
ЭКОЛОГИЯ И ПРИРОДОПОЛЬЗОВАНИЕ

ECOLOGY AND CONSERVANCY

УДК 574.58

МАКРОФИТЫ КАК СУБСТРАТ ДЛЯ РАЗВИТИЯ МОЛЛЮСКА *DREISSENA POLYMORPHA* PALLAS, 1771 В НАРОЧАНСКИХ ОЗЕРАХ

Д. В. КРЮК¹⁾, А. А. ЖУКОВА¹⁾, А. А. НОВИКОВ²⁾,
О. С. ПОСЛЕД²⁾, ДЖАНГ ШУФЕНГ³⁾, Б. В. АДАМОВИЧ¹⁾

¹⁾Белорусский государственный университет, пр. Независимости, 4, 220030, г. Минск, Беларусь

²⁾Национальный парк «Нарочанский», ул. Ленинская, 11, 222395,
к. п. Нарочь, Мядельский р-н, Минская обл., Беларусь

³⁾Цзинаньский университет, пр. Западный Хуанпу, 601, 510632,
г. Гуанчжоу, пров. Гуандун, Китай

После вселения в Нарочанские озера в 1980-х гг. двустворчатый пресноводный моллюск *Dreissena polymorpha* Pallas, 1771 сформировал крупную популяцию, которая активно участвует в преобразовании экосистемы. Изучены погруженные макрофиты, являющиеся основным субстратом для развития дрейсены в озерах Нарочь, Мястро

Образец цитирования:

Крюк ДВ, Жукова АА, Новиков АА, Послед ОС, Джанг Шуфенг, Адамович БВ. Макрофиты как субстрат для развития моллюска *Dreissena polymorpha* Pallas, 1771 в Нарочанских озерах. *Экспериментальная биология и биотехнология*. 2023; 3:68–80.

EDN: GEIAEF

For citation:

Kruk DV, Zhukava AA, Novikov AA, Posled OS, Zhang Xiufeng, Adamovich BV. Macrophytes as a substrate for the mollusc *Dreissena polymorpha* Pallas, 1771 development in Narochanskie lakes. *Experimental Biology and Biotechnology*. 2023;3:68–80. Russian. EDN: GEIAEF

Авторы:

Дарья Вячеславовна Крюк – младший научный сотрудник научно-исследовательской лаборатории гидроэкологии биологического факультета.

Анна Анатольевна Жукова – кандидат биологических наук; доцент кафедры общей экологии и методики преподавания биологии биологического факультета.

Алексей Александрович Новиков – начальник научного отдела.

Ольга Сергеевна Послед – научный сотрудник научного отдела.

Джанг Шуфенг – профессор кафедры экологии и Института гидробиологии.

Борис Владиславович Адамович – кандидат биологических наук; заведующий научно-исследовательской лабораторией гидроэкологии биологического факультета.

Authors:

Daria V. Kruk, junior researcher at the laboratory of hydroecology, faculty of biology.

krukdv@bsu.by

Hanna A. Zhukava, PhD (biology); associate professor at the department of general ecology and methods of biology teaching, faculty of biology.

Alexey A. Novikov, head of the scientific department.

Olga S. Posled, researcher at the scientific department.

Zhang Xiufeng, professor at the department of ecology and Institute of hydrobiology.

Boris V. Adamovich, PhD (biology); head of the laboratory of hydroecology, faculty of biology.

belaqualab@gmail.com

и Баторино. Показано, что в оз. Нарочь главным субстратом для моллюска служат смешанные растительные ассоциации, а также харовые водоросли, которые представлены здесь в большом количестве. В оз. Мястро дрейсена заселяет в основном элодею ввиду ее высокой численности. В оз. Баторино в настоящее время погруженные макрофиты развиты слабо, поэтому из-за недостатка подходящего растительного субстрата, а также заиленности донного грунта дрейсена встречается там в незначительном количестве. В озерах Нарочь и Мястро макрофиты, создающие основную нишу для развития моллюска, образуют достаточно четкие зоны и пояса, что следует принимать во внимание при учете размерных характеристик популяции дрейсены.

Ключевые слова: *Dreissena polymorpha*; Нарочь; Мястро; Баторино; погруженные макрофиты; растительный субстрат; пространственное распределение популяции.

Благодарность. Работа выполнена при поддержке Белорусского республиканского фонда фундаментальных исследований (грант № Б21РМ-153) и Национальной ключевой программы исследований и разработок Китая (грант № 2022YFE0122100). Авторы признательны дайверам А. А. Солдатенко и В. В. Катулько за помощь в отборе проб на глубоководных станциях, а также сотрудникам учебно-научного центра «Нарочанская биологическая станция имени Г. Г. Винберга» за сопровождение всех работ, проводившихся на озерах. Значительный вклад в отбор и последующую обработку проб внес младший научный сотрудник научно-исследовательской лаборатории гидроэкологии биологического факультета БГУ А. Ю. Панько.

MACROPHYTES AS A SUBSTRATE FOR THE MOLLUSC *DREISSENA POLYMORPHA* PALLAS, 1771 DEVELOPMENT IN NAROCHANSKIE LAKES

D. V. KRUK^a, H. A. ZHUKAVA^a, A. A. NOVIKOV^b,
O. S. POSLED^b, ZHANG XIUFENG^c, B. V. ADAMOVICH^a

^aBelarusian State University, 4 Niezaliezhnasci Avenue, Minsk 220030, Belarus

^bNational Park «Narochansky», 11 Lieninskaja Street, Narach 222395, Miadziel District, Minsk Region, Belarus

^cJinan University, 601 West Huangpu Avenue, Guangzhou 510632, Guangdong Province, China

Corresponding author: D. V. Kruk (krukdv@bsu.by)

The bivalve of zebra mussel *Dreissena polymorpha* has been formed a large population since the invasion into Narochanskie lakes (Naroch Lake, Myastro Lake and Batorino Lake), which is actively involved in the structural, functional and ecological processes of the ecosystem. Plenty of studies on the mussel population development in Naroch Lake and its interactions with other components of the ecosystem have been carried out since the beginning of the invasion. In addition, plenty of research has also been conducted on submerged macrophytes in the Naroch, Myastro and Batorino lakes. The results showed that the main substrate for zebra mussel development in Naroch Lake's ecosystem are emergent plants, especially Characeae, which develop in large quantities in middle depths. In Myastro Lake, *Dreissena* inhabits mainly *Elodea* thickets due to their large abundance in the lake. Submerged macrophytes are not sufficiently dense in Batorino Lake for zebra mussel development, therefore *Dreissena* develops in small quantities. Thus, in the Naroch and Myastro lakes, macrophytes arranged in macrophyte zones or belts, are the main niche for the development of zebra mussel, which should be taken into account when studying the zebra mussel population.

Keywords: *Dreissena polymorpha*; Naroch; Myastro; Batorino; submerged macrophytes; plant substrate; spatial distribution of the population.

Acknowledgements. This work was supported by the Belarusian Republican Foundation for Fundamental Research (grant No. B21RM-153) and the National Key Research and Development Programme of China (grant No. 2022YFE0122100). The authors are grateful to divers A. A. Soldatenko and V. V. Katulko for their help in sampling the dee, as well as to the staff of the educational and research centre «Naroch Biological Station named after G. G. Vinberg» for supporting all the field work carried out on the lakes. A significant contribution to the selection and subsequent processing of samples was made by a junior researcher at the laboratory of hydroecology, faculty of biology, Belarusian State University, A. Yu. Panko.

Введение

Двустворчатый пресноводный моллюск *Dreissena polymorpha* Pallas, 1771 родом из Понто-Каспийского региона. Это активно расселяющийся инвайдер, способный эффективно трансформировать практически любую экосистему, где численность популяции данного вида достигает высоких значений. Влияние моллюска на экосистему многовекторно и неоднозначно с точки зрения пользы и вреда для хозяйственной деятельности человека. Формируя большие популяции, дрейсена направляет потоки органического вещества

из толщи воды в донные отложения, из-за чего снижается уровень трофности водоемов. В результате содержание органического вещества в толще воды уменьшается, а в донных отложениях возрастает, как следствие, увеличивается прозрачность воды, что, в свою очередь, приводит к распространению погруженных макрофитов на большую глубину (при соответствии прочих сопутствующих факторов). Обычно эти изменения принято считать положительными с точки зрения рекреационной роли водоемов.

