

РИЖИНАШВИЛИ

Александра Львовна

Рост, функциональное и биоиндикационное значение популяций перловиц
(*Bivalvia*, *Unionidae*) в экосистемах водоемов Европейской части России и
сопредельных территорий

03.00.16 – экология

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени

кандидата биологических наук

Работа выполнена на кафедре «Техносферная и экологическая безопасность» Механического факультета ГОУ ВПО Петербургского государственного университета путей сообщения

Научный руководитель:

кандидат биологических наук, доцент Беляков Виктор Павлович

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук, профессор, академик РАН

Алимов Александр Федорович (Зоологический институт РАН)

доктор биологических наук, доцент Курашов Евгений Александрович

(Институт озераведения РАН)

Ведущая организация:

Государственный научно-исследовательский институт озерного и речного рыбного хозяйства (Санкт-Петербург)

Защита состоится « _____ » мая 2009 г. в _____ часов на заседании Диссертационного совета Д 002.064.01 при Институте озераведения РАН по адресу: 196199, Санкт-Петербург, ул. Севастьянова, д.9.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Института озераведения РАН

Автореферат разослан « _____ » апреля 2009 г.

Ученый секретарь диссертационного совета,
кандидат военных наук

В.Ю. Цветков

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность работы. Двустворчатые моллюски семейства Unionidae (Перловицевые), являясь фильтраторами воды и создавая значительную биомассу в реках и озерах, играют заметную роль в пресноводных экосистемах Европейской части России. Эти гидробионты участвуют не только в формировании качества воды, но и в образовании паразитарных связей в водоемах. Велика роль моллюсков в питании некоторых водоплавающих и околоводных птиц, ряда водных млекопитающих, молодь моллюсков потребляется рыбами. Корректная оценка участия унионид в потоках вещества и энергии в гидроэкосистемах возможна только, если основываться на объективно установленных параметрах роста, в частности, максимально возможной (предельной) для каждого вида продолжительности жизни и дефинитивных размерах. В настоящей работе мы сосредоточили свое внимание на одном подсемействе семейства Unionidae - Unioninae (перловицы). Это *Unio pictorum* (Linnaeus, 1758) (обыкновенная перловица), *U. tumidus* Retzius, 1778 (клиновидная перловица), *U. crassus* Retzius, 1778 (толстая перловица).

Хорошо известно, что продолжительность жизни и предельные размеры (масса) особей являются важнейшими показателями, определяющими энергобаланс особи и связанными со многими популяционными характеристиками (Алимов, 2003). Между тем, на сегодняшний день отмечается противоречивость в оценках предельной продолжительности жизни перловиц. Не менее важно изучение темпов линейного роста и размеров моллюсков в связи с различными условиями среды. Поскольку рост (индивидуальный и групповой) представляет собой отражение влияния на особь и на популяцию множества разнообразных факторов, то параметры роста (дефинитивные размеры и скорость их достижения, продолжительность жизни) дают возможность оценить интегральные изменения жизнедеятельности в конкретных условиях среды. Поэтому в экологическом отношении исследования роста выступают как более значимые по сравнению с изучением отдельных физиологических функций животных (питания, дыхания). На настоящий момент двойственным остается представление о влиянии физико-химических факторов на параметры роста двустворок. Более того, сведения о росте моллюсков в водоемах Северо-Запада весьма фрагментарны. Так, в фундаментальной сводке А.Ф. Алимова (1981), посвященной экологии пресноводных *Bivalvia*, количественные данные по росту одного из видов перловиц приводятся по 36 водоемам, из которых только два расположены на Северо-Западе Европейской России.

