

Александра Александровна ЛЬВОВА,
Эвелина Ивановна ИЗВЕКОВА —
 кафедра зоологии беспозвоночных,
 Биологический факультет МГУ
 им. М. В. Ломоносова, Москва, Россия
Тамара Дмитриевна ЗИНЧЕНКО —
 Институт экологии Волжского
 бассейна РАН, Тольятти, Россия

УДК 574.586(28): 594.1:595.771

ДРЕЙССЕНА И ЛИЧИНКИ ХИРОНОМИД В ПЕРИФИТОНЕ УЧИНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА И ВОДОПРОВОДНОГО КАНАЛА

АННОТАЦИЯ. В Учинском водохранилище и водопроводном канале по биомассе преобладает моллюск дрейссена, а по численности — личинки хирономид. Дрейссена и хирономиды — фильтраторы перифитона, осаждая большое количество взвеси, способствуют самоочищению воды.

The mollusc Dreissena predominates by biomass and the chironomid larvae outnumber other species within the Ucha Reservoir and in supply canal. Dreissena and chironomids of periphyton are filter-feeders and precipitate large quantity of suspended matter contributing to the process of the self-purification of water.

Введение

Учинское водохранилище — один из источников водоснабжения г. Москвы. Оно было создано как отстойный водоем и заполнялось с 1936 по 1938 г. Питается оно в основном волжской водой, поступающей из Иваньковского водохранилища по судоходному каналу им. Москвы. Из Учинского водохранилища на очистные сооружения вода идет по открытым каналам и закрытым трубопроводам. Она поступает сначала в непарный участок — головную часть канала протяженностью 2,2 км. В отличие от остальных открытых каналов, дно и подводная часть откосов первой трети головного канала облицованы камнем. Остальная часть этого канала и следующие за ним парные водоводы бетонированы полностью.

Формирование качества воды представляет собой сложный процесс, зависящий от абиотических и биотических факторов. Свойства воды формируются в значительной степени под воздействием жизнедеятельности гидробионтов. И в Учинском водохранилище, и в канале по биомассе преобладает моллюск дрейссена, а по численности — хирономиды.

На Учинском водохранилище и канале под руководством Н. Ю. Соколовой проводились комплексные исследования в течение многих лет, в том числе авторами этой статьи: А. А. Львовой — с 1954 г., Э. И. Извековой — с 1962 г., Т. Д. Зинченко (работа проводилась на водопроводном канале) — с 1978 по 1980 гг. В данной работе мы рассматриваем роль дрейссены и личинок хирономид в самоочищении водоемов.

Результаты и обсуждение

В Учинском водохранилище и водопроводном канале *Dreissena polymorpha* (Pall.) была впервые обнаружена в 1945 г., когда были начаты систематические исследования донных биоценозов [11, 17]. В 1951 г. дрейссена стала основным компонентом бентоса по биомассе (117 г/м²), биоценоз дрейссены занял 37% площади дна водохранилища. Ложе водохранилища было подготовлено и очищено от деревьев, поэтому, заняв случайно сохранившиеся затопленные пни и кустарники, дрейссена стала заселять свободные от ила субстраты на дне водоема.

Дрейссена — типичный компонент перифитона. Эти моллюски могут существовать, только прикрепившись биссусом к любому твердому субстрату. Завершившие метаморфоз планктонные личинки оседают и на макрофиты, а затем уже переползают на более твердые субстраты. Одиночные дрейссены встречаются редко: чаще они образуют скопления — друзы. Как правило, в основании друзы оказываются дрейссены старших возрастов или другие крупные моллюски — униониды, живородки.