Однако некоторые последствия вселения дрейсены вредны для хозяйственной деятельности человека. К ним относят заиление дна и обрастание моллюском гидротехнических сооружений. В связи с этим распространение дрейсены и особенности ее экологии являются предметом изучения во всем мире. Внешний вид моллюска *D. polymorpha* представлен на рис. 1.

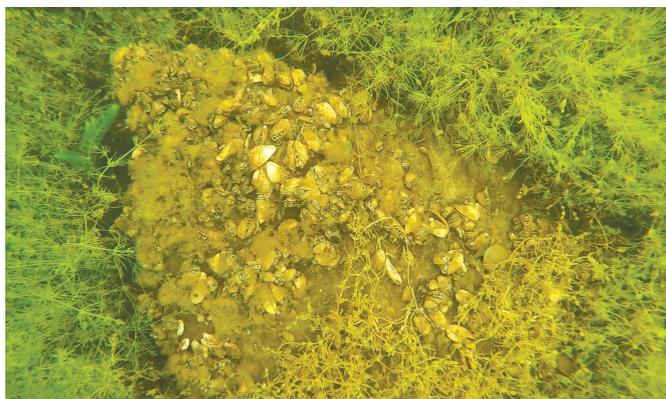


Рис. 1. Камень, обросший дрейсеной на дне оз. Нарочь

Fig. 1. A stone overgrown with zebra mussel at the bottom of Naroch Lake

Для развития популяции дрейсены большую роль играет характер субстрата в водоеме. После закрепления планктонной личинки дрейсены на субстрате взрослая особь развивается неподвижно, и от типа субстрата зависит то, как долго она просуществует. Особи, развивающиеся на крупном твердом субстрате, таком как камни и элементы гидротехнических сооружений, существуют длительное время и имеют большую вероятность образовать плотные скопления в подходящих водоемах. Особи, развивающиеся на погруженной растительности, способны стабильно существовать только в период развития растения, после гибели растительного субстрата они опускаются на дно. Как отмечено выше, взрослые особи дрейсены неподвижны, поэтому не могут существовать на поверхности донного грунта, если он сильно заилен [1, с. 118].

Исследования, проведенные в озерах с хорошо развитой погруженной растительностью, показали, что многие виды макрофитов являются подходящим субстратом для массового развития моллюска *D. polymorpha*, однако ввиду недолговечности данного субстрата развивающиеся на нем особи дрейсены характеризуются высокой плотностью при относительно низкой биомассе, т. е. макрофиты заселены в основном молодыми особями [1–3]. Численность и возраст дрейсены, развивающейся на донном грунте, будут сильно зависеть от типа грунта, а точнее от его подвижности и плотности (соотношения органического вещества и песчаной фракции) [4].

Макрофиты являются мощным средообразующим фактором для популяций *D. polymorpha*. Тем не менее не все макрофиты одинаково активно разлагаются, поедаются и заселяются дрейсеной [5]. Харовые водоросли разлагаются медленнее большинства других видов водных растений из-за высокого обызвестления клеточных оболочек, но при этом они являются излюбленным субстратом для закрепления некрупных моллюсков *D. polymorpha*. Предпочтение дрейсеной того или иного вида водных растений также связано с количеством доступных мест для прикрепления. Так, макрофиты вроде рдеста или теллореза будут менее благоприятным субстратом, поскольку единственными подходящими местами для прикрепления служат основания (пазухи) листьев этих растений. В то же время хара, элодея и роголистник являются гораздо более удобным для заселения субстратом. Исходя из вышеизложенного, можно предположить, что численность дрейсены в водоемах будет различаться в зависимости от таксономического состава макрофитов.

Характеристика исследуемых озер

Первым из трех исследуемых Нарочанских озер дрейсена заселила оз. Баторино, и численность популяции моллюска там стабилизировалась раньше всего. К сожалению, точное время вселения дрейсены неизвестно, поскольку факт вселения был установлен к тому моменту, когда численность популяции

достигла достаточно высоких значений. К 1993 г., судя по всему, численность популяции дрейсены в оз. Баторино уже стабилизировалась и была ниже, чем в озерах Мясро и Нарочь [6]. По данным долгосрочного мониторинга состояния популяции известно, что с 1993 по 2002 г. плотность и биомасса дрейсены в оз. Баторино изменялись незначительно, составляя в среднем от 456 до 636 экз./м² и от 176,58 до 224,06 г/м² соответственно.

Следующим водоемом в системе Нарочанских озер, куда вселилась дрейсена, было оз. Мясро. Первые задокументированные находки дрейсены здесь датируются 1984 г. [7], а первые подробные исследования популяции моллюска проведены в 1993 г. [8].

Последним из исследуемых водоемов дрейсена заселила оз. Нарочь. В 1990 г. она была обнаружена в районе впадения прот. Скемы из оз. Мясро. Основным субстратом для дрейсены в тот период являлись раковины унионид, погруженные макрофиты и камни. Первые оценки плотности популяции моллюска в оз. Нарочь проведены А. Ю. Каратаевым и Л. Е. Бурлаковой [6; 8]. В пересчете на всю площадь дна оз. Нарочь средние плотность и биомасса дрейсены в 1990 г. были небольшими и составляли (7,4 ± 3,0) экз./м² и (1,5 ± 0,6) г/м² соответственно. Однако в следующие несколько лет, как это характерно для многих инвазивных видов, произошел «взрывообразный» рост популяции дрейсены, и уже к 1993 г. ее плотность в оз. Нарочь возросла в 103 раза, а биомасса – в 68 раз, составив в среднем (763 ± 149) экз./м² и (99 ± 30) г/м² соответственно. К этому времени дрейсена заселила все пригодные субстраты, в основном развиваясь на погруженных макрофитах, и продвинулась в глубь озера (до 8 м). В 1995 г. общая численность популяции моллюска в оз. Нарочь стабилизировалась и, по оценкам авторов работы [6], сохранялась таковой вплоть до 2002 г. В 2005 г. согласно данным дночерпательных проб в мае и октябре средневзвешенные величины плотности и биомассы дрейсены в озере составляли (1508 ± 221) экз./м² и (158,4 ± 17,9) г/м² соответственно [9], что также близко к значениям, полученным в конце 1990-х – начале 2000-х гг.

Макрофиты в Нарочанских озерах представлены 53 видами, из которых 28 видов – это воздушно-водные растения и растения с плавающими листьями. Глубина распространения погруженных макрофитов достигает 8 м [10–12]. Исходя из результатов исследования, в последнее время наблюдается тенденция к увеличению глубины распространения макрофитов. Считается, что это связано с увеличением прозрачности воды в результате реализации схемы комплексного использования и охраны водных и земельных ресурсов бассейна оз. Нарочь, принятой постановлением Совета Министров БССР от 9 октября 1981 г. № 325, что существенно снизило антропогенную нагрузку на Нарочанские озера. Кроме того, значительный вклад в увеличение прозрачности воды внесло интенсивное развитие популяции моллюска *D. polymorpha*, который является активным фильтратором [13]. Согласно экспериментальным данным на пике численности популяция дрейсены была способна отфильтровать весь объем воды в оз. Нарочь трижды за год [11].

Характеристика оз. Нарочь. Озеро Нарочь относится к бассейну р. Неман и является крупнейшим озером на территории Беларуси, занимая площадь 79,2 км². Максимальная глубина достигает 24,8 м, средняя глубина – 8,9 м. Глубины до 5 м составляют приблизительно 36 % от площади озера [10; 14]. Полуостров Наносы разделяет водную поверхность на малый и большой плесы, занимающие северо-западную и юго-восточную части озера. Общая площадь водосбора вместе с акваториями других Нарочанских озер составляет 279 км², а без них – 199 км² [14; 15]. Карта и батиметрическая схема оз. Нарочь представлены на рис. 2.

