanuel, M. de

Rafelis, S. Pouvreau, M. Renard // *Geo-Marine Letters*. – 2010. – № 30. – P. 23–34. Doi: 10.1007/s00367-009-0148-4.

205. Lauer, T., McComish, T. Impact of zebra mussels (*Dreissena polymorpha*) on fingernail clams (*Sphaeriidae*) in extreme southern lake Michigan / T. Lauer, T. McComish // *Journal of Great Lakes Research*. – 2001. – №27. – P. 230–238. 10.1016/S0380-1330(01)70636-3.

206. Leung, B., Delaney, G. Managing sparse data in biological invasions: a simulation study / B. Leung, D. G. Delaney // *Ecological Modelling*. – 2006. – №198 (1–2). – P. 229–239. doi:10.1016/j.ecolmodel.2006.04.0.

207. Levine, J. M. Biological invasions / J. M. Levine // *Current Biology*. – 2008. – №18(2). – P. 57–60. doi:10.1016/j.cub.2007.11.030.

208. Linders, T. E. W. Direct and indirect effects of invasive species: biodiversity loss is a major mechanism by which an invasive tree affects ecosystem functioning / T. E. W. Linders, U. Schaffner, R. Eschen, A. Abebe, S. K. Choge, L. Nigatu, E. Allan // *Journal of Ecology*. – 2019. – Vol.107 (№6). – P. 2660–2672. doi:10.1111/1365-2745.13268.

209. Liu, H., Stiling, P. Testing the enemy release hypothesis: a review and meta-analysis / H. Liu, P. Stiling // *Biological Invasions*. – 2006. – №8(7). – P. 1535–1545. doi:10.1007/s10530-005-5845-y.

210. Lockwood, J. The role of propagule pressure in explaining species invasions / J. Lockwood, P. Cassey, T. Blackburn // *Trends in ecology & evolution*. – 2005. – №20. – P. 223–228. DOI:10.1016/j.tree.2005.02.004.

211. Lodge, D. M. Biological invasions: lessons for ecology / D. M. Lodge // *Trends in ecology & evolution*. – 1993. – Vol. 8, №4. – P. 133–137.

212. Lonsdale, W. M. Global patterns of plant invasions and the concept of invasibility / W. M. Lonsdale // *Ecology*. – 1999. – №80(5). – P. 1522–1536.

213. Lorencová, E. Invasion of freshwater molluscs in the Czech Republic: time course and environmental predictors / E. Lorencová, L. Beran, V. Horsáková, M. Horsák // *Malacologi*. – 2015. – №59(1). – P. 105–120. doi:10.4002/040.059.0107.

214. Lu, X.-T. Snail-borne parasitic diseases: an update on global epidemiological distribution, transmission interruption and control methods / X.-T. Lu, Q.Y. Gu, Y. Limpanont, L.-G. Song, Z.-D. Wu, K. Okanurak, Zh.-Y. Lv // *Infectious Diseases of Poverty*. – 2018. – № 7 (1). – P. 1–16. <https://doi.org/10.1186/s40249-018-0414-7>.
215. Luque, G. M. The 100th of the world's worst invasive alien species / G. M. Luque, C. Bellard, C. Bertelsmeier, E. Bonnaud, P. Genovesi, D. Simberloff, F. Courchamp // *Biological Invasions*. – 2014. – № 16. – P. 981–985. <https://doi.org/10.1007/s10530-013-0561-5>.
216. Lv, S. Invasive Snails and an Emerging Infectious Disease: Results from the First National Survey on *Angiostrongylus cantonensis* in China / S. Lv, Y. Zhang, H.-X. Liu & L. Hu, K. Yang, P. Steinmann, Z. Chen, L.-Y. Wang, J. Utzinger, X.-N. Zhou // *PLoS Neglected Tropical Diseases*. – 2009. – № 3. <https://doi.org/10.1371/journal.pntd.0000368>.
217. Lydeard, C., Cummings, K. S. *Freshwater Mollusks of the World: A Distribution Atlas*. / C. Lydeard, K. S. Cummings. – JHU Press, 2019. – 256 p.
218. MacIsaac, H. Potential abiotic and biotic impacts of zebra mussels on the inland waters of North America / H. MacIsaac // *Integrative and Comparative Biology*. – 1996. – №36. – P. 287–299. [10.1093/icb/36.3.287](https://doi.org/10.1093/icb/36.3.287).
219. Mackie, G. L. Biology of the exotic zebra mussel, *Dreissena polymorpha*, in relation to native bivalves and its potential impact on Lake St. Clair / G. L. Mackie // *Hydrobiologia*. – 1991. – №219. – P. 251–268.
220. Madenjian, Ch. Removal of algae by the zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) population in Western Lake Erie – a bioenergetics approach / Ch. Madenjian // *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. – 2011. – № 52. – P. 381–390. [10.1139/f95-040](https://doi.org/10.1139/f95-040).
221. Mata, T. M. How invader traits interact with resident communities and resource availability to determine invasion success / T. M. Mata, N. M. Haddad, M. Holyoak // *Oikos*. – 2013. – №122(1). – P. 149–160. [doi:10.1111/j.1600-0706.2012.20401.x](https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2012.20401.x).

222. Matthews, J. Risk assessment of the alien Chinese mystery snail (*Bellamya chinensis*) / J. Matthews, F. P. L. Collas, L. de Hoop, G. van der Velde, R. S. E. W. Leuven // Reports Environmental Science. Nijmegen: Radboud University. – 2017. – 73 p.
223. Mayer, B., Wassenaar, L. I. Isotopic characterization of nitrate sources and transformations in Lake Winnipeg and its contributing rivers, Manitoba, Canada / B. Mayer, L. I. Wassenaar // Journal of Great Lakes Research. – 2012. – № 38. – P. 135–146. doi:10.1016/j.jglr.2012.02.004.
224. McConnaughey, T. A., Gillikin, D. P. Carbon isotopes in mollusk shell carbonates / T. A. McConnaughey, D. P. Gillikin // Geo-Marine Letters. – 2008. – № 28. – P. 287–299. Doi: 10.1007/s00367-008-0116-4.
225. McCue, M. D. Using stable isotope analysis to answer fundamental questions in invasion ecology: progress and prospects / M. D. McCue, M. Javal, S. Clusella-Trullas, J. J. Le Roux, M. C. Jackson, A. G. Ellis, D. M. Richardson, A. J. Valentine, J. S. Terblanche // Methods in Ecology and Evolution. – 2019. – №11. – P. 196–214. doi:10.1111/2041-210x.13327.
226. McCutchan Jr., J. H. Variation in trophic shift for stable isotope ratios of carbon, nitrogen, and sulfur / J. H. McCutchan Jr., W. M. Lewis Jr., C. Kendall, C. C. McGrath // Oikos. – 2003. – №102. – P. 378–390. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2003.12098.x>
227. McDowell, W. G., Sousa, R. Mass mortality events of invasive freshwater bivalves: current understanding and potential directions for future research / W. G. McDowell, R. Sousa, // Frontiers in Ecology and Evolution. – 2019. – Vol. 7. doi: 10.3389/fevo.2019.00331.
228. McGeoch, M. A. Prioritizing species, pathways, and sites to achieve conservation targets for biological invasion / M. A. McGeoch, P. Genovesi, P. J. Bellingham, M. J. Costello, C. McGrannachan, A. Sheppard // Biological Invasions. – 2015. – №18(2). – P. 299–314. doi:10.1007/s10530-015-1013-1.