Проникнув в Учинское водохранилище, дрейссена заселила плотные грунты на глубинах от 1,5 до 7 м, с которых, в силу морфометрических особенностей водохранилища, оседающая взвесь сносится на большие глубины [15, 16]. На глубинах до 1,5 м встречаются, как правило, только сеголетки, которые погибают вследствие зимней сработки уровня водохранилища. До вселения дрейссены руководящей формой среди организмов бентоса на твердых грунтах был *Glyptotendipes paripes* Edw. По мере роста плотности дрейссены и увеличения осадкообразования в зоне обитания моллюска численность личинок уменьшалась, а с 1957 г. личинки этого вида хирономид перестали встречаться в водохранилище [12]. Руководящим видом биоценоза стала дрейссена. Наибольшая плотность моллюсков была отмечена на глубинах 2–3,5 м и у нижней границы зарослей погруженных растений, где друзы дрейссен образовали почти сплошной пояс (наблюдения аквалангистов).

Основным фактором, ограничившим распространение дрейссены на большие глубины в Учинском водохранилище, было заиление. Мощность донных осадков на глубинах свыше 7 м составляла более 1 см [15, 16], и оседавшие личинки не находили субстрата для прикрепления.

К 1957 г. биомасса и численность дрейссены в зоне обитания моллюсков увеличились почти в 10 раз, а в 1962 г. уменьшились вдвое, но их величины оставались достаточно высокими, и в шестидесятые годы изменялись незначительно. Уменьшение биомассы вселенца после ее «вспышки», как и предсказывал Л. А. Зенкевич [1], происходит из-за ограничения «пространства». И действительно, в результате жизнедеятельности дрейссены под слоем агглютинированной ею взвеси оказались субстраты, ранее служившие для прикрепления моллюсков. Начиная с 60-х годов на дне водохранилища единственным пригодным для прикрепления биссусов дрейссены субстратом оказались раковины живых дрейссен и ее ракуши [5].

В 1972 г., видимо, из-за очень жаркого лета, биомасса и численность дрейссены увеличились вдвое, а в 1977 г. достигли максимальных величин — 1633 г/м² при численности 1115 экз/м². Уменьшение этих величин отмечено в девяностые годы, но в 2002 г. они снова приблизились к максимальным. Такие изменения плотности неоднократно наблюдались и во многих других водоемах.

До появления дрейссены в Учинском водохранилище на глубинах до 7 м накапливалось за год 470 г/м² осадков, в которых содержалось 20 г/м² органического вещества [16]. После образования на этих глубинах широкого пояса моллюсков-фильтраторов более чем в три раза увеличилась скорость осаждения взвеси, что привело к уменьшению мутности. В Учинском водохранилище в результате жизнедеятельности дрейссены улучшились питьевые качества воды.

Питается дрейссена отфильтрованным детритом, фитопланктоном, бактериями и зоопланктоном.

Приносимая в процессе фильтрации в мантийную полость дрейссены взвесь сортируется и агглютинируется слизью мукоцитов жаберного эпителия. Часть взвеси, попавшая в пищеварительную систему моллюсков, усваивается. Непереваренные остатки пищи, одетые чехлом из слизи, выводятся через анальный сифон. Не попавшая в пищеварительную систему взвесь склеивается слизью в комки и хлопья и в виде агглютинатов, или псевдофекалий, выбрасывается из мантийной полости через вводной сифон. Количество трансформируемого дрейссенами sestона можно рассчитать, зная скорость фильтрации моллюсков и содержание взвеси в воде. Можно

также определить количество осаждаемой взвеси экспериментально, в опытах, проведенных в природе, а ассимилированную взвесь рассчитать по балансовому равенству. Для оценки роли дрейссены в процессах осаждения взвешенного вещества в Учинском водохранилище были применены оба метода.

Скорость фильтрации определяли в лабораторных опытах по изменению концентрации минеральной взвеси [7]. По величине относительной скорости фильтрации рассчитали, что в среднем моллюски отфильтровывают на 1 г живого веса около 40 мл/час воды, обитающие на 1 м² площади дна за сутки профильтровывают 0,46 м³ воды (средняя величина с учетом размерного состава и биомассы популяции 1967 г.), а вся популяция дрейссены — 3,2 млн. м³, что составляет 1/45 часть объема водохранилища.

