

УДК 594.1:591.543.43

МИГРАЦИИ ПРЕСНОВОДНЫХ ДВУСТВОРЧАТЫХ МОЛЛЮСКОВ СЕМЕЙСТВ EUGLESIDAE И PISIDIIDAE (BIVALVIA, PISIDIOIDEA) НА ПРИЛИВНОЙ ЛИТОРАЛИ ЭСТУАРИЯ РЕКИ ТУЛОМА

А. А. Фролов

Мурманский морской биологический институт КНЦ РАН,
ул. Владимирская, 17, Мурманск, 183010 Россия

Принято 11 октября 2007

Миграции пресноводных двустворчатых моллюсков семейств Euglesidae и Pisidiidae (Bivalvia, Pisidioidea) на приливной литорали эстуария реки Тулома. Фролов А. А. — Изучена миграция пресноводных двустворчатых моллюсков *Henslowiana henslowana*, *Euglesa ponderosa*, *Pseudeupera subtruncata* (Euglesidae) и *Pisidium amnicum* (Pisidiidae) на приливной литорали эстуария реки Тулома (Кольский полуостров). Выявлены суточные и сезонные перемещения этих видов. Суточные миграции моллюсков обусловлены приливно-отливными колебаниями воды, а сезонные — особенностями репродукции этих видов. Исследована локомоция моллюсков.

Ключевые слова: двустворчатые моллюски, миграция, локомоция, литораль, эстуарий, Тулома.

Migrations of Fresh-Water Bivalves of Euglesidae и Pisidiidae (Bivalvia, Pisidioidea) on Tidal Zone of the Tuloma River Estuary. Frolov A. A. — Migration of fresh-water bivalves *Henslowiana henslowana*, *Euglesa ponderosa*, *Pseudeupera subtruncata* (Euglesidae) and *Pisidium amnicum* (Pisidiidae) was investigated in tidal zone of the Tuloma River estuary (Kola Peninsula). Daily and seasonal migrations of the mollusks in tidal zone were found. The main reason of daily migrations of the bivalve mollusks is tides. Seasonal migrations of the bivalves depend on their reproductive cycles. Features of locomotion of these bivalves are studied in a field and laboratory experiments.

Key words: bivalves, migration, locomotion, tidal zone, estuary, Tuloma.

Введение

Миграции малоподвижных донных беспозвоночных, в частности пресноводных двустворчатых моллюсков надсемейства Pisidioidea до настоящего времени не достаточно изучены. По сравнению с активными морскими видами-мигрантами (родов *Cerastoderma*, *Macoma*, *Chlamys*), пресноводные двустворчатые моллюски не совершают значительных миграций, их перемещения связаны в основном с паводками или изменением температуры воды на мелководье (Воробьев, 1949; Жадин, 1952). По наблюдениям автора, наиболее значительные перемещения совершают шаровки и горошины, населяющие мелководные зоны водоемов с активным гидродинамическим режимом (течения, прибой). Цель настоящей работы — изучение миграций пресноводных двустворчатых моллюсков семейств Euglesidae и Pisidiidae на приливной литорали Вересовой губы эстуария р. Тулома (Кольский залив, Баренцево море). Задачи: исследование скорости передвижения двустворчатых моллюсков на разных субстратах; определение направления и расстояния их миграции на литорали; выявление основных причин, обуславливающих миграции.

Исследованный участок до зарегулирования плотиной Нижнетуломской ГЭС в 1934—1937 гг. относился к нижнему течению р. Тулома. Зарегулирование речного стока усилило амплитуду приливно-отливных колебаний на участке ниже плотины. Вследствие этого ранее прибрежное речное мелководье превратилось в типично морскую литораль с широкими, дважды в сутки осушаемыми пляжами, а исследованный участок — в продолжение Кольского залива Баренцева моря (Потанин, Ларин, 1989). Изменение гидрологического режима повлекло за собой и изменение структуры таксоценозов двустворчатых моллюсков. В настоящее время здесь обитает 7 видов, тогда как выше плотины ГЭС — около 15 видов пресноводных Bivalvia, относящихся к трем семействам:

Sphaeriidae, Euglesidae и Pisidiidae. В Вересовой губе эстуария р. Тулома наиболее богато видами семейства Euglesidae. Семейство Pisidiidae представлено одним видом *Pisidium amnicum* (Müller, 1774). Семейство Sphaeriidae здесь, представлено также одним видом *Sphaerium westerlundii* (Clessin in Westerlund, 1883), который встречается в небольшом количестве вблизи плотины ГЭС.

Новые условия существования (экспозиция на воздухе, периодическое повышение солености, резкие колебания температуры), вероятно, обусловили появление у моллюсков необходимых адаптивных реакций, одной из которых является миграция.