229. Michel, E. A snail's space sets a snail's pace: movement rates of *Lavigeria* gastropods in Lake Tanganyika, East Africa / E. Michel, P. B. McIntyre, J. Chan // *Journal of Molluscan Studies*. – 2007. – № 73(2). – P. 195–198. Doi: 10.1093/mollus/eym013.

230. Mohit, S. Recreational watercraft decontamination: can current recommendations reduce aquatic invasive species spread? / S. Mohit, T. Johnson, Sh. Arnott // *Management of Biological Invasions*. – 2021. – №12(1). – P. 148–164. <https://doi.org/10.3391/mbi.2021.12.1.10>.

231. Motwani, N. H. Grazing on cyanobacteria and transfer of diazotrophic nitrogen to zooplankton in the Baltic Sea / N. H. Motwani, J. Duberg, J. B. Svedén, E. Gorokhova // *Limnology and Oceanography*. – 2017. – № 63(2). – P. 672–686. doi:10.1002/lno.10659.

232. Naddafi, R. Effects of the zebra mussel, an exotic freshwater species, on seston stoichiometry / R. Naddafi, K. Pettersson, P. Eklöv // *Limnology and oceanography*, 2008. – №53. – P. 1973–1987. DOI:10.2307/40058313..

233. Nakamura Y., Kerciku F. Effects of filter-feeding bivalves on the distribution of water quality and nutrient cycling in a eutrophic coastal lagoon / Y. Nakamura, F. Kerciku // *Journal of Marine Systems*. – 2000. – № 26(2). – P. 209–221.

234. Nielsen, J. M. Diet tracing in ecology: Method comparison and selection / J. M. Nielsen, E. L. Clare, B. Hayden, M. T. Brett, P. Kratina // *Methods in Ecology and Evolution*. – 2017. – №9(2). – P. 278–291. doi:10.1111/2041-210x.12869.

235. Nocita, A. Fine-scale analysis of heavily invaded Italian freshwater fish assemblages / A. Nocita, E. Tricarico, S. Bertolino // *Integrative Zoology*. – 2017. – №12(6). – P. 500–511. doi:10.1111/1749-4877.12267.

236. Nunes, A. L. Pathways and gateways of freshwater invasions in Europe / A. L. Nunes, E. Tricarico, V. E. Panov, A. C. Cardoso, S. Katsanevakis // *Aquatic Invasions*. – 2015. – №10(4). – P. 359–370. <http://dx.doi.org/10.3391/ai.2015.10.4.01>.

237. Olden, J. Filtration rates of the non-native Chinese mystery snail (*Bellamya chinensis*) and potential impacts on microbial communities / J. Olden, L. Ray, M. Mims, C. Horner-Devine // *Limnetica*. – 2013. – №32. – P. 107–120.

238. Olkeba, B. K. Environmental and biotic factors affecting freshwater snail intermediate hosts in the Ethiopian Rift Valley region / B. K. Olkeba, P. Boets, S. T. Mereta, M. Yeshigeta, G. M. Akessa, A. Ambelu, P. L. M. Goethals // *Parasites Vectors*. – 2020. – № 13. – P. 1–13. <https://doi.org/10.1186/s13071-020-04163-6>.

239. Oscoz J. Review and new records of non-indigenous freshwater invertebrates in the Ebro River basin (Northeast Spain) / J. Oscoz, P. Tomas, C. Duran // *Aquatic Invasions*. – 2010. – № 5 (3). – P. 263–284. DOI:10.3391/ai.2010.5.3.04.

240. Paerl, H. W. Harmful freshwater algal blooms, with an emphasis on cyanobacteria / H. W. Paerl, R. S. Fulton, P. H. Moisander, J. Dyble // *The Scientific World Journal*. – 2001. – № 1. – P. 76–113. doi:10.1100/tsw.2001.16.

241. Panov, V. Risk assessment of aquatic invasive species introductions via European inland waterways. In: *Atlas of Biodiversity Risk* / V. Panov, K. Arbačiauskas, R. Binimelis, G. Copp, M. Grabowski, F. Lucy, R. S.E.W. Leuven, S. Nehring, M. Paunović, V. Semenchenko, M. Son; edited by: J. Settele, L. Penev, T. Georgiev, R. Grabaum, V. Grobelnik, V. Hammen, S. Klotz, M. Kotarac, I. Kuhn. – Pensoft Publishers. – 2010. – P. 140–143.

242. Paolucci, E. Morphological and genetic variability in an alien invasive mussel across an environmental gradient in South America / E. Paolucci, P. Sardiña, F. Sylvester, P. Perepelizin, A. Zhan, S. Ghabooli, M. Cristescu, M. Oliveira, H. MacIsaac // *Limnology and oceanography*. – 2014. – № 59 (2). – P. 400–412. <https://doi.org/10.4319/lo.2014.59.2.0400>.

243. Patoka, J. Aquarium molluscs as a case study in risk assessment of incidental freshwater fauna / J. Patoka, O. Kopecký, V. Vrabec, L. Kalous // *Biological Invasions*. – 2017. – № 19. – P. 2039–2046. [10.1007/s10530-017-1412-6](https://doi.org/10.1007/s10530-017-1412-6).

244. Pavluchenko, O. V., Yermoshyna, T. V. Parasites of unionid molluscs (*Bivalvia, Unionidae*) and their effect on the body of molluscs / O. V. Pavluchenko, T. V. Yermoshyna // *Regulatory Mechanisms in Biosystems*. – 2017. – №8(4). – P. 482–488. doi: 10.15421/021774.

245. Perepelizin, P., Boltovskoy, D. Resistance of the invasive pest mussel *Limnoperna fortunei* to anoxia: implications for biofouling control / P. Perepelizin, D.

