Науковий вісник Ужгородського університету
Серія Біологія, Випуск 40, 2016: 86-90
© Плігін Ю. В., 2016

УДК 594:591.524.11(285.33)

ДРЕЙСЕНІДИ У СТРУКТУРІ МАКРОЗООБЕНТОСУ КИЇВСЬКОГО ВОДОСХОВИЩА

Плігін Ю. В.

Дрейсеніди у структурі макрозообентосу Київського водосховища. — Ю. В. Плігін. — *У Середньому Дніпрі до створення водосховищ обмежене поширення мав лише один вид дрейсенід – Dreissena polymorpha. Через 3–5 років після створення Київського водосховища цей молюск широко розповсюдився по його акваторії. Лише через 5 років за сприятливих екологічних умов відбулася інвазія у Київське водосховище другого виду дрейсенід – Dreissena bugensis. З 1984 р. відмічено процес витіснення D. polymorpha популяціями D. bugensis, особливо на глибоководних біотопах. У наш час 4 ценози дрейсенід займають близько 53% площі Київського водосховища і формують високопродуктивну кормову базу риб-бентофагів.*

Ключові слова: *молюски, дрейсеніди, зообентос, ценози, Київське водосховище, Дніпро.*

Адреса: *Інститут гідробіології НАН України, просп. Героїв Сталінграда, 12, Київ, 04210, Україна, e-mail: ecovod@hydrobio.kiev.ua.*

Dreissenidae in the structure of zoobenthos of Kyiv water reservoir. — Yu. V. Pligin. — *Before water reservoirs were created, only one dreissenidae species had been restrictedly distributied in the Middle Dnieper – Dreissena polymorpha. 3–5 years after the Kyiv water reservoir was constructed, this mollusk became widely spread throughout its water area. Only 5 years after, under favorable environmental conditions another species of dreissenidae – Dreissena bugensis – invaded the Kyiv water reservoir. Since 1984 populations of D. bugensis have been crowding out D. polymorpha, especially in deep-water biotopes. Nowadays 4 cenoses of dreissenidae occupy about 53% of the Kyiv water reservoir area and form highly productive forage resource for bentivorous fish.*

Key words: *mollusks, zoobenthos, dreissenidae, cenoses, Kyiv water reservoir, Dnieper.*

Address: *Institute of Hydrobiology of NAS of Ukraine, Geroyiv Stalingrada prospect, 12, Kyiv, 04210, Ukraine, e-mail: ecovod@hydrobio.kiev.ua.*

Вступ

Київське водосховище – верхнє у каскаді дніпровських водосховищ – сформувалося протягом 1965–1966 рр. Його довжина – 110 км. Водообмін відбувається 8–15 разів на рік. Водні маси за хімічним складом належать до гідрокарбонатного класу групи кальцію (C_{II}^{Ca}). Мінералізація становить 122–380 мг/дм^3 із максимальними значеннями у маловодні роки [3]. Колірність води може досягати 140° за платино-кобальтовою шкалою за рахунок стоку Дніпра і особливо Прип'яті з підвищеним вмістом гумінових речовин у весняно-літній період. Важливою особливістю Київського водосховища є періодичний розвиток дефіциту кисню взимку (лютий–березень), що викликає загибель оксифільних риб та безхребетних [1; 2].

До зарегулювання Дніпра шістьма греблями ГЕС, які перетворили середню частину ріки на каскад великих малопроточних водосховищ, вище Дніпровських порогів у складі макрозообентосу траплялася лише *Dreissena polymorpha* (Pall.). Нечисленні поселення цього молюска були приурочені до слабко замулених піщаних біотопів гирлових ділянок заток, стариць, і масового розвитку в цій частині Дніпра вони не набували [8; 10; 17].

Лише після створення водосховищ при зміні лотичного режиму на лентичний розпочиналося досить стрімке поширення *D. polymorpha* по акваторіях цих водойм із розвитком поселень молюсків на придатних субстратах (затоплена деревина, каміння, черепашки молюсків, стебла вищих водяних рослин) [6; 10].

Поступово у дніпровських водосховищах, починаючи з нижніх (Каховське, Дніпровське), відбулося вторгнення другого виду дрейсенід – *Dreissena bugensis* (Andr.), природним ареалом якого є Дніпровсько-Бузький лиман та пониззя Дніпра нижче Дніпровських порогів.