Материал и методы

Исследования миграционных процессов были проведены на широко распространенном и массовом в пресноводной части эстуария р. Тулома виде *Euglesa ponderosa* (Stelfox, 1918), принадлежащего к семейству Euglesidae. Дополнительно использовали визуальные наблюдения за передвижениями моллюсков этого же семейства — *Henslowiana henslowiana* (Leach in Sheppard, 1823), *Pseudeupera subtruncata* (Malm, 1855), а также представителя семейства Pisidiidae *Pisidium amnicum*. Изучение локомоции моллюсков проведены экспериментально в лабораторных условиях и на литорали. В безледный период (с апреля по ноябрь) был проведен мониторинг численности и биомассы *E. ponderosa*, в ходе которого каждые 2 недели отбирали пробы на разрезе «берег—сублитораль». Экспериментальные исследования в лабораторных условиях проводили в чашках Петри без грунта, с илистым песком (размеры частиц 0,01—0,2 мм) и с чистым песком (размеры частиц 0,4—4,5 мм). Всего было выполнено 315 экспериментов продолжительностью 5 мин каждый. Наблюдения за передвижениями моллюсков проведены под бинокулярным микроскопом МБС—10. Расстояние, пройденное моллюсками, измерено с помощью окулярной измерительной линейки. При экспериментальных исследованиях без грунта под чашку Петри подкладывали миллиметровую бумагу и 5—7 моллюсков размещали произвольно. В конце каждого эксперимента измеряли расстояние от исходной точки до точки, в которой находился моллюск после передвижения с учетом кривизны пути. Затем моллюсков помещали в первоначальные точки для повторных наблюдений. При проведении эксперимента с грунтом траекторию передвижения определяли по отчетливо видимой бороздке, оставляемой моллюском на грунте во время движения. Затем высчитывали среднее значение скорости движения моллюсков сначала для каждого эксперимента, а затем для всех экспериментов.

Экспериментальные исследования в полевых условиях проводили на границе литорали и сублиторали во время отлива. Моллюски разных видов и возрастных групп собирали на литорали, их створки окрашивали черным маркером, высаживали по 100 экз. в трех точках в нижнем горизонте литорали на илито-песчаный грунт. Площадь дна, где были высажены моллюски, составляла 0,0025 м². Далее, в прилив в течение 1—1,5 ч и во время отлива за 1—1,5 ч до осушения участка визуально наблюдали передвижения моллюсков от точки высадки. Эксперименты были проведены в течение трех суток. Учитывая скорость передвижения изучаемых видов, рассчитанную в ходе лабораторных экспериментов, высчитывали теоретическое расстояние, на которое они могли переместиться за данное время. Исходя из этих расчетов, пробы были отобраны в квадрате площадью 4 м² на расстоянии до одного метра во все стороны от точки высадки.

В ходе мониторинга отслежена пространственная и временная динамика плотности поселения и биомассы моллюсков. По смещению среднего максимума численности и биомассы за безледный период выявлены сезонные миграции *E. ponderosa* на разрезе «берег—сублитораль». Во избежание ошибок в расчетах перемещений моллюсков учтена их смертность (по появлению пустых, еще не разрушенных раковин с остатками мягкого тела) и рождаемость (по появлению ювенильной молодежи). Для определения доли участия половозрелых и неполовозрелых особей в миграции моллюсков вскрывали и устанавливали стадию их зрелости (Фролов, 2003).

Результаты и обсуждения

В условиях гидродинамического режима приливной литорали наблюдаются активные перемещения двустворчатых моллюсков надсемейства Pisidioidea. В результате лабораторных экспериментов исследована локомоция *E. ponderosa*. В течение 1—1,5 мин моллюск находится в неподвижном состоянии, затем открывает створки и с помощью ноги ощупывает субстрат. При отсутствии воды раковина вновь закрывается. При наличии воды или достаточного увлажнения грунта нога вытягивается на длину, соответствующую 1/3—1/4 длины раковины самого моллюска, а затем резко сокращается, подтягивая тело. В большинстве случаев передвижение *E. ponderosa* постоянно прерывается останковками для ощупывания субстрата, после чего моллюски часто изменяют направление движения. Траектории передвижения двустворок имеют разнообразную форму —

от прямой линии до круга различного диаметра. При отсутствии субстрата моллюски перемещают свою раковину горизонтально, а при его наличии раковина находится перпендикулярно поверхности. Скорость движения *E. ponderosa* на гладкой поверхности при отсутствии субстрата варьирует от 0,1 до 5,1, составляя в среднем 1,1 мм/мин. В мягком илистом грунте моллюски передвигаются со скоростью от 0,2 до 6,1, в среднем — 2,3 мм/мин. В чистом песке скорость передвижения двустворок составляет 0,5—5,2 мм/мин, в среднем — 2,5 мм/мин.

