

Факторы пространственного распределения и оценка риска инвазии речной живородки *Viviparus viviparus* (Linnaeus, 1758) в водные экосистемы бассейна р. Оби

Л. В. ЯНЫГИНА^{1, 2}, А. В. КОТОВЩИКОВ¹, Л. М. КИПРИЯНОВА¹, Д. Д. ВОЛГИНА¹

¹ФГБУН Институт водных и экологических проблем СО РАН
656038, Барнаул, ул. Молодежная, 1
E-mail: zoo@iwer.ru

²Алтайский государственный университет
656049, Барнаул, просп. Ленина, 61

Статья поступила 21.08.2019

После доработки 10.09.2019

Принята к печати 31.10.2019

АННОТАЦИЯ

Моллюски семейства Viviparidae относятся к числу активно расселяющихся за пределы своих естественных ареалов групп беспозвоночных. Чужеродные представители этого семейства отмечены в водоемах Северной и Южной Америки, Европы, Азии. В бассейн р. Оби в 1990-х годах была непреднамеренно интродуцирована речная живородка *Viviparus viviparus* (Linnaeus, 1758). Представлены результаты многолетних исследований инвазии речной живородки в Новосибирское водохранилище. Выявлена значимость типа донных отложений и содержания органических веществ в пространственном распределении *V. viviparus*. Отмечено, что благоприятные экологические условия Новосибирского водохранилища способствуют формированию более плотных поселений моллюсков по сравнению с естественным ареалом. Проведена оценка риска инвазии *V. viviparus* в другие водные объекты бассейна р. Оби и определены последствия инвазии для водных экосистем бассейна.

Ключевые слова: чужеродные виды, макробеспозвоночные, моллюски, Новосибирское водохранилище.

Вселение чужеродных видов – одно из наиболее опасных последствий антропогенного воздействия на водные экосистемы. Биологические инвазии не только влияют на биологическое разнообразие водных экосистем, приводят к гомогенизации биоты, но и наносят значительный экономический ущерб, ограничивают экосистемные услуги [Dar, Reshi, 2014; Petsch, 2016; Bacher et al., 2018; Kiruba-Sankar et al., 2018]. Однако не все чужеродные виды несут высокую угрозу для нативных экоси-

стем. По оценкам экспертов только около 20–30 % вселенцев оказывают негативное влияние на экосистемы водоемов-реципиентов [Arriaga et al., 2004; Davidson et al., 2017]. Важной задачей управления водными экосистемами является выявление потенциально опасных для водоемов исследуемого региона видов, оценка риска их натурализации и возможных последствий вселения.

Моллюски (наряду с ракообразными) являются наиболее активными вселенцами как

в морские, так и пресноводные экосистемы [Fruh et al., 2012]. Как и нативные виды, чужеродные моллюски играют важную роль в водных экосистемах как потребители водорослей и детрита, источники пищи для хищников и переносчики паразитов. Благодаря относительно крупным размерам моллюски в местах своего обитания часто составляют значительную часть биомассы донных сообществ и могут существенно трансформировать структуру трофических сетей, перераспределять потоки веществ и энергии, увеличивая потоки энергии через бентосное звено экосистемы.

Одним из недавних вселенцев в водоемы бассейна р. Оби являются крупные брюхоногие моллюски *Viviparus viviparus* (Linnaeus, 1758) из сем. Viviparidae, впервые отмеченные в Новосибирском водохранилище на р. Оби в конце 1990-х, а к 2013 г. встречавшиеся уже на всем протяжении средней и нижней части водохранилища. На участках своего распространения в Новосибирском водохранилище живородки существенно изменяют условия обитания других гидробионтов, что ведет к снижению видового разнообразия аборигенного зообентоса и изменению его структуры [Yanygina, 2019]. На берегах водохранилища периодически образуются огромные скопления моллюсков и их пустых раковин, что ухудшает возможности рекреационного использования этих участков водоема. Вселение и массовое развитие *V. viviparus* в Новосибирском водохранилище рассматриваются в качестве одной из возможных причин снижения рыбопродуктивности водоема [Визер, Дорогин, 2015]. За последние годы обнаружены новые популяции этого чужеродного вида в бассейнах рек Обь и Иртыш [Винарский и др., 2015; Бабушкин, Винарский, 2017; Визер, Визер, 2016], что может свидетельствовать о высоком инвазионном потенциале вида.