Boltovskoy // Journal American Water Works Association. – 2011. – № 103. – P. 79–85. 10.1002/j.1551-8833.2011.tb11422.x.

246. Petrosyan, V. G. Global register of introduced and invasive species – Russian Federation. Invasive Species Specialist Group ISSG. Checklist dataset / V. G. Petrosyan, Yu. Yu. Dgebuadze, L. A. Khlyap, Yu. K. Vinogradova, M. G. Krivosheina, I. Yu. Feniova, I. A. Bashinskiy, A. N. Reshetnikov, A. V. Omelchenko, Z. I. Goryaynova, N. A. Ozerova, N. N. Dergunova, M. J. Orlova-Bienkowskaja, L. J. Wong Shyama Pagad // URL: <https://www.gbif.org/dataset/089ede6e-6496-4638-915e-f28f-016c2f89> (Дата обращения 15.01.2024).

247. Petrosyan, V. G. The TOP–100 most dangerous invasive alien species in Northern Eurasia: invasion trends and species distribution modelling / V. Petrosyan, F. Osipov, I. Feniova, N. Dergunova, A. Warshavsky, L. Khlyap, A. Dzialowski // NeoBiota. – 2023. – №82. – P. 23–56. <https://doi.org/10.3897/neobiota.82.96282>.

248. Pimentel, D. Update on the environmental and economic costs associated with alien-invasive species in the United States / D. Pimentel, R. Zuniga, D. Morrison // Ecological Economics. – 2005. – № 52. – P. 273–288.

249. Piola, R. F. Carbon and nitrogen stable isotope analysis indicates freshwater shrimp *Paratya australiensis* Kemp, 1917 (*Atyidae*) assimilate cyanobacterial accumulations / R. F. Piola, I. M. Suthers, D. Rissik // Hydrobiologia. – 2008. – № 608(1). – P. 121–132. doi:10.1007/s10750-008-9374-4.

250. Prezant, R. S. In utero predator-induced responses in the viviparid snail *Bellamya chinensis* / R. S. Prezant, E. J. Chapman, A. McDougall // Canadian Journal of Zoology. – 2006. – № 84(4) – P. 600–608. doi:10.1139/z06-03410.1139/Z06-034.

251. Qiu, H. Blooms of toxic cyanobacteria cause the gastropod *Bellamya aeruginosa* to shift its diet from planktic to benthic material / H. Qiu, K. Lu, Z. Zheng, J. Wang, J. Zhu // International Review of Hydrobiology. – 2017. – №102 (3–4). – P. 90–99. doi:10.1002/iroh.201601859.

252. Rajagopal, S. Invasive Species: Implications for Industrial Cooling Water Systems. In: Operational and Environmental Consequences of Large Industrial Cooling Water Systems / S. Rajagopal, G. van der Velde; edited by: S. Rajagopal, H. Jenner, V.

Venugopalan. – NY: Springer New York. – 2012. – P. 127–162. 10.1007/978-1-4614-1698-2.

253. Reeders, H. H. The filtration rate of *Dreissena polymorpha* (Bivalvia) in three Dutch lakes with reference to biological water quality management / H. H. Reeders, A. bij de Vaate, F. J. Slim // *Freshwater Biology*. – 1989. – №22. – P. 133–141.

254. Reeders, H. H., Bij de Vaate, A. Zebra mussels (*Dreissena polymorpha*): a new perspective for water quality management / H. H. Reeders, A. Bij de Vaate // *Hydrobiologia*. – 1990. – №200. – P. 437–450. <https://doi.org/10.1007/BF02530361>.

255. Rewicz, T. The profile of a «perfect» invader – the case of killer shrimp, *Dikerogammarus villosus* / T. Rewicz, M. Grabowski, C. MacNeil, K. Baćela-Spychalska // *Aquatic Invasions*. – 2014. – №9(3). – P. 267–288. doi: <http://dx.doi.org/10.3391/ai.2014.9.3.04>.

256. Ricciardi, A. Impacts of Biological Invasions on Freshwater Ecosystems. In: *Fifty Years of Invasion Ecology* / A. Ricciardi, H. J. Macisaac; edited by David M. Richardson. – Blackwell Publishing Ltd, UK, 2010. – 458 p. <https://doi.org/10.1002/9781444329988.ch16>.

257. Ricciardi, A. Predicting the impacts of an introduced species from its invasion history: an empirical approach applied to zebra mussel invasions / A. Ricciardi // *Freshwater Biology*. – 2003. – №48. – P. 972–981.

258. Ricciardi, A. Correction: Four priority areas to advance invasion science in the face of rapid environmental change / A. Ricciardi, J. C. Iacarella, D. C. Aldridge et al. // *Environmental Reviews*. – 2022. – № 30(1). – P. 174–174. <https://doi.org/10.1139/er-2021-0075>.

259. Richardson, D. M. Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions / D. M. Richardson, P. Pyšek, M. Rejmanek, M. G. Barbour, F. D. Panetta, C.J. West // *Diversity Distributions*. – 2000. – №6(2). – P. 93–107. doi:10.1046/j.1472-4642.2000.00083.x.

260. Richardson, D. M., Pyšek, P. Plant invasions: merging the concepts of species invasiveness and community invasibility / D. M. Richardson, P. Pyšek // *Progress*

in *Physical Geography*. – 2006. – № 30(3). – P. 409–431.
doi:10.1191/0309133306pp490pr.

261. Rixon, C. Invasion risks posed by the aquarium trade and live fish markets on the Laurentian Great Lakes / C. Rixon, I. C. Duggan, N. M. N. Bergeron, A. Ricciardi, H. J. Macisaac // *Biodiversity Conservation*. – 2005. – №14. – P. 1365–1381.
<https://doi.org/10.1007/s10531-004-9663-9>.

262. Roditi, H. A. Filtration of Hudson River water by the zebra mussel *Dreissena polymorpha* / H. A. Roditi, N. F. Caraco, J. J. Cole, D. L. Strayer. // *Estuaries*. – 1996. – № 19. – P. 824–832.

263. Roy, H. E. Can the enemy release hypothesis explain the success of invasive alien predators and parasitoids? / H. E. Roy, L.-J. Lawson Handley, K. Schönrogge, R. L. Poland, B. V. Purse // *BioControl*. – 2011. – №56. – P. 451–468.
<https://doi.org/10.1007/s10526-011-9349-7>.

264. Schindler, S. Alien species and public health impacts in Europe: A literature review / S. Schindler, B. Staska, M. Adam, W. Rabitsch, F. Essl // *NeoBiota*. – 2015. – № 27. – P. 1–23. <https://doi.org/10.3897/neobiota.27.5007>.