На литорали определено основное направление передвижения моллюсков, совпадающее с направлением приливно-отливных течений на исследуемом участке. Движение моллюсков к сублиторали (в том числе литоральным ваннам и ручьям) происходит и во время малой воды на участках, где грунт остается увлажненным. При дальнейшем осушении грунта моллюски прекращают передвижение. Расстояние, которое преодолевают моллюски за один приливно-отливной цикл (то есть за сутки), варьирует от 2 до 62 см. *E. ponderosa* передвигаются зигзагообразно, сначала в сторону берега, затем к сублиторали, снова в сторону берега и т. д. *H. henslowana*, предпочитающие участки со слабо заиленным песком, мигрируют в основном к песчаным косам или отмелям. При этом особи этого вида, судя по бороздкам, оставленным ими, через каждые 10—30 см поворачивают в сторону сублиторали и вновь направляются в сторону участков с песчаным грунтом. *P. subtruncata* либо остаются неподвижными, либо двигаются по прямой линии в различных направлениях от места высадки. Моллюски *P. amnicum*, как правило, мигрируют в сублитораль. За время эксперимента на наибольшее расстояние от точки высадки удалились 3 особи *P. amnicum* (54—62 см), 7 особей *E. ponderosa* (31—48 см) и 3 особи *P. subtruncata* (27—43 см). Указанные виды имеют хорошо развитую мантийную мускулатуру, что позволяет им активно передвигаться и является адаптацией к обитанию в условиях течения или прибоя (Жадин, 1952; Корнюшин, 1990, 1996). У моллюсков *H. henslowana* мантийная мускулатура развита слабее и расстояние, пройденное моллюсками этого вида за время эксперимента, значительно меньше, чем у предыдущих видов (5—14 см).

Наиболее активная миграция моллюсков проявляется в нижнем горизонте литорали (от абсолютного нуля глубин до 150 м в сторону берега) и верхней сублиторали, то есть в условиях минимальной экспозиции на воздухе. В течение безледного периода (с апреля по ноябрь) на исследованном участке наблюдается 2 пика массовой миграции Euglesidae и Pisidiidae из сублиторали на литораль и 2 пика миграции с литорали в сублитораль. Такие перемещения моллюсков связаны с их размножением. С апреля по июль при повышении температуры воды и грунта от 2 до 10°C наблюдается увеличение численности и биомассы изучаемых видов на литорали. Доля половозрелых особей в этот период увеличивается от 10 до 70% всех моллюсков, а эмбрионы в выводковых сумках моллюсков находятся на первых стадиях развития. С июля до начала сентября температура воды и литорального грунта достигает максимальных значений (20 и 26°C соответственно). В это время происходит увеличение численности и биомассы в верхней сублиторали и на границе литорали и сублиторали. Доля половозрелых особей здесь уменьшается с 50 до 15%, эмбрионы в овисаках находятся на последних стадиях развития, отмечается появление молодежи. В октябре при температуре воды и грунта 6—8°C вновь наблюдается небольшое увеличение численности и биомассы моллюсков на литорали. Доля готовых к размножению особей составляет около 15%, а эмбрионы в выводковых сумках находятся на последней стадии развития. В ноябре, до момента образования льда, численность и биомасса моллюсков снижается, оставаясь максимальной только в сублиторали. В это время происходит второй этап вымета молодежи. Таким об-

разом, для созревания эмбрионов виды семейств Euglesidae и Pisidiidae мигрируют на более прогреваемые участки литорали, а для вымета молоди — с литорали в сублитораль (включая литоральные ванны и ручьи). Ювенильные особи в сборах отмечены практически весь период наблюдений, но большая часть их находится в верхней сублиторали (в том числе в литоральных ручьях и ваннах). Это обусловлено тем, что ювенильные моллюски малоподвижны и еще не адаптированы к осушению во время отливов, а также промерзанию литорального грунта перед ледоставом. Таким образом, основная причина суточных миграций представителей Pisidioidea — защита от экспозиции на воздухе, а сезонные миграции связаны с особенностями их репродукции.

После появления ледового покрова на литорали вновь увеличивается численность и биомасса моллюсков, что связано с их миграцией из сублиторали и обусловлено относительным постоянством температурных условий подо льдом (Фролов, 2002).

Воробьев В. П. Бентос Азовского моря // Тр. АзЧерНИРО. — 1949. — Вып. 13. — 193 с.

Жадин В. И. Моллюски пресных и солоноватых вод СССР. — М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1952. — 376 с.

Корнюшин А. В. Таксономическая ревизия и филогения рода *Euglesa s. lato* (Bivalvia, Euglesidae) // Зоол. журн. — 1990. — 69, вып. 7. — С. 42—54.

Корнюшин А. В. Двустворчатые моллюски надсемейства Pisidioidea Палеарктики. Фауна, систематика, филогения. — Киев : Наук. думка, 1996. — 165 с.

Потанин В. А., Ларин Б. В. Динамика вод южной части Кольского залива // Природа и хозяйство севера. — Мурманск, 1989. — Вып. 17. — С. 66—67.

Фролов А. А. Сезонная динамика численности двустворчатых моллюсков семейства Pisidioidea на литорали Вересовой губы эстуария р. Тулома // Материалы XX конф. молодых ученых ММБИ КНЦ РАН. — Мурманск, 2002. — С. 175—183.

Фролов А. А. Особенности размножения и развития *Euglesa ponderosa* и *Henslowiana henslowana* (Bivalvia, Euglesidae) в нижней литорали Вересовой губы эстуария р. Тулома // Материалы XXI конф. молодых ученых ММБИ КНЦ РАН. — Мурманск, 2003. — С. 169—180.