Чтобы рассчитать количество трансформированной взвеси, нужно было знать, всю ли взвесь могут извлечь дрейссены из воды, проходящей через их жаберный аппарат. Опыты показали, что в профильтрованной воде содержится 2,2–2,4 мг/л взвеси, которую дрейссены неспособны осадить даже при многократной повторной фильтрации. Следовательно, в летние месяцы, при среднем количестве взвеси 4–10 мг/л, дрейссены, профильтровывая 0,46 м³ воды ежесуточно, должны были бы извлекать из взвеси от 0,9 до 3,7 г/м³ сестона. Однако эти расчеты дают представление только о порядке величин и не могут быть использованы для расчета трансформированной взвеси, так как нет данных о содержании взвеси в придонных слоях воды.

Количество трансформированного дрейссенами сестона определялось также на основании проведенных в водохранилище опытов [4]. Было установлено, что при температуре 17–20°C моллюски длиной 5–32 мм за сутки осаждают 0,002–0,04 г/экз. взвеси (сухой вес), или от 0,08 до 0,001 г на грамм живого веса моллюска. Среднее количество взвеси, осаждаемое дрейссенами в период активной фильтрации (с мая по октябрь), в зоне их обитания равно 8 г/м² за сутки. За период активной фильтрации (с мая по октябрь 1967 г.) дрейссены осадил 771 г/м² агглютинатов и фекалий (при расчетах учтены сезонные изменения размерного состава и численности моллюсков и изменения скорости осаждения взвеси в зависимости от температуры). Количество ассимилированной дрейссенами взвеси было определено по приросту и дыханию. Количество ассимилированного органического вещества взвеси за год — 300 г/м², а общее количество трансформированной взвеси — 1071 г/м². Ежегодно в Учинском водохранилище дрейссены ассимилируют около 2 тыс. тонн органического вещества и осаждают в виде агглютинатов и фекалий более 5 тыс. тонн сестона [4].

Пищевая ценность агглютинатов дрейссены была исследована в опытах по выращиванию личинок *Endochironomus albipennis* Mg. от момента их вылупления до 3 возраста. В качестве кормов использовали естественную взвесь, ил со дна водоема, детрит из рдеста и те же самые корма, агглютинированные дрейссенами. Опыты показали, что наиболее питательным кормом были агглютинаты из естественной взвеси и из мелкорастертого рдеста, на которых личинки хорошо росли и развивались. Было установлено, что пищевая ценность осаждаемой дрейссенами взвеси значительно повышается, обогащаясь бактериями в процессе агглютинации. Богатая кислыми полимукосахаридами слизь является хорошей питательной средой для бактерий [8, 18].

Эти же личинки (*E. albipennis*) были использованы для определения скорости фильтрации. Дополнительно были взяты личинки *Glyptotendipes glaucus* Mg., которые лишь на старших возрастах становятся минерами, а на более ранних стадиях они, как и личинки *E. albipennis* — типичные представители перифитона (обрастатели), строящие из секрета слюнных желез домики. Способ добывания пищи — фильтрация. Совершая колебательные движения, личинка гонит воду через домик, задний конец которого предварительно затягивается густой сеточкой, задерживающей взвешенные частицы (тонкий детрит, водоросли, бактерии). Сеточка с содержимым периодически съедается, а потом строится вновь. Фильтрационная деятельность личинок исследовалась с помощью радиоуглеродной методики [3]. Выяснилось, что средняя