265. Schlesinger, W. H., Bernhardt, E. S. Biogeochemistry. An Analysis of Global Change / W. H. Schlesinger, E. S. Bernhardt. – Elsevier Inc, 2020. – 672 p.
<https://doi.org/10.1016/C2017-0-00311-7>

266. Shi, K. Long-term MODIS observations of cyanobacterial dynamics in Lake Taihu: Responses to nutrient enrichment and meteorological factors / K. Shi, Y. Zhang, Y. Zhou, X. Liu, G. Zhu, B. Qin, G. Gao // *Scientific Reports*. – 2017. – №7(1).
doi:10.1038/srep40326.

267. Simberloff, D. Impacts of biological invasions: what's what and the way forward / D. Simberloff, J. L. Martin, P. Genovesi, V. Maris, D. A. Wardle, J. Aronson, F. Courchamp, B. Galil, E. García-Berthou, M. Pascal, P. Pyšek, R. Sousa, E. Tabacchi, M. Vilà // *Trends in Ecology & Evolution*. – 2013. – №28(1). – P. 58–66. doi:10.1016/j.tree.2012.07.013.

268. Simberloff, D. The role of propagule pressure in biological invasions / D. Simberloff // *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. – 2009. – №40. – P. 81–102. DOI:10.1146/annurev.ecolsys.110308.120304.
269. Sitnikova, T. Resource partitioning in endemic species of Baikal gastropods indicated by gut contents, stable isotopes and radular morphology / T. Sitnikova, S. I. Kiyashko, N. Maximova, G. V. Pomazkina, P. Roepstorf, E. Wada, E. Michel // *Hydrobiologia*. – 2011. – № 682. – P. 75–90. Doi: 10.1007/s10750-011-0685-5.
270. Solomon, C. T. Distribution and community-level effects of the Chinese mystery snail (*Bellamya chinensis*) in northern Wisconsin lakes / C. T. Solomon, J. D. Olden, P. T. J. Johnson, R. T. Dillon, M. J. Vander Zanden // *Biological Invasions*. – 2010. – Vol. 12. – P. 1591–1605.
271. Song, Z. Linking environmental factors, life history and population density in the endangered freshwater snail *Margarya melanioides* (Viviparidae) in Lake Dianchi, China / Z. Song, J. Zhang, X. Jiang, Z. Xie // *Journal of Molluscan Studies*. – 2017. – Vol. 83, № 3. – P. 261–269. DOI: 10.1093/mollus/eyx024.
272. Sousa, R. Genetic and shell morphological variability of the invasive bivalve *Corbicula fluminea* (Muller, 1774) in two Portuguese estuaries / R. Sousa, R. Freire, M. Rufino, J. Mendez, M. Gaspar, C. Antunes, L. Guilhermino // *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. – 2007. – №74. – P.166–174, doi:10.1016/j.ecss.2007.04.011.
273. Sousa, R. Invasive bivalves in freshwaters: Impacts from individuals to ecosystems and possible control strategies / R. Sousa, A. Novais, D. Strayer // *Hydrobiologia*. – 2014. – № 735. – P. 233–251.
274. Sousa, R. Non-indigenous invasive bivalves as ecosystem engineers / R. Sousa, J. L. Gutierrez, D. C. Aldridge // *Biological Invasions*. – 2009. – №11. – P. 2367–2385. <https://doi.org/10.1007/s10530-009-9422-7>.
275. Sowa, A. Response of the mollusk communities to environmental factors along an anthropogenic salinity gradient / A. Sowa, M. Krodkiewska, D. Halabowski, I. Lewin // *The Science of Nature*. – 2019. – №106 (11–12). doi:10.1007/s00114-019-1655-4.

276. Sprung, M. Physiological energetics of the zebra mussel *Dreissena polymorpha* in lakes. I. Growth and reproductive effort / M. Sprung // *Hydrobiologia*. – 1995. – №304. – P. 117–132.

277. Stelbrink, B. Global diversification dynamics since the Jurassic: low dispersal and habitat-dependent evolution explain hotspots of diversity and shell disparity in river snails (*Viviparidae*) / B. Stelbrink, R. Richter, F. Köhler, F. Riedel, E. E. Strong, B. van Bocxlaer, C. Albrecht, T. Hauffe, T. J. Page, D. C. Aldridge, A. E. Bogan, L.-N. Du, M. R. Manuel-Santos, R. M. Marwoto, A. A. Shirokaya, T. Von Rintelen // *Systematic Biology*. – 2020. – №69 (5). – P. 944–961. doi:10.1093/sysbio/syaa011.

278. Stephen, B. J. Fecundity of the Chinese mystery snail in a Nebraska reservoir / B. J. Stephen, C. Allen, N. M. Chaine // *Journal of Freshwater Ecology*. – 2013. – Vol. 28. – P. 439–444.

279. Stohlgren, T. J., Schnase, J. L. Risk analysis for biological hazards: what we need to know about invasive species / T. J. Stohlgren, J. L. Schnase // *Risk Analysis*. – 2006. – №26. – P. 163–173. <https://doi.org/10.1111/j.1539-6924.2006.00707.x>.

280. Strayer, D. L., Malcom, H. M. Shell decay rates of native and alien freshwater bivalves and implications for habitat engineering / D. L. Strayer, H. M. Malcom // *Freshwater Biology*. – 2007. – № 52. – P. 1611–1617. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2007.01792.x>

281. Strayer, D. L. Effects of Alien Species on Freshwater Mollusks in North America / D. L. Strayer // *Journal of the North American Benthological Society*. – 1999. – № 18(1). – P. 74–98. <https://doi.org/10.2307/1468010>.

282. Strayer, D. L. Boom-bust dynamics in biological invasions: Towards an improved application of the concept / D. L. Strayer, C. M. D'Antonio, F. Essl, M. S Fowler, J. Geist, J. et al. // *Ecology Letters*. – 2017. – №20. – P. 1337–1350. <https://doi.org/10.1111/ele.12822>.

283. Suarez, A. V., Tsutsui, N. D. The evolutionary consequences of biological invasions / A. V. Suarez, N. D. Tsutsui // *Molecular Ecology*. – 2008. – №17(1). – P. 351–360. doi: 10.1111/j.1365-294X.2007.03456.x. PMID: 18173507.

284. Sulikowska-Drozd, A. Egg retention and ovoviviparity in clausiliids of the genus *Vestia* P. Hesse (*Gastropoda: Clausiliidae*) / A. Sulikowska-Drozd // *Journal of Molluscan Studies*. – 2009. – №75(4). – P. 351–359. <https://doi.org/10.1093/mollus/eyp028>.