Целью данной работы стало изучение экологических особенностей обитания речной живородки *Viviparus viviparus* в новом ареале для оценки риска ее внедрения в другие водные объекты бассейна р. Оби.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Новосибирское водохранилище – крупный равнинный водоем сезонного регулирова-

ния – создано на р. Оби в 1967 г. Длина водохранилища около 200 км, средняя глубина 9 м, максимальная – 25 м; площадь зеркала при нормальном подпорном уровне (НПУ) 1070 км². Особенностью гидрологического режима водохранилища является большая амплитуда колебаний уровня воды, которая составляет в среднем около 5 м и приводит к осушению около 30 % площади водоема при осенне-зимней сработке уровня [Многолетняя динамика..., 2014].

Материалом для данной работы послужили сборы живородок, выполненные на различных участках Новосибирского водохранилища количественными и качественными методами. На стандартных гидробиологических створах Новосибирского водохранилища [Yanygina, 2019] пробы собраны в июле – августе 2013, 2015, 2017, 2018 гг. Донные отложения отбирали дночерпателем с площадью захвата 0,025 м², промывали, выбирали из них беспозвоночных, которых затем фиксировали 70%-м этиловым спиртом. В 2013, 2014 и 2018 гг. обследованы заросшие участки водоема: растения срезали, промывали и выбирали из них моллюсков; донные отложения под зарослями отбирали дночерпателем ГР-91 с площадью захвата 0,007 м². Одновременно со сбором моллюсков измерены глубина отбора, тип субстрата, прозрачность, цветность, температура воды, БПК₅, концентрация кислорода и содержание хлорофилла *a*. В 2013 и 2018 гг. дополнительно отобраны пробы воды для расширенного химического анализа, который выполнен в ВерхнеОбьрегионводхозе и Химико-аналитическом центре Института водных и экологических проблем СО РАН.

Встречаемость *V. viviparus* рассчитывали как отношение числа проб, в которых моллюски присутствовали, к общему числу проб. Возраст живородок определяли по числу меток зимней остановки роста на раковине и крышечке [Березкина, Аракелова, 2010].

Для выявления возможной взаимосвязи особенностей популяционных характеристик *V. viviparus* на различных участках водохранилища с экологическими факторами среды обитания использованы многомерные статистические методы. Для сокращения числа взаимосвязанных физико-химических переменных, характеризующих среду обитания моллюсков, и классификации переменных ис-

пользован метод главных компонент. Для анализа отобрано 20 факторов: прозрачность, мутность, цветность, количество взвешенных частиц, глубина, pH, общая щелочность, хлориды, сульфаты, жесткость, Ca, Mg, сухой остаток, O₂, БПК₅, ХПК, NH₄, NO₃, PO₄, нефтепродукты. Далее проведен ранговый корреляционный анализ (по Спирмену) между количеством *V. viviparus* на каждой станции и значениями выделенных главных факторов для каждого наблюдения.

При дисперсионном анализе в качестве независимых переменных использовали нормированные значения численности ($\log N + 1$) и биомассы ($\log B + 1$) *V. viviparus* на различных участках водохранилища, в качестве предикторов – тип субстрата, глубину, прозрачность, уровень развития фитопланктона (по хлорофиллу *a*), расположение участка (верхняя, средняя, нижняя зоны водохранилища). Оценку совместного влияния этих факторов на независимые переменные выполняли с помощью обобщенных линейных моделей (GLM-анализ). При сравнении выборок использовали непараметрический метод Краскела – Уоллиса. Статистический анализ данных выполнен с помощью пакета программ Statistica 6.0.

Оценку риска для водных экосистем, связанного с инвазией живородки, 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 использовали 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 (<http://ias.biodiversity.be/protocols/form>). В соответствии с рекомендациями протокола Harmonia+ оценку IR рассчитывали как среднее геометрическое оценок риска интродукции (Is), натурализации (Es) и распространения (Ss); оценка риска воздействия (ImR) – максимальное значение среди рас-

считанных 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, более 0,66 – о высоком риске.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Факторы пространственного распределения *V. viviparus* в Новосибирском водохранилище. Проведенные исследования показали, что речная живородка расселена в Новосибирском водохранилище весьма неравномерно. Максимальная частота встречаемости моллюсков отмечена в средней части водохранилища, в нижней части значения этого показателя были меньшими, в верхней зоне водохранилища в период исследований живородка не была обнаружена. Моллюски отмечены на всех типах грунтов: щебень, пески, заиленные пески, илы с различным количеством детрита. Средние значения численности и биомассы моллюсков также были выше в средней части водохранилища по сравнению с нижней и верхней (табл. 1).