скорость фильтрации личинок *E. albipennis* (4-ый возраст, средний вес 1 экз. — 4,5 мг) равна 8,36 мл/час.экз., личинок *G. glaucus* (начальная стадия 4-го возраста, средний вес 1 экз. 6,0 мг) — 10,23 мл/час · экз. При концентрациях хлореллы, наблюдаемых в природе (от 0,5 до 30 мг/л), скорость фильтрации колебалась очень незначительно и незакономерно, при этом при повышении концентрации потребление возрастало, но не прямо пропорционально, росло также усвоение, а усвояемость падала. Оказалось, что фитофильные хирономиды, отфильтровывая водоросли, детрит и бактерии, усваивают 50–60% из съеденного. По скорости фильтрации, потреблению и усвояемости можно рассчитать количество органики, которое отфильтровывается личинками за сутки. При вышеуказанной средней скорости фильтрации и средней численности личинок 3,7 тыс. экз./м² в зарослях рдеста пронзеннолистного в прибрежье Учинского водохранилища и концентрации взвеси 30 мг/л личинки за сутки отфильтруют около 11 г. Принимая во внимание, что имаго хирономид, вылетая, уносят усвоенное органическое вещество из водоема, а не возвращают после своей гибели, как это делают другие фильтраторы — планктонные рачки и двустворчатые моллюски, можно сказать, что роль их в процессах самоочищения водоема существенна. Эту величину можно подсчитать [14], зная, что средняя биомасса представителей родов *Glyptotendipes* и *Endochironomus* в зарослях макрофитов колеблется в пределах 2–4 г/м²; средняя скорость фильтрации — около 2 мл/мг · час. Исходя из этих данных, все хирономиды — фильтраторы зарослей за вегетационный сезон отфильтруют примерно 1,7 тыс. л/м². При концентрации сестона в Учинском водохранилище 4–10 мг/л хирономиды могут осадить от 67 до 167 г/м², а на всю площадь зарослей (150 га) — 100–250 т сестона.

Впервые обрастания головного канала были исследованы в 1954 г. во время его механической очистки, затем в 1955, 1965, 1967, 1969, 1978 и 2003 гг. На откосах канала были выделены три зоны: полоса зеленых нитчаток у уреза воды, глубже — зона макрофитов, а на расстоянии 1,8–2 м от уреза воды (по откосу) до дна — зона дрейссены. На границе с макрофитами поселения моллюсков разрежены, а с увеличением глубины плотность их быстро увеличивалась, обрастания становились сплошными, образуя щетки и друзы, занимающие нижние горизонты откосов и дно канала. Максимальная биомасса дрейссены на стенках канала — 20 кг/м² была отмечена в 1965 году. Из-за накопления ила и агглютинатов у дна и на дне канала плотность дрейссены уменьшалась, но оставалась достаточно высокой. По мере удаления от водохранилища плотность поселений резко снижалась [2, 13].

Визуальные наблюдения и пробы обрастаний показали, что за прошедшие годы границы биоценоза дрейссены и характер распределения моллюсков в нем не изменились только на начальном, облицованном камнем участке головного канала. Биомасса дрейссены на дне этого участка в начале сентября 1978 г. была 5,2 кг/м² при численности 13900 экз/м². Максимальная биомасса дрейссены отмечена в 1965 г. — 20 кг/м². По мере удаления от водохранилища плотность поселений дрейссены резко падала [2, 13].

Присутствие в обрастаниях водоводов дрейссены, в результате жизнедеятельности которой осаждается значительное количество взвеси (содержание ее в литре воды может снижаться до величин, близких к 3 мг), следует считать фактором положительным. С другой стороны, присутствие быстрорастущих моллюсков требует дополнительных затрат, связанных с механической очисткой каналов и трубопроводов.

В июне 2003 г. были взяты пробы обрастаний в начале головного канала. Биомасса дрейссены у дна канала была 4,9 кг/м² (величина эта почти не изменилась с 1978 г) при численности 39175 экз/м². Увеличение численности моллюсков объясняется сроками взятия проб. В сентябре в друзах бывает еще мало сеголеток, т. к. большая часть личинок дрейссены оседает на макрофиты, где обычно образует небольшие скопления. В конце вегетационного сезона, когда макрофиты отмирают и оказываются на дне, сеголетки переползают на твердые субстраты, чаще всего в друзы. В июне дрейссены длиной до 10 мм составляли 80% от общей численности моллюсков.