285. Sylvester, F. Filtration rates of the invasive pest bivalve *Limnoperna fortunei* as a function of Size and Temperature / F. Sylvester, J. Dorado, D. Boltovskoy, Á. Juárez, D. Cataldo // *Hydrobiologia*. – 2005. – №534. – P. 71–80. <https://doi.org/10.1007/s10750-004-1322-3>.

286. Tashiro, J. S., Colman, S. D. Filter-feeding in the freshwater prosobranch snail *Bithynia tentaculata*: bioenergetic partitioning of ingested carbon and nitrogen / J. S. Tashiro, S. D. Colman // *American Midland Naturalist*. – 1982. – Vol. 107 (№1). – P. 114–132. doi:10.2307/2425194.

287. *The Great Reshuffling: Human Dimensions of Invasive Alien Species* / edited by: J.A. McNeely. – Gland, Switzerland-Cambridge, UK: IUCN, 2001. – 242 p.

288. Tilman, D. A stochastic theory of resource competition, community assembly and invasions / D. Tilman // *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*. – 2004. – №101. – P. 10854–10861.

289. Tilman, D. The ecological consequences of changes in biodiversity: a search for general principles / D. Tilman // *Ecology*. – 1999. – №80(5). – P. 1455–1474. doi:10.1890/00129658(1999)080(1455:tecoci)2.0.co;2;10.1890/00129658(1999)080(1455:tecoci)2.0.co;2.

290. Turner, A. M., Montgomery, S. L. Hydroperiod, predators and the distribution of physid snails across the freshwater habitat gradient / A. M. Turner, S. L. Montgomery // *Freshwater Biology*. – 2009. – № 54. – P. 1189–1201. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2009.02168.x>.

291. Unstad, K. Survival and behavior of Chinese mystery snails (*Bellamya chinensis*) in response to simulated water body drawdowns and extended air exposure / K. Unstad, D. Uden, C. Allen, N. Chaine, D. Haak, R. Kill, K. Pope, B. Stephen, A. Wong // *Management of Biological Invasions*. – 2013. – №4(2). – P. 123–127. [10.3391/mbi.2013.4.2.04](https://doi.org/10.3391/mbi.2013.4.2.04).

292. Uvayeva, O., Utevsky, S. Comparative analysis of population characteristics of two viviparid species (*Mollusca: Viviparidae*) in water bodies of Ukraine / O. Uvayeva, S. Utevsky // *Biologia*. – 2021. – №76. – P. 113–122. <https://doi.org/10.2478/s11756-020-00504-z>.

293. Uvayeva, O. Sexual dimorphism in shell morphology of mollusks of the genus *Viviparus* – important objects of water resources of Ukraine / O. Uvayeva, T. Vakaliuk, G. Shcherbina, E. Shimkovich // *E3S Web of Conferences*. – 2021. – №208. DOI:10.1051/e3sconf/202128010011.

294. van der Velde, G. Biological Invasions: Concepts to Understand and Predict a Global Threat. In: *Wetlands: Functioning, Biodiversity Conservation, and Restoration. Ecological Studies/* G. van der Velde, S. Rajagopal, M. Kuyper-Kollenaar, A. Bij de Vaate, D. W. Thieltges, H. J. MacIsaac; edited by: R. Bobbink, B. Beltman, J. T. A. Verhoeven, D. F. Whigham – Springer, Berlin, Heidelberg. – 2006. – P. 61–90. https://doi.org/10.1007/978-3-540-33189-6_4.

295. Vanni, M. J. Nutrient cycling by animals in freshwater ecosystems / M. J. Vanni // *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. – 2002. – № 33. – P. 341–370. doi:10.1146/annurev.ecolsys.33.010802.150519.

296. Verhaegen, G. Life history variation in space and time: environmental and seasonal responses of a parthenogenetic invasive freshwater snail in northern Germany / G. Verhaegen, K. Jungmeister, M. Haase // *Hydrobiologia*. – 2021. – № 848 (9). – P. 2153–2168. <https://doi.org/10.1007/s10750-020-04333-8>.

297. Vermeij, G. J. An agenda for invasion biology / G. J. Vermeij // *Biological Conservation*. – 1996. – №78. – P. 3–9.

298. Vizer, A. M. Zoobenthos of the drainage zone of Novosibirsk Reservoir / A. M. Vizer // *Contemporary Problems of Ecology*. – 2011. – №4. – P. 50–55. <https://doi.org/10.1134/S1995425511010085>.

299. Waltz, J. Chinese mystery snail (*Bellamya chinensis*) review / J. Waltz // Washington: University of Washington, 2008. – 51 p.

300. Way, C. M. Dynamics of filter feeding in *Corbicula fluminea* (*Bivalvia: Corbiculidae*) / C. M. Way, D. J. Hornbach, C. A. Miller-Way, B. S. Payne, A. C. Miller

// Canadian Journal of Zoology. – 2011. – №68(1). – P. 115–120.
<https://doi.org/10.1139/z90-016>.

301. West, J. B. Stable isotopes as one of nature's ecological recorders / J. B. West, G. J. Bowen, T. E. Cerling, J. R. Ehleringer // Trends in Ecology & Evolution. – 2006. – №21(7). – P. 408–414. doi:10.1016/j.tree.2006.04.002.

302. Williamson, M. Biological Invasions / M. Williamson. – New York: Chapman & Hall, 1996. – p. 244.

303. Williamson, M. Explaining and predicting the success of invading species at different stages of invasion / M. Williamson // Biological Invasions. – 2006. – №8(7). – P. 1561–1568. doi:10.1007/s10530-005-5849-7.

304. Williamson, M., Fitter, A. The varying success of invaders / M. Williamson, A. Fitter // Ecology. – 1996. – №77. – P. 1661–1666.

305. Winter, J. E. The filtration rate of *Mytilus edulis* and its dependence on algal concentration, measured by continuous automatic recording apparatus / J. E. Winter // Marine Biology. – 1973. – № 22. – P. 317–328.

306. World Health Organization. URL: <https://www.who.int/>. (Дата обращения 25.11.2020).

307. Yamanashi, J. Carbon and oxygen isotope records from Tridacnaderasa shells: toward establishing a reliable proxy for sea surface environments / J. Yamanashi, H. Takayanagi, A. Isaji, R. Asami, Y. Iryu // PLoS ONE. – 2016. – №11(6): e0157659. Doi: 10.1371/journal.pone.0157659.

308. Yanygina, L. V. Community-level effects of a *Viviparus viviparus* L. (*Gastropoda, Viviparidae*) invasion in the Novosibirsk reservoir / L. V. Yanygina // Limnology. – 2019. – P. 165–171. <https://doi.org/10.1007/s10201-019-00580-4>

309. Yanygina, L. V. Mass mortality of invasive snails: impact of nutrient release on littoral water quality / L. V. Yanygina // Diversity. – 2021. – №13(8). <https://doi.org/10.3390/d13080362>.