Для выявления факторов распределения моллюсков проанализировали экологические особенности среды обитания беспозвоночных на различных участках водохранилища. На первом этапе анализа 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, Ca²⁺, Mg²⁺, 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, SO₄²⁻, жесткость, Ca²⁺, Mg²⁺, сухой остаток). В ГК2 (22,8 % общей дисперсии) вошли факторы, связанные с прозрачностью воды (прозрачность, мутность, количество взвешенных частиц, глу-

Т а б л и ц а 1

Встречаемость, численность (N , тыс. экз/м²) и биомасса (B , г/м²) *V. viviparus* на различных участках Новосибирского водохранилища

Год	Зона водохранилища	Встречаемость	$N_{\text{ср}}$	$B_{\text{ср}}$	N_{max}	B_{max}
2013	Верхняя	0	$0,0 \pm 0,0$	$0,0 \pm 0,0$	0,0	0,0
	Средняя	0,4	$0,31 \pm 0,15$	$354,9 \pm 168,0$	1,48	1783,2
	Нижняя	0,2	$0,35 \pm 0,28$	$374,6 \pm 262,3$	3,88	4020,0
2015	Верхняя	0	$0,0 \pm 0,0$	$0,0 \pm 0,0$	0,0	0,0
	Средняя	0,4	$1,32 \pm 0,88$	$811,5 \pm 502,3$	7,72	4384,8
	Нижняя	0,2	$0,06 \pm 0,05$	$87,6 \pm 78,3$	0,64	1098,8
2017	Средняя	0,7	$0,27 \pm 0,19$	$248,7 \pm 167,5$	1,16	1029,2
	Нижняя	0,2	$0,04 \pm 0,04$	$16,3 \pm 16,3$	0,24	97,8
2018	Верхняя	0	$0,0 \pm 0,0$	$0,0 \pm 0,0$	0,0	0,0
	Средняя	0,5	$0,57 \pm 0,18$	$757,2 \pm 216,8$	1,84	2547,2
	Нижняя	0,1	$0,09 \pm 0,07$	$0,2 \pm 0,1$	0,68	1372,8

бина) (табл. 2). ГК3 (12,9 % общей дисперсии) включала факторы, определяющие содержание органических веществ (БПК₅, ХПК, цветность) и фосфатов. В ГК4 (8,0 % общей дисперсии) вошли нефтепродукты.

На следующем этапе проведен корреляционный анализ численности и биомассы

V. viviparus на каждой станции со значениями выделенных главных факторов для каждого наблюдения. Статистически значимые ($p < 0,05$) коэффициенты корреляции Спирмена отмечены только с ГК3 (включающая факторы, определяющие содержание органических веществ и фосфатов) и были схожими

Т а б л и ц а 2

Классификация 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
рН	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

П р и м е ч а н и е. ГК – главная компонента, * – вспомогательные переменные.

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 обобщенных линейных моделей (GLM), взаимодействие различных факторов не оказывало статистически значимого влияния на изменчивость значений численности и биомассы *V. viviparus* (табл. 3).

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 низкой скоростью 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 фитоплан-

ктона 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* (см. табл. 2).

На заросших участках водохранилища живородка впервые 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 муточковой ассоциации *Hydrilletum verticillatae* Tomasiewicz 1979. Максимальная биомасса (746,4 г/м²) моллюсков отмечена в сообществах сусака зонтичного в Караканском заливе. Отдельные особи *V. viviparus* наблюдали 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 рас-

Т а б л и ц а 3

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	p	MS	F	p
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
Содержание хлорофилла <i>a</i> – зона*	1,468	1,034	0,362	6,926	1,199	0,308

* Совместное влияние факторов.

пределения: 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).