Озеро Нарочь характеризуется обширной мелководной прибрежной зоной. Дно песчано-илистое, встречаются участки, покрытые крупной галькой и валунами, и небольшие заиленные участки. Берег озера в большинстве своем низкий, песчаный или супесчаный, однако имеются участки с крутым и абразивным берегом. Так, в окрестностях д. Черевки высота берега достигает 12 м. Более того, в этой части озера берег подостлан валунами, тогда как на юго-востоке водоема он преимущественно заболочен. Подток кислых вод со стороны оз. Белое влияет на рН воды в южной части оз. Нарочь. Трофический статус озера оценен как олигомезотрофный [14; 15]. Совокупность этих характеристик определяет высокую рекреационную ценность водоема.

Территория к северу и востоку от оз. Нарочь в основном занята зоной регулируемого использования. Участки заповедной зоны преимущественно расположены на юге и юго-востоке. Земли, прилегающие к озеру с северо-западной стороны, полностью заняты рекреационной зоной, где находятся 12 стационарных объектов, включая различные санатории, туристические стоянки и т. д. На территории озера также практикуется любительское рыболовство [14; 15].

Характеристика оз. Мясро. Озеро Мясро соединено с оз. Нарочь прот. Скемой, протяженность русла которой составляет всего 0,2 км. Площадь оз. Мясро равна 13,1 км². Максимальная глубина достигает 11,3 м, средняя глубина – 5,4 м. Водосборная территория небольшая. Форма озера вытянутая, береговая линия извилистая с множеством заливов. Карта и батиметрическая схема оз. Мясро представлены на рис. 3.

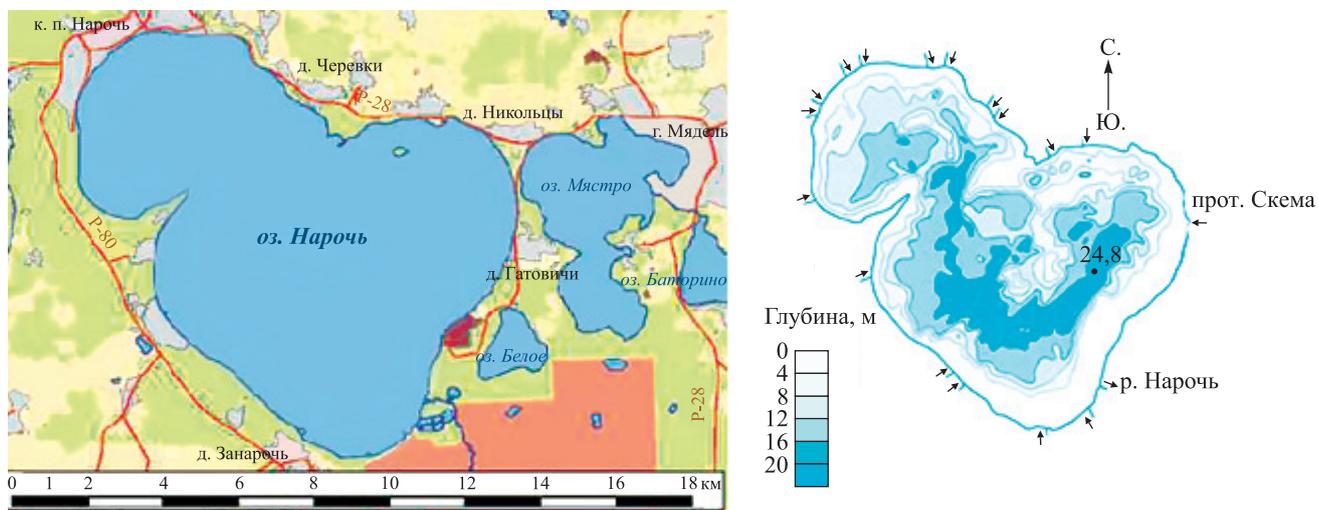


Рис. 2. Карта и батиметрическая схема оз. Нарочь.
 Источник: [15]
 Fig. 2. Map and bathymetric diagram of Naroch Lake.
 Source: [15]

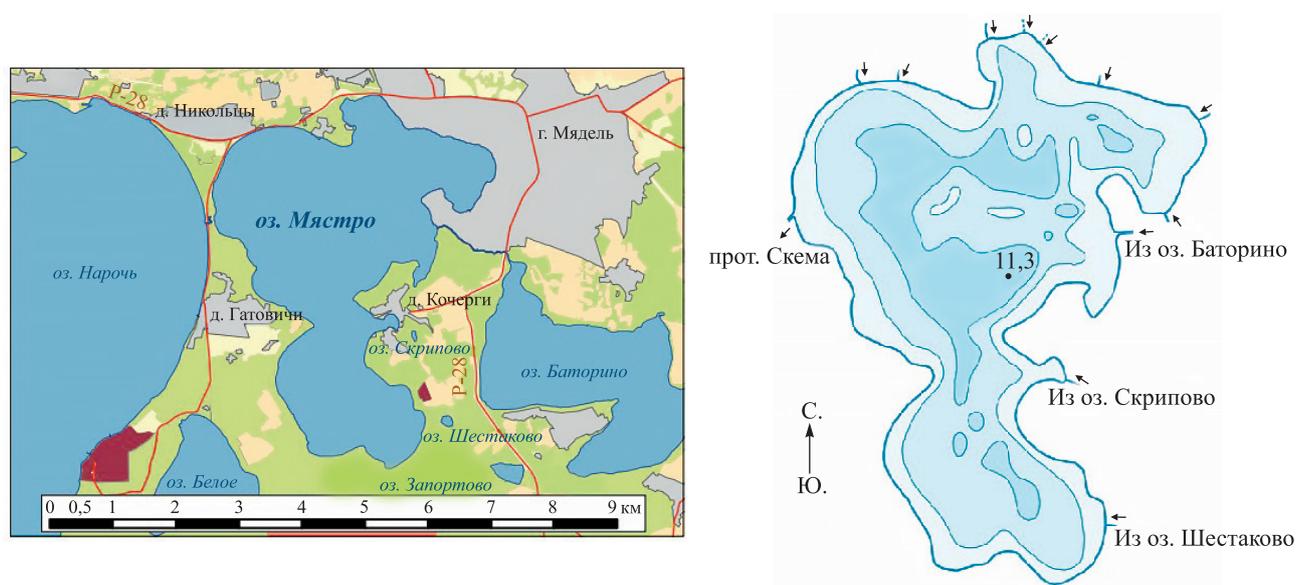


Рис. 3. Карта и батиметрическая схема оз. Мястро.
 Источник: [15]
 Fig. 3. Map and bathymetric diagram of Myastro Lake.
 Source: [15]

Характеристика оз. Баторино. По данным геоинформационной системы Национального парка «Нарочанский», площадь оз. Баторино равна 6,25 км². Максимальная глубина достигает 5,5 м, средняя глубина – 2,4 м. Глубины до 2 м составляют около 30 % от площади озера. Тип перемешивания определен как полимиктический, трофический статус оценен как эвтрофный. Время полного водообмена озера составляет 1 год. Площадь водосбора без учета акватории других Нарочанских озер достаточно большая (86,2 км²). Дно песчано-илистое, в центральной части водоема сильно заиленное (глубина донных отложений там превышает 10 м) [15]. Карта и батиметрическая схема оз. Баторино представлены на рис. 4.