310. Yanygina, L. V. Pathways of macroinvertebrate invasions in the Ob River basin (West Siberia) / L. V. Yanygina // Limnology. – 2017. – Vol.18. – P.243–249.

311. Yanygina, L. V. Trophic position of invasive mollusks *Viviparus viviparus* in the Novosibirsk Reservoir and their role in nutrient cycling / L. V. Yanygina // *Hydrobiologia*. – 2023. DOI:10.1007/s10750-023-05364-7.
312. Yanygina, L. V. Alien macroinvertebrates in bottom communities of Novosibirsk Reservoir (an ecological and faunal review) / L. V. Yanygina // *Acta Biologica Sibirica*. – 2018. – Vol. 4 (4). – P. 45–52.
313. Zenni, R. D. Adaptive evolution and phenotypic plasticity during naturalization and spread of invasive species: implications for tree invasion biology / R. D. Zenni, J. B. Lamy, L. J. Lamarque, A. J. Porté // *Biological Invasions*. – 2014. – №16. – P. 635–644. <https://doi.org/10.1007/s10530-013-0607-8>.
314. Zhokhov, A. E., Pugacheva, M. N. Parasites of the Invasive Snail *Viviparus viviparus* (L., 1758) in the Tura River (Tyumen oblast, Western Siberia) / A. E. Zhokhov, M. N. Pugacheva // *Contemporary Problems of Ecology*. – 2024. – № 17. – P. 445–449. <https://doi.org/10.1134/S1995425524700136>.
315. Rückert, G. Alimentação de *Limnoperna fortunei* (Dunker 1857): taxas de filtração com ênfase ao uso de Cyanobacteria / G. Rückert, M. Campos, M. E. Rolla // *Acta Scientiarum, Biological Sciences*. – 2004. – №26. – P. 421–429.
316. Hubendick, B. Über den Bau und das Wachstum der konzentrischen Operculartypus bei Gastropoden / B. Hubendick, // *Ark. Zool.* – 1948. – №40A. – P. 1–28.

ПРИЛОЖЕНИЕ

Приложение 1.

Таблица 12. Объем собранного материала и характеристика исследованных участков Новосибирского водохранилища

| Часть водохранилища | Характеристика | Участок/створ отбора проб | Года отбора проб | Количество проб | В каком разделе диссертации были использованы |
|---------------------|---|---------------------------|--|---|--|
| Верхняя часть | Верхняя часть Новосибирского водохранилища располагается от г. Камень-на-Оби до с. Усть-Алеус, образована затопленной поймой Оби. Это мелководный участок (глубина до 4–6 м), длиной 35 км, вытянутый с юга на север, с пологими берегами и большим количеством островов. Гидрологический режим наиболее приближен к речному, скорость течений высокая – до 1,0–1,5 м/с. Уровень трофности по среднегодовой концентрации хлорофилла <i>a</i> – эвтрофный (Многолетняя динамика ..., 2014; Котовщиков, Яныгина, 2018). | г. Камень-на-Оби | 2008, 2009, 2013, 2015, 2017, 2018 гг. | <ul style="list-style-type: none"> • 21 проба зообентоса (ЗБ); • факторы среды обитания моллюсков (глубина отбора, тип субстрата, прозрачность, цветность, температура воды, БПК₅, концентрация кислорода и содержание хлорофилла <i>a</i>); • в 2013 и 2018 гг. дополнительно расширенный химический анализ воды (мутность, количество взвешенных частиц, рН, общая щелочность, хлориды, сульфаты, жесткость, Са, Mg, сухой остаток, ХПК, NH₄, NO₃, PO₄, нефтепродукты) | 4.1 (встречаемость), 4.2 (факторы распространения) |
| | | с. Дресвянка | 2008, 2009, 2013, 2015, 2017, 2018 гг. | <ul style="list-style-type: none"> • 10 проб зообентоса (ЗБ); • факторы среды обитания моллюсков (глубина отбора, тип субстрата, прозрачность, цветность, температура воды, БПК₅, концентрация кислорода и содержание хлорофилла <i>a</i>); • в 2013 и 2018 гг. дополнительно расширенный химический анализ воды (мутность, количество взвешенных частиц, рН, общая щелочность, хлориды, сульфаты, жесткость, Са, Mg, сухой остаток, ХПК, NH₄, NO₃, PO₄, нефтепродукты) | 4.1 (встречаемость), 4.2 (факторы распространения) |

| 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 |
|---------------|---|--------------------------------------|---|---|--|
| | | с. Малетино | 2008, 2009, 2013, 2015, 2017, 2018 гг. | <ul style="list-style-type: none"> 8 проб зообентоса (ЗБ) | 4.1 (встречаемость) |
| Средняя часть | Средняя часть (от с. Усть-Алеус до с. Завьялово) суженная и длинная, ее протяженность составляет 100 км, ширина – до 4 км. Крутые берега участка покрыты сосновым бором, вдоль левого берега располагаются мелкие острова (выступы II надпойменной террасы Оби). Скорость течения до 0,3–0,5 м/с. | Створ с. Спирино – с. Чингисы | 2008, 2009, 2013, 2015, 2017, 2018, 2019 гг. | <ul style="list-style-type: none"> 22 проб ЗБ; факторы среды обитания моллюсков (глубина отбора, тип субстрата, прозрачность, цветность, температура воды, БПК₅, концентрация кислорода и содержание хлорофилла <i>a</i>); в 2013 и 2018 гг. дополнительно расширенный химический анализ воды (мутность, количество взвешенных частиц, рН, общая щелочность, хлориды, сульфаты, жесткость, Са, Mg, сухой остаток, ХПК, NH₄, NO₃, PO₄, нефтепродукты); 314 раковин (береговые выбросы, с. Чингисы) | 4.1 (встречаемость, межгодовая динамика биомассы), 4.2 (факторы распространения), 4.3 (размерный состав популяций) |
| | Уровень трофности по среднемноголетней концентрации хлорофилла <i>a</i> – мезотрофный. (Многолетняя динамика ..., 2014; Котовщиков, Яныгина, 2018). | створ с. Ордынское – с. Нижнекаменка | 2008, 2009, 2010, 2011, 2013, 2015, 2017, 2018, 2019, 2020 гг. | <ul style="list-style-type: none"> 52 пробы ЗБ; факторы среды обитания моллюсков (глубина отбора, тип субстрата, прозрачность, цветность, температура воды, БПК₅, концентрация кислорода и содержание хлорофилла <i>a</i>); в 2013 и 2018 гг. дополнительно расширенный химический анализ воды (мутность, количество взвешенных частиц, рН, общая щелочность, хлориды, сульфаты, жесткость Са, Mg, сухой остаток, ХПК, NH₄, NO₃, PO₄, нефтепродукты); | 4.1 (встречаемость, сезонная и межгодовая динамика численности, сезонная и межгодовая динамика биомассы), 4.2 (факторы распространения), 4.3 (размерный состав популяций), |