Оценка риска. Риск вселения (переноса) *V. viviparus* в новые водоемы бассейна р. Оби оценен как низкий ($I_s = 0,33$). Живородки характеризуются невысокой естественной миграционной активностью. Риск непреднамеренных антропогенных переносов вида за пределы естественного ареала в соответствии с классификацией Harmonia+ оценен как средний: за последние 25 лет обнаружены три популяции за пределами естественного ареала (более одного нового местообитания за десятилетие). При этом во всех новых местообитаниях 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. обнаружены и в р. Оби ниже водохранилища. В целом риск инвазии живородки в водоемы бассейна р. Оби оценен как средний ($I_R = 0,63$).

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, и сведений о конкурентных взаимоотношениях и возможности инбридинга с аборигенными видами. В водных экосистемах инвазии *V. viviparus* оказывают незначительное воздействие и на окружающую среду ($E_i = 0,292$), обусловленное 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. Оби ниже водохранилища моллюски образуют скопления в водопроводных трубах, создавая помехи в работе гидротехнических сооружений. Общий риск для водных экосистем бассейна р. Оби, связанный с инвазией *V. viviparus*, оценивается как средний ($OR = 0,47$).

ОБСУЖДЕНИЕ

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 – важный инструмент 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.

Вселение. 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 вслед-

ствие торговли для употребления в пищу, так как в рассматриваемом регионе нет традиции их использования как объекта питания и фуд-маркетов, 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 2018 г. *V. viviparus* обнаружен в четырех водоемах бассейна р. Оби, не связанных друг с другом общим стоком: в р. Тура, в небольшом водоеме у г. Тобольска, в Бухтарминском и Новосибирском водохранилищах [Селезнева, 2005; Баженова и др., 2009; Винарский и др., 2015; Бабушкин, Винарский, 2017], что позволяет оценить риск ее антропогенного переноса в новые водоемы как средний.

Натурализация. 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.

Для брюхоногих моллюсков наиболее значимыми абиотическими факторами их распространения являются pH, концентрация кальция, гидропериод (постоянство обводненности среды обитания), глубина и площадь водоема [Turner, Montgomery, 2009; Hoverman et al., 2011]. В естественном ареале обитания живородок концентрация кальция обычно превышает 25 мг/л [Жадин, 1952]. В Новосибирском водохранилище средняя многолетняя концентрация кальция в летний период составляет 27 мг/л, в заливах водохранилища достигает 60 мг/л; в период летней межени маловодных лет может опускаться до 17 мг/л [Многолетняя динамика..., 2014]. Однако такие незначительные снижения концентрации кальция, ниже оптимального уровня, в течение непродолжительного по сравнению с жизненными циклами моллюсков времени не могут лимитировать моллюсков. Длительное снижение концентрации кальция ниже критического для моллюсков уровня (4,5 мг/л по: [Hoverman et al., 2011]) для водоемов бассейна р. Оби не характерно [Савичев, 2003, 2010; Шорникова, 2009] и, соответственно,

не может быть препятствием для дальнейшего распространения живородки.

Несмотря на возможность существования некоторых видов моллюсков в широком диапазоне значений pH – от 4,5 до 8,5 [Фролов, 2011], для моллюсков сем. Viviparidae этот диапазон составляет 6,5–8,5, при этом оптимальными считаются значения от 7 до 8 [Жадин, 1952; Круглов, Юрчинский, 2000; Jakubik, 2012; Ovando, Cuezco, 2012]. Значительная часть Западной Сибири покрыта болотами, для вод которых характерна кислая реакция среды. Так, в верховых болотах Томской области pH в среднем составляет 4,41 [Савичев, 2005]. В р. Оби и ее крупных притоках снижение pH ниже 6,5 может наблюдаться в период половодья, что связано с поступлением кислых и слабокислых болотных вод с водосбора [Савичев, 2003]. Однако такое снижение носит кратковременный характер, средние значения pH в реках обычно превышают 6,5 [Шорникова, 2009; Савичев, 2010; Козелкова, Гребенюк, 2013; Радайкин, 2018], что делает их пригодными для заселения живородкой.

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 изменчивостью гидрохимического стока р. Оби [Многолетняя динамика..., 2014]. Учитывая длительный (4–5 лет) жизненный цикл *V. viviparus*, можно предположить, что моллюски обитают в широком диапазоне экологических факторов. При этом значения гидрохимических показателей в реках бассейна р. Оби, 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

но 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, 2011]. 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, Ribí, 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 продемонстрировали 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]. Например, вивипариды оз. Дяньчи (Китай) увеличивали репродукционный потенциал за счет высокого содержания фосфора в воде и кальция в донных отложениях, 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 западно-сибирскую часть ареала [Винарский и др., 2015].