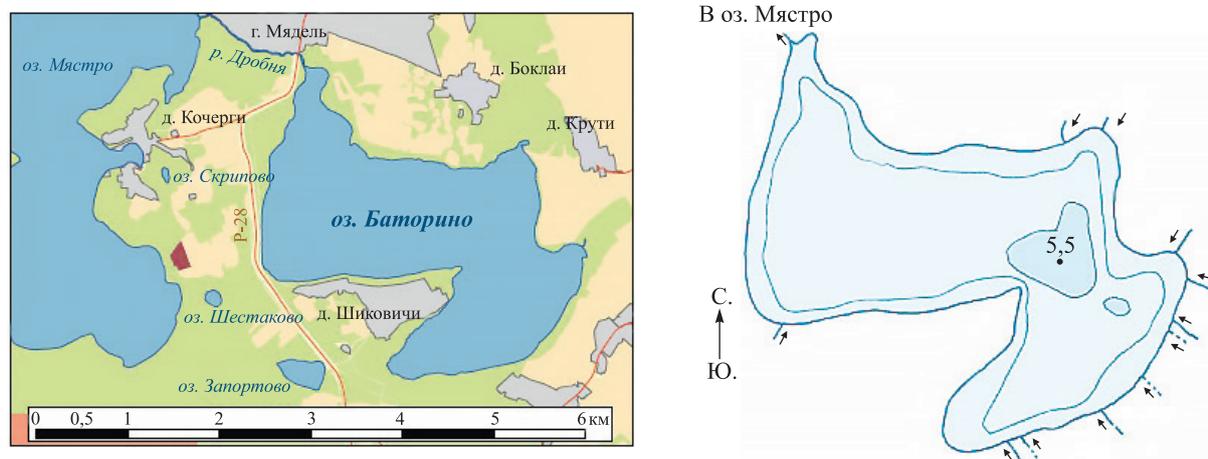


Рис. 4. Карта и батиметрическая схема оз. Баторино.

Источник: [15]

Fig. 4. Map and bathymetric diagram of Batorino Lake.

Source: [15]

Методы исследования

В июне – августе 2016 г. и июне – сентябре 2017 г. была проведена оценка плотности и биомассы дрейсену посредством масштабной подводной съемки и ручного сбора проб моллюсков с макрофитов и донных грунтов дайверами с использованием легководолазного снаряжения. Это исследование, выполненное после достаточно большого перерыва в соответствии со схемой предыдущих лет [6; 16], позволило оценить современное состояние популяции дрейсену и сопоставить полученные результаты с данными 20-летней давности. Всего в 2016–2017 гг. в оз. Нарочь было обследовано 9 полуразрезов, идущих от прибрежной зоны до глубины максимального распространения погруженных макрофитов (8 м): трансекты 1–3 расположены в малом плесе озера, а трансекты 4–9 – в большом плесе. Общее количество глубоководных станций на оз. Нарочь составило 46. В 2018 г. в оз. Мясстро были обследованы 4 полуразреза на глубине 0,5–5,0 м. Общее количество глубоководных станций на оз. Мясстро составило 13. Дрейсену собирали вручную с использованием рамки размером 0,5 × 0,5 м. В пределах рамки изымали макрофиты и брали образцы грунта под ними. В оз. Баторино в 2018 г. аналогичным способом были обследованы 7 глубоководных станций. Расположение трансект показано на рис. 5.

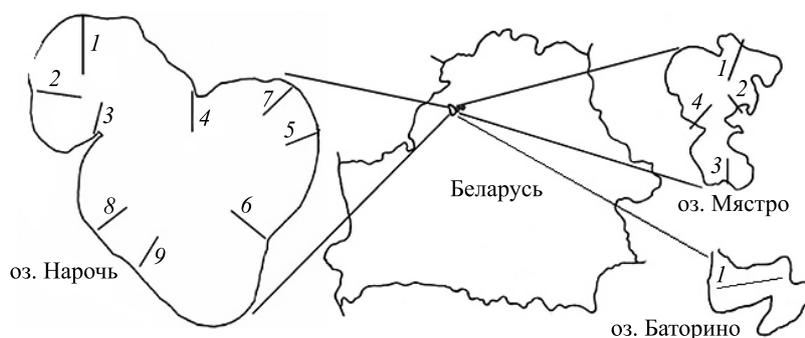


Рис. 5. Схема расположения трансект (озера Нарочь, Мясстро и Баторино) при сборе проб дрейсену в 2016–2018 гг.

(аналогична таковой при сборе проб дрейсену в 1999–2002 гг.)

Fig. 5. Layout of transects (Naroch, Myastro and Batorino lakes) for zebra mussel sampling in 2016–2018

(similar to that for zebra mussel sampling in 1999–2002)

Погруженные макрофиты, как и дрейсену, собирали вдоль трансект вручную с использованием рамки размером 0,5 × 0,5 м, станции отбора проб закладывали при возрастании глубины на каждый метр или при смене растительных ассоциаций (как показано на рис. 6). Параллельно со сбором материала осуществляли видеосъемку дна для дальнейшего картирования макрофитов и оценки вклада тех или иных родов макрофитов в состав фитоценоза. Подробно процесс регистрации макрофитных сообществ описан в разделе «Картирование погруженных макрофитов с помощью видеосъемки».



Рис. 6. Отбор проб дрейсенны и сопутствующих образцов донного грунта и макрофитов в оз. Нарочь в 2016 г.

Fig. 6. Sampling of zebra mussel and related samples of bottom soil and macrophytes in the Naroch Lake in 2016

Наряду с глубоководными станциями в литорали водоемов были обследованы мелководные станции. Всего на оз. Нарочь заложено 13 мелководных станций, на оз. Мястро – 7 станций, а на оз. Баторино – 2 станции. Во время съемки в 2016–2018 гг. участки литорали озер Нарочь, Мястро и Баторино исследовали визуально и с использованием рамки размером $0,5 \times 0,5$ м.

Все отобранные пробы разделяли на составные компоненты для дальнейшего учета. Образцы грунта анализировали по таким показателям, как плотность, процент влажности и доля золы¹. Макрофиты очищали от прикрепленных особей дрейсенны, определяли их таксономическую принадлежность, массу во влажном и воздушно-сухом состоянии.

В собранных пробах особей дрейсенны, прикрепленных к макрофитам, и особей дрейсенны, находящихся в грунте, учитывали отдельно для дальнейшего установления биотопической приуроченности. Моллюсков с каждой станции пересчитывали и взвешивали, измеряли морфометрические параметры раковин (длину, ширину и высоту).

Для выявления наличия зависимости численности и биомассы дрейсенны от рода макрофитов, на которых она развивается, проанализированные пробы были разделены на следующие категории: 1) пробы, где не было макрофитов (субстрат без макрофитов); 2) пробы, где все макрофиты относились к одному роду (хара, элодея и др.); 3) пробы, где макрофиты были представлены несколькими родами (смесь).

При обработке количественных данных использовали статистические методы с применением персонального компьютера и программных пакетов *Microsoft Excel* и *Statistica 8.0*.

Картирование погруженных макрофитов с помощью видеосъемки

Параллельно с отбором проб проводили видеосъемку по трансектам. По заранее намеченному маршруту в придонном слое двигались дайверы, снабженные видеокамерой, рамкой и тканевыми мешками для отбора проб. По поверхности воды на лодке за ними следовали члены исследовательской группы, которые ориентировались на местоположение дайверов и корректировали их маршрут с помощью надувного буйка, прикрепленного тросом к одному из аквалангов. Кроме того, данный буюк использовался в целях подачи условного сигнала к сбросу дайверам троса с грузом, на который они закрепляли заполненные пробами мешки для поднятия их в лодку, а также в целях передачи дайверам новых мешков. Место отбора каждой пробы фиксировали с помощью GPS-навигатора фирмы *Garmin* (США). Дайверы были снабжены приборами, отображающими время, текущую глубину и температуру воды. Запись этих показателей велась непрерывно. Периодически дисплей прибора помещали в объектив видеокамеры для более удобного отслеживания положения дайверов по видеозаписи, а также для определения глубины той или иной станции отбора проб. Впоследствии эта информация передавалась на специальное программное обеспечение *Suunto DM5*, снимающее данные с прибора и представляющее их в виде графика. Анализ полученных графиков позволил уточнить глубину, на которой находилась станция, в случае невозможности определения этого показателя по видеозаписи [12].