На цей час популяції *D. bugensis* значно потіснили поселення *D. polymorpha* в усіх водосховищах Дніпра, особливо на глибоководних біотопах.Метою роботи було узагальнення даних щодо поширення *D. polymorpha* і *D. bugensis* та розвитку ценотичних угруповань з їхнім домінуванням на різних біотопах Київського водосховища.

Матеріал та методи досліджень

Матеріалом для публікації послугували власні результати обробки проб макрозообентосу, відібраних протягом 2007–2014 рр. на акваторії Київського водосховища по репрезентативній сітці станцій, розробленій з урахуванням різноманіття екологічних умов (глибина, тип донних відкладів, проточність [7; 21]), а також літературні дані. Відбір та камеральну обробку проб проводили згідно із загальновживаними методами [9].

Результати та їх обговорення

У складі бентосу Дніпра (зокрема у зоні затоплення водами Київського водосховища) *D. polymorpha* траплялася переважно поодинокими екземплярами [11]. Втім у перший же рік заповнення водосхови-

ща вона у невеликій кількості (з чисельністю 880 екз/м^2) з'явилася у його нижній частині.

У 1966 та 1967 рр. на цьому біотопі чисельність молюсків різко зросла – до 3,1 та 3 тис. екз/м^2, а біомаса – до 327,06 і 573,00 г/м^2 відповідно завдяки потужному відтворювальному потенціалу цього виду. Вже влітку 1966 р. у планктоні водосховища зареєстровано 224 тис. екз/м^3 велігерів дрейсени, які згодом осідали на значних площах дна, засновуючи осередки розвитку молюска.

Молодь дрейсени, як і у період до створення водосховища, оселялася на черепашках уніонід, живородок, а також на живих особинах дрейсен. За таких умов створювалися багатошарові друзи молюсків із біомасою до 2,5 кг у перерахунку на 1 м^2. До кінця 1967 р. *D. polymorpha* поширилась по всій площі нижньої частини водосховища (до 90% трапляння) і у значній кількості з'явилася на затоплених (мілководних) акваторіях середньої та верхньої частин водосховища.

Після тривалої перерви дослідження макрозообентосу по всій акваторії Київського водосховища були продовжені лише з 1977 р. Саме цього року у мілководній зоні середньої частини водосховища вперше було знайдено другий вид дрейсенід – *D. bugensis*, хоча у нижній частині водосховища поодинокі особини цього молюска вже були відмічені у 1971 р. [15]. Тобто з моменту першої знахідки дрейсени бузької у водосховищі до більшменш істотної частки в ценопопуляціях дрейсенід минуло шість років. Але і у найближчі три роки ця частка була достатньо низькою (рис. 1). І лише з цього часу розпочалося активне поширення цього виду, популяції якого ще з 1966 р. вперше були знайдені у Кременчуцькому водосховищі, а з 1972 р. – у Канівському [13].