Расселение. 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, Ribí, 1993; Karpes, Haase, 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, попа-

дая вместе с ними в лодку и таким образом переноситься на большие расстояния. С закрытым оперкулумом живородки способны сохранять жизнеспособность без воды более двух месяцев [Unstad et al., 2013; Navel 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 первый год 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, 2014] до водотоков Тюменской области [Бабушкин, Винарский, 2017], что свидетельствует о высоких адаптивных способностях вида.

Оценка последствий инвазии живородки. Воздействие чужеродных видов на водные экосистемы определяется через оценку последствий инвазий для аборигенных рас-

тений и животных и их местообитаний. Наибольшее влияние на аборигенные сообщества оказывают инвазии хищников, паразитов, фитофагов, а также видов, конкурирующих с нативными за ресурсы [Solomon et al., 2010]. Живородки питаются в основном водорослями и детритом [Jakubik, 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 [Yanygina, 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, предпринятые 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, объясняет-

ся 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 его рекреационное использование. 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. Оби [Визер, Визер, 2016]. Схожие негативные эффекты для инфраструктуры, связанные с гибелью *V. viviparus* в прибрежной зоне, выбросами пустых раковин на пляжи, а также обрастаниями водоподводящих труб, отмечены и для других видов чужеродных вивипарид, расселяющихся в Северной Америке и Европе [Matthews et al., 2017].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Вселение речной живородки является единственным к данному времени случаем преднамеренной интродукции видов в водоемы бассейна р. Оби, который привел к трансформации как биотического, так и абиотического звена экосистем на значительной акватории. Благоприятные климатические и экологические условия в Новосибирском водохранилище способствуют 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. Оби 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.

Работа выполнена в рамках бюджетного проекта ИВЭП СО РАН при частичной финансовой поддержке РФФИ (грант № 18-04-01001).

ЛИТЕРАТУРА

- Бабушкин Е. С., Винарский М. В. Первая находка речной живородки *Viviparus viviparus* в реке Тура (Тюменская область) // Фауна Урала и Сибири. 2017. № 1. С. 19–24.
- Баженова О. П., Куликов Е. В., Куликова В. Е., Девятков В. И., Евсеева А. А. Сукцессии биоценозов Бухтарминского водохранилища. Омск: Изд-во ФГОУ ВПО ОмГАУ, 2009. 244 с.
- Березкина Г. В., Аракелова Е. С. Жизненные циклы и рост некоторых гребнежаберных моллюсков (Gastropoda: Pectinibranchia) в водоемах европейской части России // Тр. Зоол. ин-та РАН. 2010. Т. 314, № 1. С. 80–92.
- Визер А. М., Визер Л. С. Современное распространение и экология инвазийного вида моллюска *Viviparus viviparus* L. в верхней Оби // Водные экосистемы Сибири и перспективы их использования. Томск, 2016. С. 28–31.
- Визер А. М., Дорогин М. А. Питание и рост молоди стерляди (*Acipenser ruthenus marsiglii* Brandt, 1883) Новосибирского водохранилища // Вестн. рыбохоз. науки. 2015. Т. 2, № 1 (5). С. 27–31.
- Винарский М. В., Андреев Н. И., Андреева С. И., Казанцев И. Е., Каримов А. В., Лазуткина Е. А. Чужеродные виды моллюсков в водных экосистемах Западной Сибири: обзор // Рос. журн. биол. инвазий. 2015. № 2. С. 2–19.
- Жадин В. И. Исследования по экологии и изменчивости *Vivipara fasciata* Mull. Саратов, 1928. 94 с.
- Жадин В. И. Моллюски пресных и солоноватых вод СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1952. 376 с.
- Козелкова Е. Н., Гребенюк Г. Н. Природоохранные аспекты управления качеством водных ресурсов в бассейне средней Оби (на примере реки Вах). Нижневартовск: Изд-во Нижневарт. гос. ун-та, 2013. 127 с.
- Котовщиков А. В., Яныгина Л. В. Пространственное распределение содержания хлорофилла *a* в Новосибирском водохранилище // Изв. Алт. отд-ния Рус. геогр. о-ва. 2018. № 3. С. 46–52.
- Круглов Н. Д., Юрчинский В. Я. Особенности действия лимитирующего фактора на расселение и жизнь