В 2003 году, в пробах обрастаний среди преобладающей *D. polymorpha* была обнаружена *Dreissena bugensis* (Andr). Средняя длина 14 мм, возраст от 1+ до 2+ года. Из 67 бугских дрейссен возраст только одного моллюска был 3+ года, длина 30 мм. Следовательно, в головной канал, как и в Учинское водохранилище [6], бугская дрейссена проникла в 2000 году. Появление *D. bugensis* в водопроводном канале может привести к значительным изменениям биоценоза, к увеличению обрастаний канала и водоводов, создаст дополнительные трудности в их эксплуатации [10].

Личинки *Cricotopus bicinctus* Meig. и *Orthocladus oblidens* Walk. обитают в обрастаниях нитчатых водорослей верхних горизонтов бетонированных откосов канала, соединяющего Учинское водохранилище с очистными сооружениями водопроводной станции. Оба вида массовые — среднегодовая численность колеблется от 3,2 до 6,5 тыс. экз./м². Занимая один биотоп, они обычно встречаются на разных возрастных стадиях личиночного развития. Однако иногда можно одновременно обнаружить личинок разных видов одной возрастной стадии. Наши наблюдения показали, что личинки обоих видов в естественных условиях имеют сходные по своему строению домики в виде прозрачных паутинных трубок, прикрепленных к нитям *Cladophora* или *Ulothrix*. Домик может располагаться как вдоль, так и поперек нитей. При этом нити обычно встраиваются личинкой в стенки домика. На твердом субстрате личинки этих видов строят домики в виде трубочек, покрытых детритом. Отверстия, расположенные с двух сторон домика, служат одновременно и входом, и выходом, которыми личинка пользуется попеременно. И в лаборатории, и в природе личинки обоих видов строят домики, превышающие длину тела в 1,6–1,8 раза, а ширина бывает в 1,5–3 раза больше ширины головной капсулы личинки. Это говорит о том, что личинки собирают пищу. Личинки питаются, высываясь из домика и собирая детрит с поверхности грунта, а также за счет осажденного сестона, собирая его с наружных и внутренних стенок домика. Пищевой спектр *C. bicinctus* и *O. oblidens* насчитывает от 17 до 23 компонентов: 18 форм водорослей, олигохеты и ветвистоусые, раковинные амебы, пыльца сосны, детрит. Несмотря на относительное разнообразие водорослей в пищевом спектре *C. bicinctus* и *O. oblidens*, общими для них оказались лишь 10 видов. Из анализа количественных показателей соотношения основных групп кормовых компонентов в кишечниках личинок следует, что для *C. bicinctus* детрит и водоросли имеют одинаковое значение в откорме, а у *O. oblidens* решающая роль отводится детриту. В результате изучения некоторых сторон питания личинок *C. bicinctus* и *O. oblidens* можно сделать вывод, что указанные виды по характеру питания являются фитодетритофагами, а по способу добывания пищи — собирателями. Совместное существование этих видов хирономид в нитчатке верхних горизонтов откосов канала возможно благодаря небольшой разнице в поведении личинок, которая обуславливает некоторую неоднородность в характере питания и расхождение в пищевом спектре. Все это позволяет личинкам наиболее полно использовать органическое вещество биотопа в период их одновременного развития.

Выводы

1. Популяция дрейссены в Учинском водохранилище значительно улучшает питьевые качества воды, трансформируя за период активной фильтрации (май–октябрь) до 7 тысяч тонн сестона (1071 г/м²).

2. Личинки хирономид, как и дрейссена, принимают участие в осаждении органической взвеси и уменьшении мутности воды, но роль их неизмеримо меньше — до 250 т сестона в зоне зарослей.

ЛИТЕРАТУРА

1. Зенкевич Л. А. Об акклиматизации в Каспийском море новых кормовых (для рыб) беспозвоночных и теоретические к ней предпосылки // Бюлл. Моск. общ. испыт. природы. Отд. Биол. 1940. Т. 49. Вып. 1. С. 19–30.