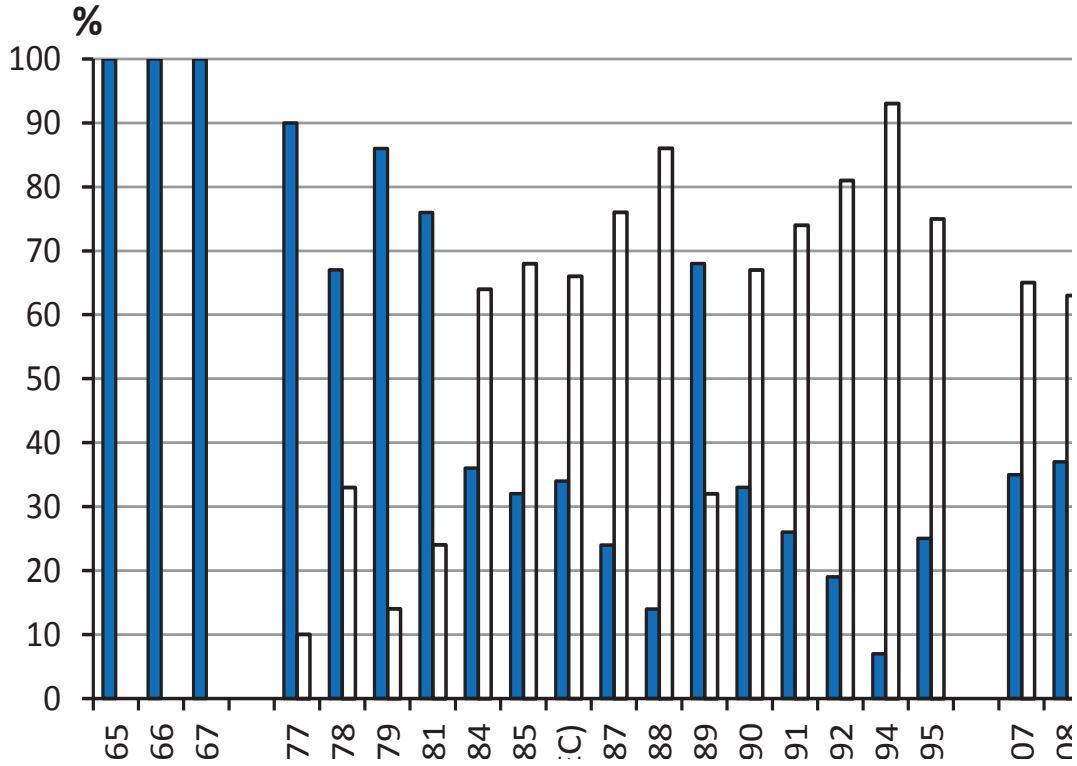

Рис. 1. Співвідношення чисельності (%) *D. polymorpha* та *D. bugensis* у складі ценозів дрейсенід Київського водосховища.
Fig. 1. The ratio of number (%) of *D. polymorpha* and *D. bugensis* in dreissenidae cenoses in the Kyiv water reservoir.

З 1984 р. популяції *D. bugensis* починають істотно переважати за чисельністю (65–85%) над *D. polymorpha*. Після аварії на Чорнобильській АЕС у 1986 р. на тлі зменшення загальної чисельності дрейсен через забруднення поверхнево-активними речовинами і розвиток дефіциту кисню у сувору зиму 1986–1987 рр. частка більш оксифільної річкової дрейсени у 1988 р. знизилась (до 14%). Але завдяки більш повному переходу на анаеробний обмін за несприятливих екологічних умов [20] на другий рік (1989 р.) *D. polymorpha* різко збільшила свою чисельність (рис. 1). Таку здатність річкової дрейсени відмічала ще А.Ф. Карпевич [5], показавши, що цей вид спроможний за 2–3 роки повністю відновити кількісні показники своєї популяції після часткової загибелі внаслідок несприятливих екологічних умов. З 1990 р. *D. bugensis* знову починає переважати за чисельністю та біомасою над річковою впродовж наступних багатьох років.

Протягом цього часу у бенталі Київського водосховища сформувалося вісім ценотичних угруповань макрозообентосу [14], з яких у чотирьох ценозах домінантами були *D. polymorpha* та *D. bugensis*. Кількісні характеристики цих ценозів наведено у таблиці 1, а розподіл на акваторії водосховища відображено на рисунку 2.

Приуроченість виділених ценозів зообентосу до зон локалізації донних відкладів певного типу дозволила встановити орієнтовні межі їхніх ареалів. Ценоз *V. viviparus* + *D. polymorpha* / псаморео-фільний (№ 1, див. табл. 1) – найменший за площею, поширений на прибережних ділянках Прип'ятського та Дніпровського районів верхньої частини водосховища із річковим режимом проточності.

Таблиця 1. Характеристика ценозів дрейсенід у зообентосі Київського водосховища

Table 1. Characteristics of dreissenidae cenoses in zoobenthos of the Kyiv water reservoir

	Ценози	Чисельність, екз/м^2	Біомаса*, г/м^2	Кількість видів	Біомаса «ядра» ценозу, %	Площа, яку займає ценоз, км^2
1.	*V. viviparus* (L.) + *D. polymorpha* (Pall.) псамореофільний	6192	2225,87 / 15,29	31	97,8	14,33
2.	*D. bugensis* (Andr.) + *U. pictorum* (L.) псамопелофільний	4721	2496,73 / 14,52	34	86,3	89,17
3.	*D. bugensis* + *D. polymorpha* псамопелоконхіофільний	8080	1592,84 / 12,02	22	99,4	238,86
4.	*D. bugensis* + *H. invalid* (Grube) пелопсаможонхіофільний	5864	1488,71 / 11,72	18	99,7	32,22

Примітка: * – над рискою – загальна біомаса, під рискою – без урахування молюсків.