Видеосъемка велась с помощью видеокамеры фирмы *GoPro* (США), оснащенной водонепроницаемым чехлом, не влияющим на качество записи. Обеспечиваемое качество видеоматериала недостаточно для точной видовой идентификации растительных субстратов, однако приемлемо для определения растений до рода (телорез, элодея и т. д.) или отдела (в случае с харовыми водорослями) и описания различных растительных ассоциаций, как видно из фотографий, представленных на рис. 7 и 8.

¹ГОСТ 5180-2015. Грунты. Методы лабораторного определения физических характеристик. Взамен ГОСТ 5180-84 ; введ. 01.04.2016. М. : Стандартиформ, 2019. 23 с.



Рис. 7. Снимок зарослей хары
Fig. 7. A snapshot of *Chara* thickets

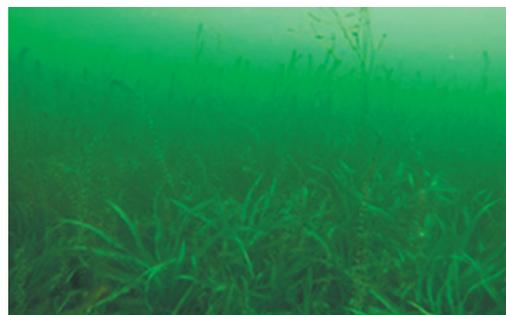


Рис. 8. Снимок зарослей телореца и элодеи
Fig. 8. A snapshot of *Stratiotes* and *Elodea* thickets

Распределение погруженных макрофитов

По составу погруженной растительности оз. Нарочь делится на три части: малый плес, где представлены три макрофитных пояса (пояс хары, пояс элодеи и смешанный мозаичный пояс), а также север и юго-запад большого плеса, где из состава растительности выпадает пояс элодеи.

Первым и наиболее очевидным отличием погруженной растительности большого плеса от погруженной растительности малого плеса является отсутствие отдельного пояса элодеи. Погруженные макрофиты на больших глубинах в разных частях озера представлены различными растительными ассоциациями (как моновидовыми, так и смешанными). Элодея же в большом плесе встречается лишь в составе смешанных растительных ассоциаций на некоторых участках озера.

В большом плесе обнаружено несколько растительных ассоциаций. В восточной части озера представлены преимущественно заросли хары с практически полным отсутствием иных макрофитов.

Сравнивая распределение макрофитов по трансектам большого плеса, можно заметить два паттерна распределения: плавное снижение плотности (трансекты 6 и 9) и распределение со скачком плотности на средних глубинах (трансекты 5, 7 и 8). Данные отличия не объясняются различиями в батиметрии озера на этих участках, поскольку в обоих случаях на части станций происходят резкие изменения глубины.

Для удобства использования выделенные участки нанесены на батиметрические карты, представленные на рис. 9 и 10.

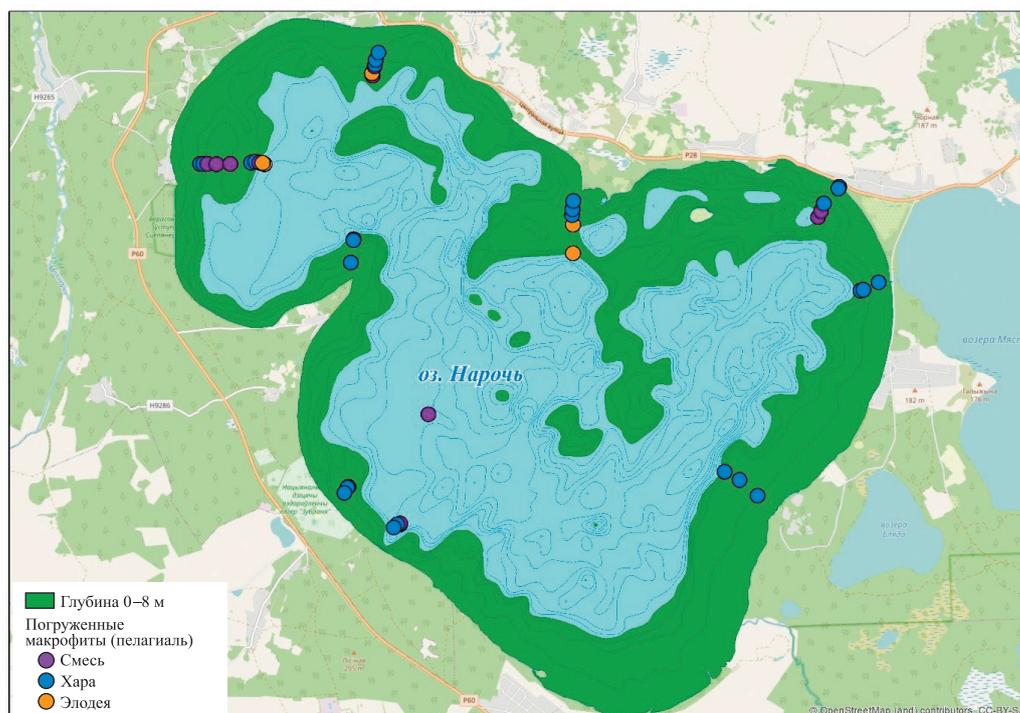


Рис. 9. Карта-схема зарастания оз. Нарочь в 2016–2017 гг.

Fig. 9. Map-scheme of Naroch Lake macrophytes overgrowing in 2016–2017

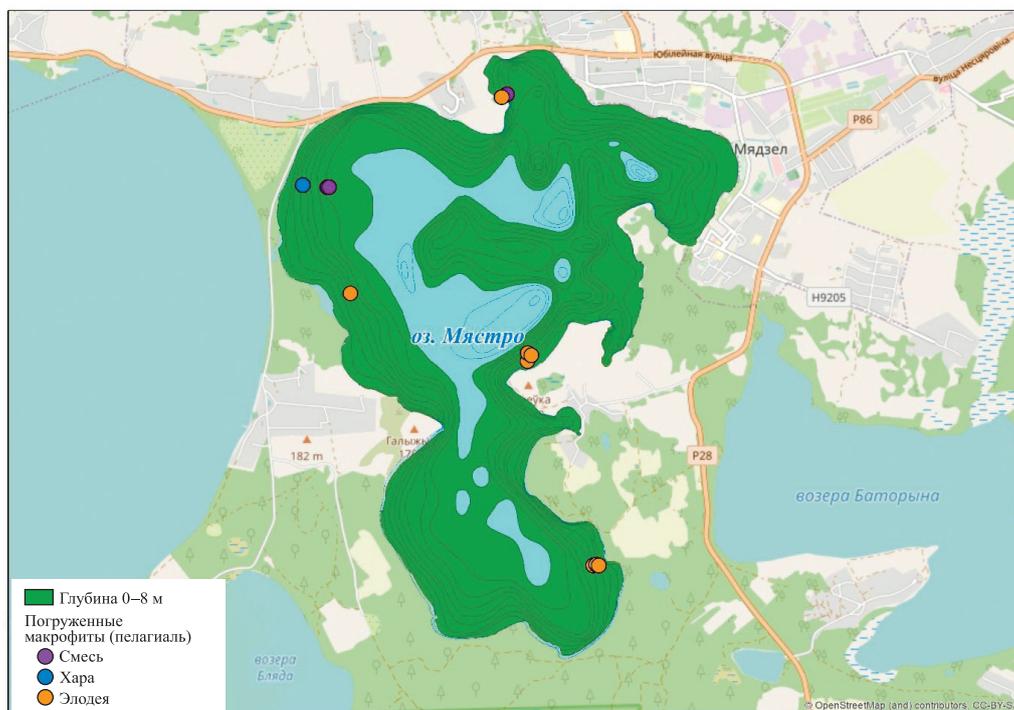


Рис. 10. Карта-схема зарастания оз. Мястро в 2018 г.

Fig. 10. Map-scheme of Myastro Lake macrophytes overgrowing in 2018

Результаты и их обсуждение

Озера Нарочь, Мястро и Баторино составляют единую систему, но отличаются друг от друга по многим гидробиологическим параметрам, в том числе по структуре макрофитобентоса.