- недеятельность пресноводных брюхоногих моллюсков // Моллюски: проблемы систематики, экологии и филогении. СПб., 2000. С. 65–68.
- Многолетняя динамика водно-экологического режима Новосибирского водохранилища. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2014. 391 с.
- Радайкин А. В. Гидрохимическая характеристика бассейнов рек средней Оби // Биологические и географические аспекты экологии человека. Сыктывкар, 2018. С. 120–124.
- Савичев О. Г. Реки Томской области: состояние, охрана и использование. Томск: Изд-во ТПУ, 2003. 170 с.
- Савичев О. Г. Влияние болот на гидрохимический сток в бассейне средней Оби (в пределах Томской области) // Изв. Том. политех. ун-та. 2005. Т. 308, № 3. С. 47–50.
- Савичев О. Г. Фоновые концентрации веществ в речных водах таежной зоны Западной Сибири // Вестн. Том. гос. ун-та. 2010. № 334. С. 169–175.
- Свириденко Б. Ф., Свириденко Т. В., Ефремов А. Н., Токарь О. Е., Евженко К. С. Элодея канадская *Elodea canadensis* (Hydrocharitaceae) на Западно-Сибирской равнине // Вестн. Том. ун-та. Биология. 2013. № 3. С. 46–55.
- Селезнева М. В. Оценка современного экологического состояния Новосибирского водохранилища по структурно-функциональным показателям сообществ макрозообентоса: дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 2005. 21 с.
- Фролов А. А. Фауна, распространение и экология моллюсков надсемейства Pisidioidea различных водных объектов северо-запада России: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Борок, 2011. 25 с.
- Хлус Л. Н., Алергуш М. Г. Внутривидовая изменчивость *Viviparus viviparus* L. (Gastropoda: Vivipariformes) в предгорье Крыма // Вест. ИГПИ им. П. П. Ершова. 2014. № 4. С. 105–110.
- Цихон-Луканина Е. М. Трофология водных моллюсков. М.: Наука, 1987. 145 с.
- Шорникова Е. А. Интегральная оценка состояния экосистем водотоков по гидрохимическим показателям (на примере Среднего Приобья) // География и природ. ресурсы. 2009. № 1. С. 38–45.
- Яныгина Л. В. Современное состояние и многолетняя динамика зообентоса Новосибирского водохранилища // Биол. внутр. вод. 2011. № 2. С. 65–70.
- Arriaga L., Castellanos V. A. E., Moreno E., Alarcón J. Potential Ecological Distribution of Alien Invasive Species and Risk Assessment: a Case Study of Buffel Grass in Arid Regions of Mexico // Conserv. Biol. 2004. Vol. 18. P. 1504–1514.
- Bacher S., Blackburn T. M., Essl F., Genovesi P., Heikkilä J., Jeschke J. M., Jones G., Keller R., Kenis M., Kueffer C., Martinou A. F., Nentwig W., Pergl J., Pyšek P., Rabitsch W., Richardson D. M., Roy H. E., Saul W. C., Scalera R., Vila M., Wilson J. R. U., Kumschick S. Socio-economic impact classification of alien taxa (SEICAT) // Methods in Ecol. and Evol. 2018. Vol. 9. P. 159–168. DOI: <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12844>
- Bury J. A., Sietman B. E., Karns B. N. Distribution of the non-native viviparid snails, *Bellamya chinensis* and *Viviparus georgianus*, in Minnesota and the first record of *Bellamya japonica* from Wisconsin // J. Freshwater Ecol. 2007. Vol. 22. P. 697–703.
- Collas F. P. L., Breedveld S. K. D., Matthews J., van der Velde G., Leuven R. S. E. W. 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 // Aquat. Invasions. 2017. Vol. 12 (3). P. 275–286. <https://doi.org/10.3391/ai.2017.12.3.02>.
- Dar P., Reshi Z. A. Components, processes and consequences of biotic homogenization: A review // Contemporary Problems of Ecology. 2014. Vol. 7, N 2. P. 123–136. DOI: 10.1134/S 1995425514020103
- Davidson A. D., Fusaro A. J., Sturtevant R. A., Rutherford E. S., Kashian D. R. Development of a risk assessment framework to predict invasive species establishment for multiple taxonomic groups and vectors of introduction // Management of Biological Invasions. 2017. Vol. 8, Iss. 1. P. 25–36. DOI: <https://doi.org/10.3391/mbi.2017.8.1.03>
- D'Hondt B., Vanderhoeven S., Roelandt S., Mayer F., Versteirt V., Adriaens T., Ducheyne E., Martin G. S., Grogire J., Stiers L., Quoillin S., Cigar J., Heughebaert A., Branquart E. Harmonia+ and Pandora+: risk screening tools for potentially invasive plants, animals and their pathogens // Biol. Invasions. 2015. Vol. 17. P. 1869–1883.
- Fruh D., Stoll S., Haase P. Physico-chemical variables determining the invasion risk of freshwater habitats by alien mollusks and crustaceans // Ecol. Evol. 2012. Vol. 2, N 11. P. 2843–2853.
- Garcia-Berthou E., Boix D., Clavero M. Non-indigenous animal species naturalized in Iberian inland waters // Biological invaders in inland waters: Profiles, distribution, and threats / Ed. F. Gherardi. Dordrecht: Springer, 2007. P. 123–140.
- Grabowski M., Bacela K., Konopacka A., Bączela K., Konopacka A. How to be an invasive gammarid (Amphipoda: Gammaroidea) – Comparison of life history traits // Hydrobiologia. 2007. Vol. 590. P. 75–84.
- Haak D. M. Bioenergetics and habitat suitability models for the Chinese mystery snail (*Bellamya chinensis*). Nebraska: University of Nebraska-Lincoln, 2015. 234 p.
- Havel J. E., Bruckerhoff L. A., Funkhouser M. A., Gemberling A. R. Resistance to desiccation in aquatic invasive snails and implications for their overland dispersal // Hydrobiologia. 2014. Vol. 741. P. 89–100.
- Höckelmann C., Pusch M. The respiration and filter-feeding rates of the snail *Viviparus viviparus* (Gastropoda) under simulated stream conditions // Archiv für Hydrobiologie. 2000. Vol. 149, N 4. P. 553–568.
- Hoverman J. H., Davis C. J., Werner E. E., Skelly D. K., Relyea R. A., Yurewicz K. L. Environmental gradients and the structure of freshwater snails // Ecography. 2011. Vol. 34. P. 1049–1058.
- Jakubik B. Food and feeding of *Viviparus viviparus* L. (Gastropoda) in dam reservoir and river habitat // Pol. J. Ecol. 2009. Vol. 57, N 2. P. 321–330.
- Jakubik B. Life strategies of Viviparidae (Gastropoda; Caenogastropoda; Archtaenioglossa) in various aquatic habitats *Viviparus viviparus* (Linnaeus, 1758) and *V. contectus* (Millet, 1813) // Fol. Mal. 2012. Vol. 20, N 3. P. 145–179.
- Johnson P. T. J., Olden J. D., Solomon C., Vander Zanden M. J. Interactions among invaders: community and ecosystem effects of multiple invasive species in an ex-