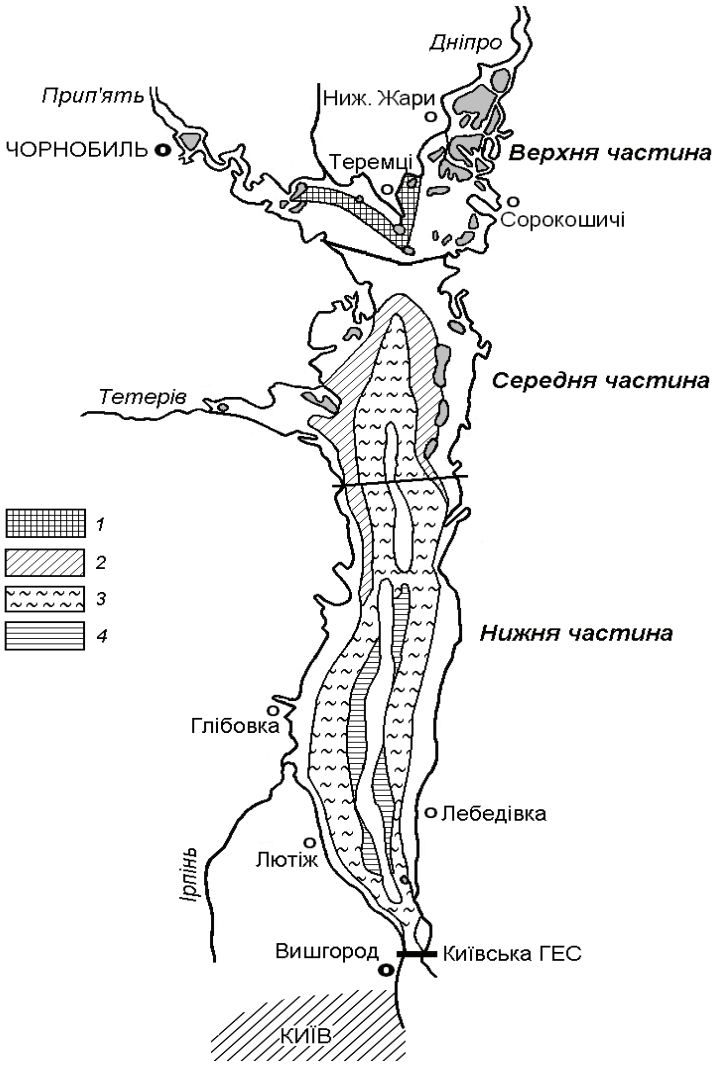

Рис. 2. Розподіл ценозів зообентосу на акваторії Київського водосховища: 1 – *Viviparus viviparus* + *Dreissena polymorpha*; 2 – *Dreissena bugensis* + *Unio pictorum*; 3 – *D. bugensis* + *D. polymorpha*; 4 – *D. bugensis* + *Hypania invalida*.

Fig. 2. Distribution of zoobenthos cenoses in the waters of the Kyiv water reservoir: 1 – *Viviparus viviparus* + *Dreissena polymorpha*; 2 – *Dreissena bugensis* + *Unio pictorum*; 3 – *D. bugensis* + *D. polymorpha*; 4 – *D. bugensis* + *Hypania invalida*.

Понад 90% його біомаси становить популяція *V. viviparus*, досягаючи біля урізу води 2–3 кг/м^2. Крім *D. polymorpha* у групу субдомінантів за біомасою входять *Lithoglyphus naticoides* C. Pf., *Amesoda solida* (Norm.), *Sphaerium rivicola* (Lamarck) та *Tubifex newaensis* Mich. Всього ценоз налічує 31 вид макробезхребетних, з яких переважають організми-фільтратори, що, вочевидь, обумовлено постійним надходженням завислих органічних речовин із стоком Дніпра та Прип'яті.

У середній частині водосховища за умов зниження ступеня проточності, поступового замулення піщаного дна формуються ценози типу *D. bugensis*. Так, на акваторіях із глибинами 2–4 м уздовж обох берегів водосховища розташувався ценоз *D. bugensis* + *Unio pictorum* / псамопелофільний, що налічує 34 види бентонтів.