Озеро Нарочь. Для макрофитного сообщества оз. Нарочь характерна относительно малая площадь зарастания береговой линии воздушно-водной растительностью. Растения с плавающими листьями формируют здесь лишь малые скопления (в отличие от других Нарочанских озер). Погруженная растительность на мелководье образует пояс хары. Мелководная зона в оз. Нарочь очень протяженная, поэтому пояс хары достаточно широкий. На больших глубинах растительность образует мозаичный пояс с участками зарастания элодеей. В целом наиболее распространенными в озере являются харовые водоросли и макрофиты родов *Potamogeton*, *Elodea*.

Плотность и биомасса дрейсены на анализируемых категориях растительного субстрата распределились в оз. Нарочь в соответствии с гистограммами, представленными на рис. 11.

Полученные данные показывают, что в оз. Нарочь харовые водоросли являются интенсивно заселяемым дрейсенной растительным субстратом. Это соответствует информации из литературных источников [1]. Однако вопреки ожиданиям средние значения анализируемых показателей в пробах, где встречались различные роды макрофитов, несколько выше, чем в пробах, где встречалась только хара. В смешанных пробах в оз. Нарочь попадались следующие макрофиты: *Chara*, *Ceratophyllum*, *Elodea*, *Potamogeton*, *Stratiotes*, *Fontinalis*. При более высоких средних значениях плотности и биомассы в пробах со смешанным субстратом ($(1642,51 \pm 2196,90)$ экз./м² и $(249,07 \pm 292,30)$ г/м²) по сравнению с таковыми в пробах, где субстратом является только хара ($(1167,95 \pm 1472,47)$ экз./м² и $(221,08 \pm 216,78)$ г/м²), стандартные отклонения (\pm SD) от средних значений плотности и биомассы в 1,5 и 1,4 раза выше. Это указывает на то, что развитие дрейсены в больших количествах на харовых водорослях происходит стабильнее, чем на смешанном растительном субстрате. Можно предположить, что разнородные растения более плотно заполняют объем толщи воды в придонном слое по вертикали.

Озеро Мястро. В оз. Мястро треть береговой линии покрыта воздушно-водной растительностью. Доминирует камыш, часто в ассоциациях с тростником. Растения с плавающими листьями формируют достаточно крупные участки в местах с сильно заиленным грунтом. Погруженная растительность образует участки зарослей хары на северном берегу и участки зарослей элодеи на южном. Больше всего распространен вид *Elodea canadensis*.

Плотность и биомасса дрейсены на анализируемых категориях растительного субстрата в оз. Мястро приведены на рис. 12.

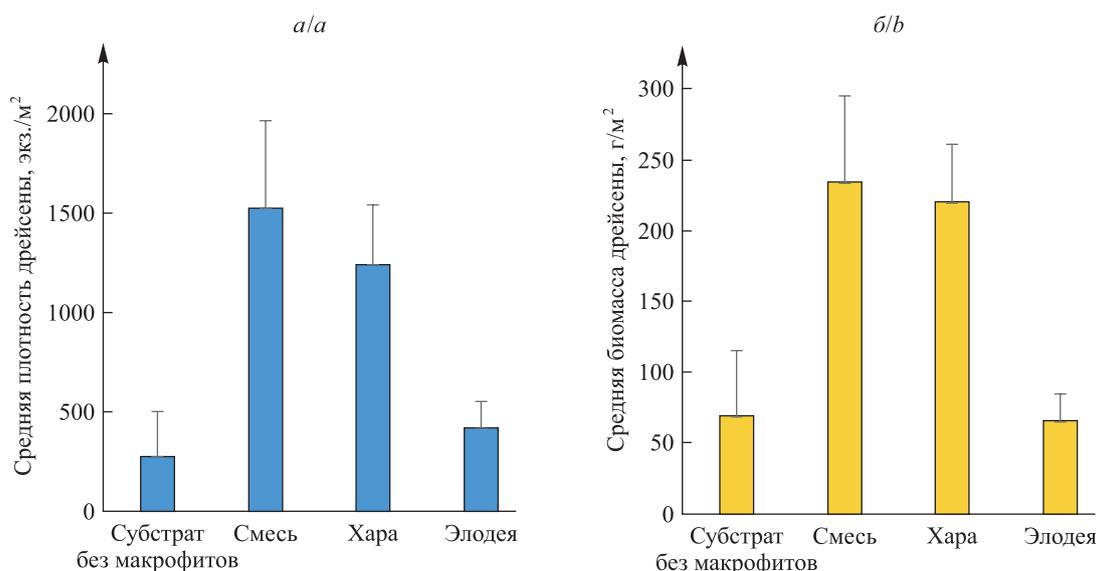


Рис. 11. Средние значения плотности (а) и биомассы (б) *D. polymorpha* на различных группах растительного субстрата в оз. Нарочь в 2016–2017 гг. На гистограммах отмечены стандартные ошибки средних

Fig. 11. Average values of *D. polymorpha* density (a) and biomass (b) on different groups of plant substrate in the Naroch Lake in 2016–2017. The histograms indicate the standard errors of the means

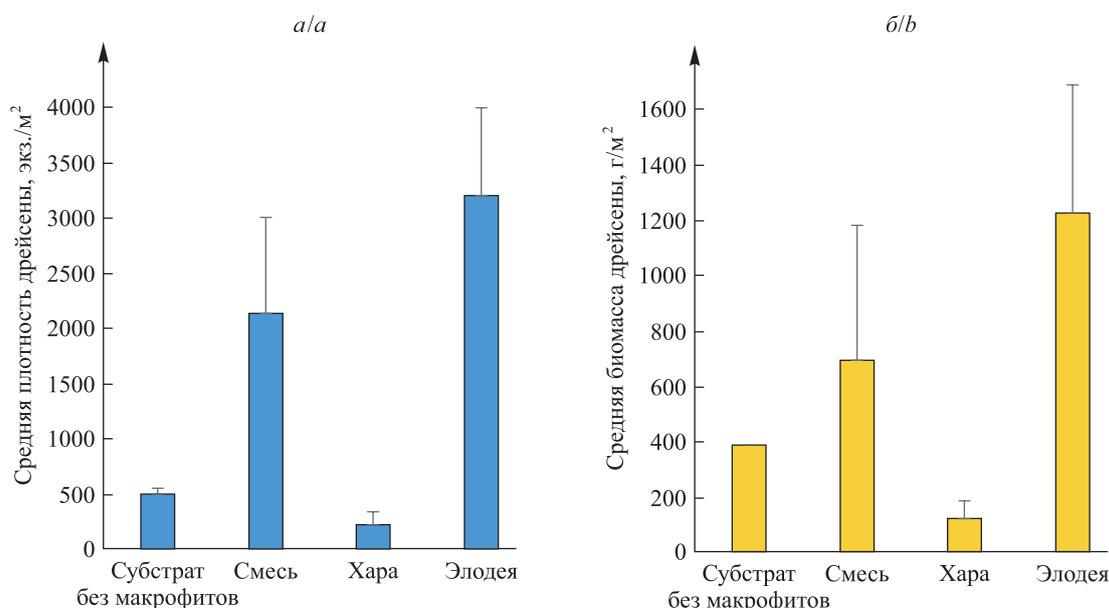


Рис. 12. Средние значения плотности (а) и биомассы (б) *D. polymorpha* на различных группах растительного субстрата в оз. Мястро в 2018 г. На гистограммах отмечены стандартные ошибки средних

Fig. 12. Average values of *D. polymorpha* density (a) and biomass (b) on different groups of plant substrate in the Myastro Lake in 2018. The histograms indicate the standard errors of the means

Как видно из представленных на рис. 12 гистограмм, наибольшие средние значения плотности и биомассы дрейсенны выявлены в пробах, где субстратом была элодея канадская. В отличие от оз. Нарочь, где хара встречается в больших количествах, особенно на мелководье, доминантом среди растительных ассоциаций в оз. Мястро является элодея. Соответственно, в оз. Мястро элодея служит основным субстратом для закрепления дрейсенны ввиду высокой плотности зарослей (аналогично харе в оз. Нарочь). Однако при сравнении распространения дрейсенны на харе и элодее в обоих водоемах можно сделать вывод, что элодея все же является более предпочтительным субстратом для дрейсенны. Средние значения плотности и биомассы дрейсенны на харе и элодее в озерах Нарочь и Мястро представлены в табл. 1.