- perimental aquatic system // *Oecologia*. 2009. Vol. 159, N 1. P. 161–170. DOI:10.1007/s00442-008-1176-x
- Kappes H., Haase P. Slow, but steady: dispersal of freshwater mollusks // *Aquat. Sci.* 2012. Vol. 74. P. 1–14.
- Keller G., Ribí G. Fish predation and offspring survival in the prosobranch snail *Viviparus ater* // *Oecologia*. 1993. Vol. 93, N 4. P. 493–500. DOI: 10.1007/bf00328956
- Kiruba-Sankar R., Raj J. P., Saravanan K., Kumar K. L., Angel J. R., Velmurugan A., Roy S. D. Invasive Species in Freshwater Ecosystems – Threats to Ecosystem Services // *Biodiversity and Climate Change Adaptation in Tropical Islands* / Eds. C. Sivaperuman, A. Velmurugan, A. Singh, I. Jaisankar. Academic Press, 2018. P. 257–296.
- Matthews J., Collas F. P. L., de Hoop L., van der Velde G., Leuven R. S. E. W. Risk assessment of the alien Chinese mystery snail (*Bellamya chinensis*) // *Reports Environmental Science*. Nijmegen: Radboud University, 2017. 73 p.
- Oscóz J., Tomas P., Duran C. Review and new records of non-indigenous freshwater invertebrates in the Ebro River basin (Northeast Spain) // *Aquat. Invasions*. 2010. Vol. 5. P. 263–284.
- Ovando X. M. C., Cuezco M. G. Discovery of an established population of a non-native species of Viviparidae (Caenogastropoda) in Argentina // *Molluscan Res.* 2012. Vol. 32, N 3. P. 121–131.
- Petsch D. K. Causes and consequences of biotic homogenization in freshwater ecosystems // *Int. Rev. Hydrobiol.* 2016. Vol. 101. P. 113–122.
- Solomon C. T., Olden J. D., Johnson P. T. J., Dillon R. T., Vander Zanden M. J. Distribution and community-level effects of the Chinese mystery snail (*Bellamya chinensis*) in northern Wisconsin lakes // *Biol. Invasions*. 2010. Vol. 12. P. 1591–1605.
- Song Z., Zhang J., Jiang X., Xie Z. Linking environmental factors, life history and population density in the endangered freshwater snail *Margarya melanioides* (Viviparidae) in Lake Dianchi, China // *J. Molluscan Stud.* 2017. Vol. 83, N 3. P. 261–269. DOI: 10.1093/mollus/eyx024
- Stephen B. J., Allen C., Chaîne N. M., Fricke K. A., Haak D. M., Hellman M. L., Kill R. A., Nemec K. T., Pope K. L., Smeenk N. A., Uden D. R., Unstad K. M., VanderHam A. E., Wong A. Fecundity of the Chinese mystery snail in a Nebraska reservoir // *J. Freshw. Ecol.* 2013. Vol. 28. P. 439–444.
- Turner A. M., Montgomery S. L. Hydroperiod, predators and the distribution of physid snails across the freshwater habitat gradient // *Freshwater Biol.* 2009. Vol. 54. P. 1189–1201.
- Unstad K. M., Uden D. R., Allen C. R., Chaîne N. M., Haak D. M., Kill R. A., Pope K. L., Stephen B. J., Wong A. Survival and behavior of Chinese mystery snails (*Bellamya chinensis*) in response to simulated water body drawdowns and extended air exposure // *Management of Biol. Invasions*. 2013. Vol. 4. P. 123–127.
- Waltz J. Chinese mystery snail (*Bellamya chinensis*) review. Washington: University of Washington, 2008. 51 p.
- Yanygina L. V. Community-level effects of a *Viviparus viviparus* L. (Gastropoda, Viviparidae) invasion in the Novosibirsk reservoir // *Limnology*. 2019. DOI: 10.1007/s10201-019-00580-4