Серед субдомінантів та другорядних видів прослідковується чергування представників різних систематичних, трофічних та екологічних груп із зменшенням значень індексу щільності цих видів. Загальна біомаса ценозу дуже висока (2,5 кг/м^2) за рахунок дрейсен та кількох видів уніонід. Втім і біомаса так званого «м'якого» бентосу становить значну величину, що формується головним чином олігохетами та личинками хірономід.

Третій із ценозів – *D. bugensis* + *D. polymorpha*/ псамопелоконхіофільний – сформувався у середній та нижній частинах Київського водосховища двома смугами вздовж його медіалі у діапазоні глибин 3–8 м (рис. 2). Цей найбільший за площею ценоз (близько 240 км^2) займає 26% від усієї акваторії Київського водосховища. У складі субдомінантів та другорядних видів відмічено представників ряду високих таксонів – *Chironomus plumosus* (L.), *Limnodrilus hoffmeisteri* Clap., *Hypania invalida* (Grube), *Chaetogammarus ischnus* (Stebb.). Враховуючи значну площу ценозу та високий рівень розвитку «м'якого» бентосу, зокрема, поліхет, вищих ракоподібних, олігохет та хірономід (12,02 г/м^2), він становить високопродуктивну кормову базу промислових бентоїдних риб.

Глибоководні акваторії нижньої частини водосховища вздовж затопленого річища Дніпра займає ценоз *D. bugensis* + *H. invalida* / пелопсамоконхіофільний. Його біотоп сформувався відкладеннями сірого та піщанистого мулу із домішками черепашок *D. polymorpha*, яка у масі розвивалася протягом перших років існування водосховища і поступово відмирала, особливо масово – у суворі зими з тривалим льодоставом, що зазвичай супроводжувався розвитком гіпоксії. Особливістю складу цього ценозу є значна кількість понто-каспійських видів – 7 з 18 (поліхети, гамариди, корофіїди).

Незважаючи на те, що існування ценозів типу *Dreissena* прослідковується вже багато років, вони досить уразливі щодо кисневого режиму. Взимку 2009–2010 рр. за умов тривалої гіпоксії відбулася масова загибель дрейсен по всьому водосховищу. У наступні два роки у процесі відновлення популяцій обох видів дрейсен значний «спалах» розвитку отримала *D. polymorpha*, як це було при створенні водосховищ і після зимової задухи 1986–1987 рр. [21]. І тільки через 2–3 роки пріоритет у кількісному розвитку знову перейшов до *D. bugensis* (рис. 1) [16].

Подібна стратегія поширення *D. bugensis* спостерігалася і у водосховищах Волги, де річкова дрейсена спочатку була одним із найпоширеніших видів. У Саратовському водосховищі *D. bugensis* стала масовою усього через шість років після перших знахідок, витіснивши при цьому майже повністю *D. polymorpha*. За чисельністю частка дрейсени бузької у спільних поселеннях з річковою становила 92,0–99,8%. У Куйбишевському водосховищі з появою *D. bugensis* упродовж 2000–2008 рр. чисельність *D. polymorpha* скоротилася на 10%, а біомаса – на 40% [19].

Подібна зміна домінуючого положення у спільних поселеннях дрейсенід може бути прикладом сполученої інвазії [12]. *D. polymorpha,* вселяючись і поширюючись у новостворених водосховищах, формує у перші роки ценотичні угруповання як домінант за чисельністю й біомасою. Розвиваючись у масовій кількості, вона виконує певні екологічні функції як кондиціонуючий або середовищеутворюючий фактор. Зокрема, відбувається освітлення водних мас у процесі фільтраційного живлення молюска. У донних відкладах внаслідок постійного відмирання дрейсен старших вікових груп формується новий ґрунтовий комплекс – ракушнякові ґрунти.

Водночас у водосховищах внаслідок сповільненого водообміну та значної площі випаровування збільшується загальна мінералізація води [4]. Зарегулювання стоку Дніпра і Волги системою гребель ГЕС зменшило міжсезонні коливання гідрохімічних показників, нівелюючи ефект водопілля, що сприяє оптимізації умов розвитку більш стенобіонтних організмів, зокрема, *D. bugensis*.

Усі ці зміни в екосистемах водосховищ зближують абіотичні показники їхніх вод з умовами Дніпровсько-Бузького лиману – природного ареалу *D. bugensis*. Тому закономірно, що *D. bugensis*, яка до того ж є більш галофільною, ніж *D. polymorpha* [5], поширюється у водосховища Дніпра, Волги та інші водойми лише через 5–10 років після освоєння їхніх екосистем річковою дрейсеною, використовуючи як готовий субстрат ракушнякові донні відклади.