Продолжение таблицы 12

| 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 |
|--------------|--|---------------------------------|--|--|--|
| | | | | <ul style="list-style-type: none"> • 318 раковин (береговые выбросы, с. Ордынское); • 47 раковин (донные сообщества, с. Ордынское); материал раковин 20 особей и мышечной ткани от 12 особей для анализа стабильных изотопов углерода и азота | 4.4 (половой состав популяций и плодовитость), 4.5 (оценка особенностей питания... с использованием анализа стабильных изотопов углерода и азота) |
| | | Караканский залив | 2018 г. | <ul style="list-style-type: none"> • 65 раковин (береговые выбросы) | 4.3 (размерный состав популяций) |
| Нижняя часть | Нижняя озеровидная часть (от с. Завьялово до плотины ГЭС) вытянута с юго-запада на северо-восток, именно тут отмечаются максимальные глубины (25 м; в затопленном русле у плотины) и ширина водоема (22 км). Длина участка составляет 65 км, а скорость течения является самой низкой по водоему – до 0,1 м/с. | створ с. Боровое – с. Быстровка | 2008, 2009, 2013, 2015, 2017, 2018 гг. | <ul style="list-style-type: none"> • 23 пробы ЗБ; • факторы среды обитания моллюсков (глубина отбора, тип субстрата, прозрачность, цветность, температура воды, БПК₅, концентрация кислорода и содержание хлорофилла <i>a</i>); • в 2013 и 2018 гг. дополнительно расширенный химический анализ воды (мутность, количество взвешенных частиц, рН, общая щелочность, хлориды, сульфаты, жесткость, Са, Mg, сухой остаток, ХПК, NH₄, NO₃, PO₄, нефтепродукты); • раковины береговых выбросов (136 шт. – с. Боровое, 20 шт. – с. Быстровка) | 4.1 (встречаемость), 4.2 (факторы распространения), 4.3 (размерный состав популяций) |

Продолжение таблицы 12

| 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 |
|---|---|---|---|--|---|
| | <p>Уровень трофности по среднемноголетней концентрации хлорофилла <i>a</i> – эвтрофный (в Бердском заливе может достигать гиперэвтрофного) (Многолетняя динамика ..., 2014; Котовщиков, Яныгина, 2018).</p> | <p>створ с. Ленинское – с. Сосновка</p> | <p>2008, 2009, 2013, 2015, 2017, 2018 гг.</p> | <ul style="list-style-type: none"> • 24 пробы ЗБ; • факторы среды обитания моллюсков (глубина отбора, тип субстрата, прозрачность, цветность, температура воды, БПК₅, концентрация кислорода и содержание хлорофилла <i>a</i>); • в 2013 и 2018 гг. дополнительно расширенный химический анализ воды (мутность, количество взвешенных частиц, рН, общая щелочность, хлориды, сульфаты, жесткость, Са, Mg, сухой остаток, ХПК, NH₄, NO₃, PO₄, нефтепродукты); • 92 раковины (береговые выбросы, с. Ленинское) | <p>4.1 (встречаемость),</p> <p>4.2 (факторы распространения),</p> <p>4.3 (размерный состав популяций)</p> |
| | | <p>Бердский залив</p> | <p>2013, 2015, 2017, 2018, 2019, 2020, 2021 гг.</p> | <ul style="list-style-type: none"> • 23 пробы ЗБ; • 83 раковины береговых выбросов; • 72 раковины береговых выбросов; • 2 трансекты на береговом грунте (длина каждой – 1 м; общее количество обнаруженных особей – 593 шт.); • материал мышечной ткани от 25 особей моллюсков и 15 проб от 4 трофических ресурсов для анализа стабильных изотопов углерода и азота, содержания С и N; • сбор моллюсков для проведения экспериментов по оценке фильтрационной активности | <p>4.1 (встречаемость, сезонная и межгодовая динамика биомассы, гибель особей),</p> <p>4.3 (размерный состав популяций),</p> <p>4.4 (половой состав популяций и плодовитость),</p> <p>4.5 (оценка особенностей питания... с использованием анализа стабильных изотопов углерода и азота);</p> <p>4.6 (оценка фильтрационной активности)</p> |

Продолжение таблицы 12

| 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 |
|---|---|---------------|---|--|-------------------------------|
| | | У плотины ГЭС | 2008, 2009, 2013, 2015, 2017, 2018 гг. | <ul style="list-style-type: none"> • 8 проб ЗБ; • факторы среды обитания моллюсков (глубина отбора, тип субстрата, прозрачность, цветность, температура воды, БПК₅, концентрация кислорода и содержание хлорофилла <i>a</i>); • в 2013 и 2018 гг. дополнительно расширенный химический анализ воды (мутность, количество взвешенных частиц, рН, общая щелочность, хлориды, сульфаты, жесткость, Са, Mg, сухой остаток, ХПК, NH₄, NO₃, PO₄, нефтепродукты) | 4.2 (факторы распространения) |

Приложение 2. Оценка рисков с применением протокола Harmonia+

КОНТЕКСТ

а01. Укажите имя эксперта: Дарья Волгина

а02. Укажите название организма, подвергающегося оценке: *Viviparus viviparus*

а03. Определите территорию, подвергающегося оценке: Западная Сибирь, Восточный Казахстан

а04. Организм для указанной территории: чужеродный; в дикой природе указанной территории натурализован

а05. В данной оценке рассматривается потенциальное воздействие в следующих областях: экологическая

ВСЕЛЕНИЕ

а06. Вероятность для Организма быть интродуцированным в дикую природу указанной территории естественным путем:

Вес: 1 Ответ: низкая AValue: 0 Уровень доверия: высокий CValue: 1

а07. Вероятность для Организма быть интродуцированным в дикую природу указанной территории в результате непреднамеренных действий человека:

Вес: 1 Ответ: средняя AValue: 0,5 Уровень доверия: высокий CValue: 1

а08. Вероятность для Организма быть интродуцированным в дикую природу указанной территории в результате преднамеренных действий человека:

Вес: 1 Ответ: средняя AValue: 0,5 Уровень доверия: высокий CValue: 1

НАТУРАЛИЗАЦИЯ

а09. Указанная территория обеспечивает ... климат для натурализации Организма

Вес: 1 Ответ: оптимальный AValue: 1 Уровень доверия: высокий CValue: 1

a10. Указанная территория обеспечивает ... среду обитания для натурализации Организма

Вес: 1 Ответ: оптимальный AValue: 1 Уровень доверия: высокий CValue: 1

РАССЕЛЕНИЕ

a11. Способность Организма распространяться по указанной территории естественным путем оценивается как:

Вес: 1 Ответ: средняя AValue: 0,5 Уровень доверия: высокий CValue: 1

a12. Частота расселения Организма по указанной территории в результате действий человека оценивается как:

Вес: 1 Ответ: высокая AValue: 1 Уровень доверия: высокий CValue: 1

ВЛИЯНИЕ НА ОКРУЖАЮЩУЮ СРЕДУ

a13. Организм оказывает ... воздействие на местные виды посредством хищничества, паразитизма или травоядности:

Вес: - Ответ: низкое AValue: 0 Уровень доверия: высокий CValue: 1

a14. Организм оказывает ... воздействие на местные виды посредством конкуренции:

Вес: 1 Ответ: среднее AValue: 0,5 Уровень доверия: высокий CValue: 1

a15. Организм оказывает ... воздействие на местные виды посредством скрещивания:

Вес: 1 Ответ: не оказывает/
очень низкое AValue: 0 Уровень доверия: высокий CValue: 1

a16. Организм оказывает ... воздействие на местные виды, перенося патогены или паразитов, которые являются для них вредными:

Вес: 1 Ответ: низкое AValue: 0,25 Уровень доверия: высокий CValue: 1

a17. Организм оказывает ... воздействие на целостность экосистемы, воздействуя на ее абиотические свойства:

Вес: 1 Ответ: среднее AValue: 0,5 Уровень доверия: высокий CValue: 1

a18. Организм оказывает ... воздействие на целостность экосистемы, воздействуя на ее биотические свойства:

Вес: 1 Ответ: среднее AValue: 0,5 Уровень доверия: высокий CValue: 1

ВЛИЯНИЕ НА РАСТИТЕЛЬНОСТЬ

a19. Организм оказывает ... воздействие на культурные растения посредством травоядности или паразитизма:

Вес: - Ответ: не применимо AValue: - Уровень доверия: высокий CValue: 1

a20. Организм оказывает ... воздействие на культурные растения посредством конкуренции:

Вес: - Ответ: не применимо AValue: - Уровень доверия: высокий CValue: 1

a21. Организм оказывает ... воздействие на культурные растения путем скрещивания с родственными организмами или с самими растениями:

Вес: - Ответ: не применимо AValue: - Уровень доверия: высокий CValue: 1

a22. Организм оказывает ... воздействие на культурные растения, влияя на целостность системы культивирования:

Вес: 1 Ответ: низкий AValue: 0,25 Уровень доверия: средний CValue: 1

a23. Организм оказывает ... воздействие на культурные растения, неся вредные для них патогены или паразитов:

Вес: - Ответ: не применимо AValue: - Уровень доверия: высокий CValue: 1

ВЛИЯНИЕ НА ЖИВОТНЫХ

a24. Организм оказывает ... влияние на здоровье отдельных животных или их продуктивность в результате хищничества или паразитизма

Вес: - Ответ: не применимо AValue: - Уровень доверия: высокий CValue: 1

a25. Организм оказывает ... влияние на здоровье отдельных животных или их продуктивность, обладая свойствами, которые являются опасными при непосредственном контакте:

Вес: 1 Ответ: очень низкое AValue: 0 Уровень доверия: высокий CValue: 1

а26. Организм оказывает ... влияние на здоровье отдельных животных или животноводство, являясь носителем патогенов или хозяином вредных для них паразитов:

Вес: 1 Ответ: низкое AValue: 0,25 Уровень доверия: высокий CValue: 0

ВЛИЯНИЕ НА ЧЕЛОВЕКА

а27. Организм оказывает ... влияние на здоровье человека посредством паразитизма:

Вес: - Ответ: не применимо AValue: - Уровень доверия: высокий CValue: 1

а28. Организм оказывает ... воздействие на здоровье человека, обладая свойствами, опасными при непосредственном контакте.

Вес: 1 Ответ: очень низкое AValue: 0 Уровень доверия: высокий CValue: 1

а29. Организм оказывает ... воздействие на здоровье человека, являясь носителем патогенов или паразитов, которые являются для них опасными:

Вес: 1 Ответ: низкое AValue: 0,25 Уровень доверия: средний CValue: 0,5

ВЛИЯНИЕ НА ДРУГИЕ СФЕРЫ

а30. Организм оказывает ... влияние на причинение ущерба инфраструктуре:

Вес: 1 Ответ: высокое AValue: 0,75 Уровень доверия: средний CValue: 0,5

УСЛУГИ

а31. Организм оказывает ... влияние на обеспечивающие услуги:

Вес: - Ответ: умеренно негативное AValue: 0,25 Уровень доверия: CValue: 1
высокий

а32. Организм оказывает ... влияние на услуги по регулированию и техническому обслуживанию:

Вес: - Ответ: умеренно AValue: 0,25 Уровень доверия: CValue: 1
негативное высокий

а33. Организм оказывает ... влияние на культурные услуги:

Вес: - Ответ: нейтральное AValue: 0,5 Уровень доверия: CValue: 1
высокий

Таблица 13. Резюме оценки рисков, связанных с инвазией *V. viviparus*, в соответствии с протоколом Harmonia+

| Модуль | Оценка | Метод агрегирования | Вес | Уровень доверия |
|------------------------------------|---------------|----------------------------|------------|------------------------|
| Оценка вселения | 0,333 | Арифметический | 1 | 1,0 |
| Оценка натурализации | 1,0 | Арифметический | 1 | 1,0 |
| Оценка расселения | 0,75 | Арифметический | 1 | 1,0 |
| Оценка влияния на окружающую среду | 0,292 | Арифметический | 1 | 1,0 |
| Оценка влияния на растения | 0,25 | Арифметический | 1 | 0,5 |
| Оценка влияния на животных | 0,125 | Арифметический | 1 | 0,5 |
| Оценка влияния на человека | 0,125 | Арифметический | 1 | 1,0 |
| Оценка влияния на другие сферы | 0,75 | Арифметический | 1 | 1,0 |
| Инвазия | 0,63 | Геометрический | | |
| Влияние | 0,75 | Максимальное значение | | |
| Общая оценка риска | 0,473 | | | |