2. Зинченко Т. Д., Львова А. А. Биocenоз дрейссены водопроводного канала Учинского водохранилища / Проблемы охраны вод и рыбных ресурсов Поволжья: Тез. докл. конф. Казань, 1980. С. 85–86.
3. Извекова Э. И. К вопросу о роли хирономид-фильтраторов в процессах самоочищения водоемов. Комплексные исследования водохранилищ. Вып. 1. М. МГУ. 1971. С. 204–207.
4. Львова А. А. Экология *Dreissena polymorpha polymorpha* (Pall.) Учинского водохранилища. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: МГУ, 1977. С. 1–22.
5. Львова А. А. Экология дрейссены (*Dreissena polymorpha polymorpha* (Pall)). Тр. Всесоюз. гидробиол. общества. 1980. Т. 23. С. 101–119.
6. Львова А. А. О проникновении *Dreissena bugensis* (Bivalvia, Dreissenidae) в Учинское водохранилище (Московская обл.) и реку Москву // Зоол. журн. 2004. Т. 83. № 6. С. 766–768.
7. Львова-Качанова А. А. О роли дрейссены (*Dreissena polymorpha Pallas*) в процессах самоочищения воды Учинского водохранилища. Комплексные исследования водохранилищ. В. 1. М. МГУ. 1971. С. 196–203.
8. Львова-Качанова А. А., Извекова Э. И. Осаждение дрейссеной взвеси и использование ее личинками хирономид. Комплексные исследования водохранилищ. В. 2. М.: МГУ, 1973. С. 130–135.
9. Львова А. А., Извекова Э. И., Соколова Н. Ю. Роль донных организмов в трансформации органического вещества и в процессах самоочищения водоема. Тр. Всесоюз. гидробиол. общества. 1980. Т. 23. С. 171–177.
10. Львова А. А., Сизова Т. Н., Сердюкова Л. С. *Dreissen bugensis* (Andr.) в обрастаниях водопроводного канала Учинского водохранилища // Биотехнология — охране окружающей среды: Тез. докл. 2-ой междунар. конф. М., 2004. С. 51.
11. Соколова Н. Ю. Новые материалы по бентосу Учинского водохранилища по исследованиям 1950–1951 гг. // Тр. Всесоюз. гидробиол. общ. 1959. Т. 9. С. 53–73.
12. Соколова Н. Ю. Донная фауна и особенности ее формирования в малых водохранилищах бассейна Верхней Волги. Сообщение 2 // Бюлл. Моск. общ. испыт. природы. Отд. Биол. 1971. Т. 76. В. 3. С. 422–433.
13. Соколова Н. Ю., Зинченко Т. Д., Львова А. А. Фауна обрастаний водоводов Учинского водохранилища как индикатор качества воды и ее изменения в зависимости от гидрологического режима // Научные основы качества вод по гидробиологическим показателям: Тр. Всесоюз. конф. Л., 1981. С. 175–182.
14. Соколова Н. Ю., Львова А. А., Извекова Э. И. Роль донных организмов в процессах самоочищения водоема (на примере Учинского водохранилища) // Вопросы общей экологии и исследования элементов экосистем нечерноземной зоны РСФСР. Иваново, 1981. С. 52–68.
15. Старикова Н. Д. Накопление и распределение осадков в некоторых водохранилищах канала им. Москвы // Докл. АН СССР. 1956. Т. 111. № 6. С. 1326–1329.
16. Старикова Н. Д. Донные отложения Учинского, Пяловского и Яхромского водохранилищ канала им. Москвы. Тр. Всесоюз. гидробиол. об-ва. 1959. Т. 9. С. 38–52.
17. Фрейгина З. С. Проникновение дрейссены в водную систему канала им. Москвы и способы борьбы с ней. Тр. Всесоюзного гидробиол. об-ва. 1950. Т. 2. С. 34–42.
18. Izvekova E. I., Lvova-Katchanova A. A. Sedimentation of suspended matter by *Dreissena polymorpha Pallas* and its subsequent utilization by Chironomidae larvae // Pol. arch. hydrobiol. 1972. Vol. 19. № 2. P. 203–210.