Таблица 1

Значения плотности и биомассы *D. polymorpha* на харе и элодее в озерах Нарочь и Мясстро в 2016–2018 гг.

Table 1

Values of density and biomass of *D. polymorpha* on the *Chara* and on the *Elodea* in Naroch and Myastro lakes in 2016–2018

Показатели	Нарочь	Мясстро
Плотность дрейсенy на харе, экз./м ²	1167,95 ± 1472,47	175,30 ± 188,15
Биомасса дрейсенy на харе, г/м ²	221,08 ± 216,78	96,57 ± 108,18
Плотность дрейсенy на элодее, экз./м ²	414,00 ± 258,09	3998,00 ± 1432,28
Биомасса дрейсенy на элодее, г/м ²	65,23 ± 38,47	1562,87 ± 1166,43

Примечание. Данные представлены как среднее значение ± SD.

Результаты сравнения значений плотности и биомассы дрейсенy на харе и элодее в озерах Нарочь и Мясстро с помощью теста Манна – Уитни представлены в табл. 2.

Таблица 2

Результаты сравнения значений плотности и биомассы *D. polymorpha* на харе и элодее в озерах Нарочь и Мясстро в 2016–2018 гг.

Table 2

Results of comparison of density and biomass values of *D. polymorpha* on the *Chara* and on the *Elodea* in Naroch and Myastro lakes in 2016–2018

Растительный субстрат	Растительный субстрат			
	Хара в оз. Нарочь	Хара в оз. Мясстро	Элодея в оз. Нарочь	Элодея в оз. Мясстро
Хара в оз. Нарочь	–	0,086/0,222	0,246/0,113	0,002/0,004
Хара в оз. Мясстро	0,086/0,222	–	0,150/0,772	0,011/0,019
Элодея в оз. Нарочь	0,246/0,113	0,150/0,772	–	0,011/0,011
Элодея в оз. Мясстро	0,002/0,004	0,011/0,019	0,011/0,011	–

Примечание. Данные представлены как значение *p*-критерия по результатам теста Манна – Уитни при сравнении значений плотности/биомассы дрейсенy, собранной с 1 м² на различных растительных субстратах.

Сравнение выборок дрейсенy, собранных на харе и элодее в озерах Нарочь и Мясстро, показывает, что основным субстратом для развития дрейсенy в оз. Нарочь является хара, а в оз. Мясстро – элодея. На фоне более высокой численности, а также большей индивидуальной массы особей дрейсенy в оз. Мясстро средние значения плотности и биомассы моллюска на элодее статистически значимо выше в оз. Мясстро [4]. Такую разницу между заселенностью дрейсенy элодеи в двух близко расположенных водоемах можно объяснить тем, что в оз. Мясстро формируются исключительно плотные заросли элодеи, тогда как в оз. Нарочь элодея не образует такого плотного ковра. Значительную часть донного грунта в оз. Нарочь покрывают харовые водоросли.

Озеро Баторино. В оз. Баторино наблюдается достаточно обширное развитие пояса растений с плавающими листьями, которые не очень подходят для закрепления на них дрейсенy. Наиболее часто встречающимися погруженными макрофитами являются рдесты. Из-за сильной заиленности донного грунта и небольшой представленности макрофитов в оз. Баторино дрейсена развивается там в малых количествах. Из 7 обследованных глубоководных станций в оз. Баторино она присутствовала лишь на 3 станциях. Наибольшая плотность дрейсенy (121 экз./м²) обнаружена на станции с густыми зарослями рдеста блестящего (*Potamogeton lucens*). Биомасса моллюска на этой станции составила 154,15 г/м². На станции, где в качестве субстрата выступали растения кубышки желтой (*Nuphar lutea*), плотность дрейсенy достигала 14 экз./м² при биомассе 21,89 г/м². На станции, с которой были собраны кубышка желтая, рдест плавающий (*P. natans*) и телорез алоэвидный (*Stratiotes aloides*), обнаружено всего 4 особи дрейсенy на 1 м² общей массой 0,51 г.

Заключение

Анализ зависимости плотности и биомассы дрейсенy от характера растительного субстрата позволяет заключить, что основным субстратом для развития моллюска в оз. Нарочь являются харовые водоросли и смешанные растительные ассоциации. В оз. Мясстро наибольшие показатели плотности и биомассы

отмечены для проб, где в качестве растительного субстрата выступала элодея канадская. В оз. Баторино общая численность дрейсены низкая из-за недостатка подходящего растительного субстрата и сильной заиленности донного грунта. В небольших количествах дрейсена обнаружена там лишь на рдесте плавающим. По всей видимости, на то, насколько плотно дрейсена заселяет те или иные типы растительных субстратов, влияют в основном морфология макрофитов и плотность их произрастания. В свете отмеченной по результатам видеосъемки макрофитной поясности озер Нарочь и Мясстро и неравномерности заселения дрейсеной разных макрофитов выясняются дополнительные факторы, обеспечивающие различия между средними и средневзвешенными значениями плотности и биомассы популяции дрейсены, помимо площади донного грунта в различных батиметрических зонах водоема.

Библиографические ссылки

1. Старобогатов ЯИ, редактор. *Дрейсена: систематика, экология, практическое значение*. Москва: Наука; 1994. 240 с.
2. Крюк ДВ, Жукова АА. Биотопическое распространение инвазивного вида – *Dreissena polymorpha* (Mollusca, Bivalvia) в озере Нарочь (Беларусь) в 2016–2017 гг. *Журнал Белорусского государственного университета. Экология*. 2021;4:28–35.
3. Karatayev AY, Burlakova LE. What we know and don't know about the invasive zebra (*Dreissena polymorpha*) and quagga (*Dreissena rostriformis bugensis*) mussels? *Hydrobiologia*. 2022;special number. DOI: 10.1007/s10750-022-04950-5.
4. Крюк ДВ, Жукова АА, Адамович БВ. Сравнительная характеристика размерной структуры *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771) на различных субстратах в озерах Нарочь и Мясстро (Беларусь). *Вестник Фонда фундаментальных исследований*. 2022; 1:153.
5. Жукова АА, Жукова ТВ, Макаревич ОА, Остапеня АП. Роль полупогруженных макрофитов в функционировании Нарочанских озер. В: Пилипенко ВН, Кособокова СР, редакторы. *Экология биосистем: проблемы изучения, индикации и прогнозирования. Материалы II Международной научно-практической конференции; 25–30 августа 2009 г.; Астрахань, Россия*. Астрахань: Издательский дом «Астраханский университет»; 2009. с. 295–299.
6. Burlakova LE, Karatayev AY, Padilla DK. Changes in the distribution and abundance of *Dreissena polymorpha* within lakes through time. *Hydrobiologia*. 2006;571(1):133–146. DOI: 10.1007/s10750-006-0234-9.
7. Protasov AA. Conceptual models of the contourization processes in the aquatic ecosystems. *Hydrobiological Journal*. 2014; 50(1):3–19. DOI: 10.1615/HydrobJ.v50.i1.10.
8. Каратаев АЮ, Бурлакова ЛЕ. Роль дрейсены в озерных экосистемах. *Экология*. 1995;3:232–236.
9. Жукова АА, Адамович БВ, Крюк ДВ, Панько АЮ. Состояние популяции дрейсены в оз. Нарочь по данным съемки 2016 г. В: Янчуревич ОВ, редактор. *Зоологические чтения – 2017. Сборник статей Международной научно-практической конференции, посвященной памяти профессора Константина Михайловича Ельского; 15–17 марта 2017 г.; Гродно, Беларусь*. Гродно: ГрГУ имени Янки Купалы; 2017. с. 87–90.
10. Винберг ГТ, редактор. *Экологическая система Нарочанских озер*. Минск: Издательство «Университетское»; 1985. 303 с.
11. Каратаев АЮ, Бурлакова ЛЯ. Сучасны стан і перспектывы развіцця дрейсены *Dreissena polymorpha* Pallas у Нарачанскіх азёрах. *Известия Национальной академии наук Беларуси. Серия биологических наук*. 2005;2:95–99.
12. Крюк ДВ, Жукова АА. Картирование погруженных макрофитов озера Нарочь (Беларусь) при помощи видеосъемки. В: Ильмаст НВ, редактор. *Заповедники и национальные парки – научно-исследовательские лаборатории под открытым небом. Материалы Всероссийской научно-практической конференции с международным участием; 12–14 октября 2021 г.; Петрозаводск, Россия*. Петрозаводск: КарНЦ РАН; 2021. с. 33–36.
13. Жукова ТВ, Остапеня АП. Оценка эффективности природоохранных мероприятий на водосборе Нарочанских озер. *Природные ресурсы*. 2000;3:68–73.
14. Остапеня АП, Ковалев АА. *Экологический паспорт озера Нарочь. РНТЦ «Экомир», № 14 [препринт]*. Минск: [б. и.]; 1993. 95 с.
15. Ляштык ВС, Жукова ТВ, редакторы. *Водные ресурсы Национального парка «Нарочанский»*. Минск: Рифтур принт; 2012. 128 с.
16. Мاستицкий СЭ, Верес ЮК, Найрович ОА, Кондобаров СЮ. Роль дрейсены (*Dreissena polymorpha*) в структуре малакологического комплекса озера Нарочь. В: Кундас СП, Океанов АБ, Позняк СС, редакторы. *Сахаровские чтения 2006 года: экологические проблемы XXI века. Материалы 6-й Международной научной конференции; 18–19 мая 2006 г.; Минск, Беларусь. Часть I*. Минск: МГЭУ имени А. Д. Сахарова; 2006. с. 322–324.