Важливим фактором прогресуючого витіснення річкової дрейсени бузькою із спільних поселень у водосховищах є більш висока швидкість росту *D. bugensis*. За даними експериментальних досліджень [18], *D. bugensis* за умов природної концентрації сестону росте у 4–19 разів швидше, ніж *D. polymorpha*. В умовах Київського водосховища велігери дрейсен у масі з'являються у другій половині квітня. Наприкінці листопада при зниженні температури води до 5°С максимальна довжина цьогорічних особин *D. polymorpha* становить 9–11 мм, а *D. bugensis* – 14–16 мм.

Акваторіальний розподіл ценозів дрейсенід у Київському водосховищі свідчить, що ценози із першим домінантом *D. bugensis* приурочені до більших глибин (до 12 м) з переважанням різновидів мулистих донних

відкладів. На мілководних біотопах із піщанистими відкладами значну частку мають популяції *D. polymorpha*. У той же час, незважаючи на істотну різницю у загальних показниках чисельності та біомаси цих ценозів, вони мають досить стабільну біомасу «м'якого» бентосу.

Висновки

1. Двостулковий молюск *D. polymorpha* до зарегулювання Дніпра греблями ГЕС мав обмежене поширення із незначними показниками розвитку. Лише після створення водосховищ цей молюск отримав оптимальні умови для поширення і впродовж кількох років став одним із наймасовіших видів екосистем водосховищ.

2. Другий вид дрейсенід – *D. bugensis* – розпочав освоєння водосховищ Дніпра на 5–10 років пізніше, ніж *D. polymorpha*, чому сприяло зближення гідрохімічних і гідрологічних характеристик водосховищ з екологічними умовами Дніпровсько-Бузького лиману – нативного ареалу *D. bugensis*, а також формування у донних відкладах специфічних біотопів – ракушнякових ґрунтів.

3. Після створення Київського водосховища у бентосній підсистемі сформувалися ценози з домінуванням *D. polymorpha*, а у подальшому – і *D. bugensis* з надзвичайно високими показниками біопродуктивності, що становить потужну кормову базу бентоїдних риб, особливо молюскофагів.

4. Ценози дрейсенід Київського водосховища уразливі до такого несприятливого явища як зимова задуха, що періодично спостерігається на цій водоймі і викликає загибель значної частини цих ценозів, повноцінне відновлення структури яких спостерігається лише через 2–3 роки.

5. Поширення дрейсенід (і особливо експансія *D. bugensis*) у водосховищах Дніпра надзвичайно збігається з аналогічним процесом у водосховищах Волги, що дає підставу вважати явище інвазії *D. bugensis* закономірним процесом, що супроводжує зміну лотичних умов на лентичні комплексу гідрологічних, гідрохімічних та едафічних характеристик.