Factors of spatial distribution and risk assessment of *Viviparus viviparus* L. invasion in aquatic ecosystems of the Ob river basin

L. V. YANYGINA^{1, 2}, A. V. KOTOVSHCHIKOV¹, L. M. KIPRIYANOVA¹, D. D. VOLGINA¹

¹*Institute for Water and Environmental Problems of SB RAS
656038, Barnaul, Molodezhnaya str., 1
E-mail: zoo@iwep.ru*

²*Altai State University
656049, Barnaul, Lenin av., 66*

The mollusks from the Viviparidae family are among invertebrates actively settling outside their natural habitats. Alien representatives of this family dwell in the waters of North and South America, Europe and Asia. The paper presents the results of the long-term studies of *Viviparus viviparus* L. unintentionally introduced into the Novosibirsk reservoir. The effect of bottom sediments types and concentrations of organic substances on spatial distribution of *V. viviparus* in the reservoir was studied. It was found that the formation of denser mollusks settlements (as compared to natural areal) occurred in the Novosibirsk reservoir due to its favorable environmental conditions. The Harmonia+ Protocol was used to assess the risk of *V. viviparus* invasion into water bodies of the Ob river basin as well as the invasion consequences for its aquatic ecosystems. It is shown that water bodies of the Middle Ob basin are suitable for *V. viviparus*; the risk of further mollusk spread is estimated as high.

Key words: alien species, macroinvertebrates, mollusks, Novosibirsk reservoir.