References

1. Starobogatov YaI, editor. *Dreissena: sistematika, ekologiya, prakticheskoe znachenie* [*Dreissena: systematics, ecology, practical significance*]. Moscow: Nauka; 1994. 240 p. Russian.
2. Kruk DV, Zhukava NA. Biotopic distribution of invasive species – *Dreissena polymorpha* (Mollusca, Bivalvia) in lake Naroch (Belarus) in 2016–2017. *Journal of the Belarusian State University. Ecology*. 2021;4:28–35. Russian.
3. Karatayev AY, Burlakova LE. What we know and don't know about the invasive zebra (*Dreissena polymorpha*) and quagga (*Dreissena rostriformis bugensis*) mussels? *Hydrobiologia*. 2022;special number. DOI: 10.1007/s10750-022-04950-5.
4. Kryuk DV, Zhukova AA, Adamovich BV. Comparative characteristics of the size structure of *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771) on various substrates in lakes Naroch and Myastro (Belarus). *Vestnik Fonda fundamental'nykh issledovaniy*. 2022;1:153. Russian.
5. Zhukova AA, Zhukova TV, Makarevich OA, Ostapenya AP. [The role of semi-submerged macrophytes in the functioning of the Narochanskie lakes]. In: Pilipenko VN, Kosobokova SR, editors. *Ekologiya biosistem: problemy izucheniya, indikatsii i prognozirovaniya. Materialy II Mezhdunarodnoi nauchno-prakticheskoi konferentsii; 25–30 avgusta 2009 g.; Astrakhan', Rossiya* [Ecology of biosystems: problems of study, indication and forecasting. Materials of the II International scientific and practical conference; 2009 August 25–30; Astrakhan, Russia]. Astrakhan: Izdatel'skii dom «Astrakhanskii universitet»; 2009. p. 295–299. Russian.

6. Burlakova LE, Karatayev AY, Padilla DK. Changes in the distribution and abundance of *Dreissena polymorpha* within lakes through time. *Hydrobiologia*. 2006;571(1):133–146. DOI: 10.1007/s10750-006-0234-9.
7. Protasov AA. Conceptual models of the contourization processes in the aquatic ecosystems. *Hydrobiological Journal*. 2014; 50(1):3–19. DOI: 10.1615/HydrobJ.v50.i1.10.
8. Karataev AY, Burlakova LE. [The role of *Dreissena* in lake ecosystems]. *Ekologiya*. 1995;3:232–236. Russian.
9. Zhukova AA, Adamovich BV, Kryuk DV, Panko AY. [Status of the *Dreissena* population in the Naroch Lake according to the survey data of 2016]. In: Yanchurevich OV, editor. *Zoologicheskie chteniya – 2017. Sbornik statei Mezhdunarodnoi nauchno-prakticheskoi konferentsii, posvyashchennoi pamyati professora Konstantina Mikhailovicha El'skogo; 15–17 marta 2017 g.; Grodno, Belarus'* [Zoological readings – 2017. Collection of articles of the International scientific and practical conference dedicated to the memory of professor Konstantin Mikhailovich El'sky; 2017 March 15–17; Grodno, Belarus]. Grodno: Yanka Kupala State University of Grodno; 2017. p. 87–90. Russian.
10. Vinberg GG, editor. *Ekologicheskaya sistema Narochanskikh ozer* [Ecological system of the Narochansk lakes]. Minsk: Izdatel'stvo «Universitetskoe»; 1985. 303 p. Russian.
11. Karataev AY, Burlakova LYa. [Modern prospects for the development of *Dreissena polymorpha* Pallas in the Narochan Aze-ris]. *Izvestiya Natsional'noi akademii nauk Belarusi. Seriya biologicheskikh nauk*. 2005;2:95–99. Belarusian.
12. Kryuk DV, Zhukova AA. [Mapping of submerged macrophytes of Naroch Lake (Belarus) using video recording]. In: Il'mast NV, editor. *Zapovedniki i natsional'nye parki – nauchno-issledovatel'skie laboratorii pod otkrytym nebom. Materialy Vserossiiskoi nauchno-prakticheskoi konferentsii s mezhdunarodnym uchastiem; 12–14 oktyabrya 2021 g.; Petrozavodsk, Rossiya* [Nature reserves and rescue parks are open-air research laboratories. Proceedings of the All-Russian scientific and practical conference with international participation; 2021 October 12–14; Petrozavodsk, Russia]. Petrozavodsk: KarNTs RAN; 2021. p. 33–36. Russian.
13. Zhukova TV, Ostapenya AP. Estimation of efficiency of nature protection measures in water catchment area of the Naroch lakes. *Prirodnye resursy*. 2000;3:68–73. Russian.
14. Ostapenya AP, Kovalev AA. *Ekologicheskii pasport ozera Naroch'. RNTTs «Ekomir», № 14* [preprint] [Ecological passport of Naroch Lake. RNTTs «Ekomir», No. 14]. Minsk: [s. n.]; 1993. 95 p. Russian.
15. Lyushtyk VS, Zhukova TV, editors. *Vodnye resursy Natsional'nogo parka «Narochanskii»* [Water resources of the National Park «Narochansky»]. Minsk: Riftur Print; 2012. 128 p. Russian.
16. Mastitskii SE, Veres YuK, Nayarovich OA, Kondobarov SYu. [The role of zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) in the structure of the malacological complex of Naroch Lake]. In: Kundas SP, Okeanov AB, Poznyak SS, editors. *Sakharovskie chteniya 2006 goda: ekologicheskie problemy XXI veka. Materialy 6-i Mezhdunarodnoi nauchnoi konferentsii; 18–19 maya 2006 g.; Minsk, Belarus'. Chast' I* [Sakharov readings – 2006: environmental problems of the 21st century. Proceedings of the 6th International scientific conference; 2006 May 18–19; Minsk, Belarus. Part 1]. Minsk: International Sakharov Environmental Institute of Belarusian State University; 2006. p. 322–324. Russian.

Получена 06.09.2023 / принята 07.09.2023.
Received 06.09.2023 / accepted 07.09.2023.