1. Абіотичні компоненти екосистеми Київського водосховища / [Тімченко В.М., Лінник П.М., Холодько О.П. та ін.]; за ред. В.М. Тімченка. – К.: Логос, 2013. – 60 с.
2. Вплив гострої гіпоксії на стан макрозообентосу Київського водосховища взимку 2009–2010 рр. / Плігін Ю.В., Бєляєв В.Є., Каленіченко К.П. [та ін.]; гол. ред. В.К. Хільчевський // Гідрологія, гідрохімія і гідроекологія. – К.: ВГЛ „Обрії", 2011. – Т. 1 (22). – С. 165–173.
3. Гидрология и гидрохимия Днепра и его водохранилищ / [А.И. Денисова, В.М. Тимченко, Е.П. Нахшина и др.]. – Киев: Наук. думка, 1989. – 216 с.
4. Журавлева Л. А. Многолетние изменения минерализации и ионного состава воды водохранилищ Днепра / Л. А. Журавлева // Гидробиол. журн. – 1998. – Т. 34, № 4. – С. 88–96.
5. Карпевич А. Ф. Влияние факторов среды на организм / А.Ф. Карпевич // Избранные труды: в 2 т. / А. Ф. Карпевич. – М.: ВНИРО, 1998. – Т. 1. – С. 469–624.
6. Каховське водоймище. Гідробіологічний нарис / [Цееб Я. Я., Ролл Я. В., Зеров К. К. та ін.]; відп. ред. Я. Я. Цееб. – К.: Наук. думка, 1964. – 304 с.
7. Киевское водохранилище. Гидрохимия, биология, продуктивность / [Багнюк В. М., Владимирова К. С., Гак Д. З. и др.]; отв. ред. Я. Я. Цееб, Ю.Г. Майстренко. – Киев: Наук. думка, 1972. – 460 с.
8. Коротун М. Донна фауна р. Десни / М. Коротун // Тр. Гідробіол. ст. Акад. наук УРСР. – 1937. – № 13. – С. 37–57.
9. Методи гідроекологічних досліджень поверхневих вод / [Арсан О. М., Давидов О. А., Дьяченко Т. М.та ін.]; за ред. В.Д. Романенка. – К.: ЛОГОС, 2006. – 408 с.
10. Оливари Г. А. Закономерности изменения бентоса Днепра в связи с зарегулированием его стока / Г. А. Оливари // Гидробиологический режим Днепра в условиях зарегулированного стока. – Киев: Наук. думка, 1967. – С. 291–311.
11. Оливари Г. А. Макрозообентос Киевского водохранилища / Г. А. Оливари // Киевское водохранилище. Гидрохимия, биология, продуктивность. – Киев: Наук. думка, 1972. – С. 364–388.
12. Орлова М. И. Биологические инвазии моллюсков в континентальных водах Голарктики: автореф. дис. на соискание уч. степени д-ра биол. наук: спец. 03.02.10 «Гидробиология» / М. И. Орлова. – СПб, 2010. – 47 с.
13. Плигин Ю. В. Расширение ареала *Dreissena bugensis* (Andr.) / Ю. В. Плигин // Моллюски. Основные результаты их изучения: авторефераты докладов: Шестое всесоюз. совещ. по изучению моллюсков, 7–9 февр. 1979 г., г. Ленинград: авторефераты докл. Сб. шестой. – Л.: Наука, 1979. – С. 222–224.
14. Плигин Ю. В. Реализация концептуального дуализма в биоценологии на примере зообентоса равнинного водохранилища / Ю. В. Плигин // Гидробиол. журн. – 2012. – Т. 48, № 3. – С. 3–20.
15. Плигин Ю. В. Распространение чужеродных видов макробеспозвоночных в экосистемах водохранилищ р. Днепра в многолетнем аспекте / Ю. В. Плигин, С .Ф. Матчинская, Н. И. Железняк, М. И. Линчук // Гидробиол. журн. – 2013. – Т. 49, № 6. – С. 21–36.
16. Плігін Ю. В. Процес відновлення структури бентосного ценозу «Dreissena bugensis + Dreissena polymorpha / псамопелоконхіофільний» Київського водосховища після гострої гіпоксії взимку 2009–2010 рр. / Ю. В. Плігін, С. Ф. Матчинська, Н. І. Железняк // Наукові записки Тернопіль. нац. пед. ун-ту імені Володимира Гнатюка. Серія: Біологія. Спец. вип. : Гідроекологія. – 2015. – № 3–4 (64). – С. 525–528.
17. Поліщук В. В. Гідрофауна Верхнього Дніпра і особливості її розвитку влітку 1972 р. / В. В. Поліщук // Гідробіологічні дослідження водойм України: матеріали V наук. конф. – К.: Наук. думка, 1976. – С. 62–95.
18. Пряничникова Е. Г. 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.
19. Пряничникова Е. Г. Структурно-функциональные характеристики дрейссенид Рыбинского водохранилища: автореф. дис. на соискание уч. степени канд. биол. наук: спец. 03.02.08 «Экология» / Е. Г. Пряничникова. – Борок, 2012. – 21 с.
20. Физиологические аспекты адаптации моллюсков к абиотическим и биотическим факторам среды, обусловленным синезелеными водорослями / Т. И. Биргер, 21. А. Я. Малярев-ская, О. М. Арсан [и др.] // Моллюски, их систематика и роль в природе: авторефераты докладов. Сб. 5. – Л.: Наука, 1975. – С. 91–94.
22. Pligin Yu. V. Long-Term Changes in the Composition and in the Quantitative Indices of the Development of Macrozoobenthos of the Kiev Reservoir / Yu. V. Pligin // Hydrobiol. journ. – 2009. – V. 45, iss. 1. – P. 16–31.

Отримано: 30 травня 2016 р.
Прийнято до друку: 16.06.2016