В связи с проблемой оценки состояния водных объектов, в том числе в условиях антропогенного влияния, все большее применение находят биоиндикационные методы. Однако в исследованиях с их использованием сложилось так, что состав малакофауны лишь

кратко упоминается, часто лишь в отношении крупных таксонов. Особенно сложно осуществлять поиск индикаторных организмов, если исследуются неспецифические изменения экосистем, то есть обусловленные комплексом множества факторов, эффект которых сходен с естественными процессами и проявляется не сразу. Ярким примером таких изменений может служить антропогенное эвтрофирование водоемов. Общеизвестно, что сообщество макрозообентоса является наиболее консервативным, в его структуре могут произойти изменения лишь при направленном внешнем воздействии, поэтому организмы макрозообентоса могут быть использованы для индикации антропогенного эвтрофирования (Беляков, 1988). Из всех таксонов макрозообентоса именно моллюски, как двустворчатые, так и брюхоногие, широко распространены в континентальных водоемах, являются довольно крупными организмами, имеют прочный наружный скелет, хорошо сохраняющийся при отмирании, поэтому использование этой группы животных для биоиндикационных целей весьма выгодно в практическом отношении. Стоит заметить, что, несмотря на запутанность систематики очень многих групп Mollusca, их видовая идентификация представляет значительно меньшие трудности, по сравнению, например, с Arthropoda. Тем не менее, биоиндикационное значение различных таксонов моллюсков в водоемах разной степени эвтрофирования до сих пор надежно не установлено.

Важным и часто не достаточно изученным аспектом при анализе функционирования популяций двустворок в экосистемах является их роль в аккумуляции осаждаемой ими органической взвеси в донных отложениях и формировании тем самым особых условий в литоральных биотопах.

Цель и задачи исследования. Цель нашей работы состояла в проведении сравнительного анализа роста перловиц, установлении степени их биоиндикационной значимости (вместе с другими таксонами моллюсков), количественной оценки роли популяций в экосистемах в различных по трофии озерах Европейской части России и некоторых сопредельных территорий.

В работе были поставлены следующие задачи:

- 1) Получение обобщенных количественных показателей абсолютного (линейного) роста для популяций перловиц.
- 2) Обоснование полученных оценок предельной продолжительности жизни двустворок.
- 3) Анализ изменчивости параметров роста моллюсков в водоемах с различными физико-химическими условиями.
- 4) Сравнение таксономического состава моллюсков (двустворчатых и брюхоногих) в водоемах различного трофического статуса и выявление их биоиндикационной значимости.

5) Оценка роли популяций перловиц в формировании качества воды в водоемах и биотическом балансе водных экосистем.

Научная новизна. Впервые обоснованы оценки предельной продолжительности жизни двустворчатых моллюсков с точки зрения соответствия дефинитивных размеров животных и количества рассеянной ими за расчетную длительность жизни энергии. В отношении характера роста в различных условиях среды рассмотрено влияние не только отдельных абиотических факторов, но и всей совокупности температурных и гидрохимических условий рек и озер, что для европейских перловиц ранее не проводилось. Показана взаимосвязь скорости достижения моллюсками дефинитивных размеров и встречаемости особей, а также соотношения полов в популяциях видов. То есть, проанализировано биотическое влияние на рост этих животных. Впервые осуществлен анализ таксономического разнообразия и видового состава моллюсков в различных по уровню трофии озерах. Выявлен род моллюсков (*Euglesa*), присутствие которого в качестве единственного таксона в малакофауне озера характерно для небольших гипертрофных водоемов, подвергающихся интенсивному органическому загрязнению. Вклад популяций перловиц в круговорот вещества и энергии в водоемах рассмотрен не только с точки зрения их участия в биотическом балансе и самоочищении водных масс, но и с позиции участия в накоплении органического вещества в водоеме. Такой подход в экологических и гидробиологических исследованиях в отношении моллюсков ранее не применялся.

Теоретическая и практическая значимость. Используемый для обоснования предельной продолжительности жизни перловиц подход можно использовать при изучении онтогенеза других таксонов Mollusca. Полученные в ходе исследования роста перловиц данные позволяют восполнить существующий в этом отношении серьезный пробел для популяций моллюсков Северо-Запада. Эти результаты создают надежную основу для последующих популяционных исследований моллюсков в регионе, а именно - изучения структуры, динамики численности, продукционных возможностей, расчета элементов энергобаланса популяций. Выявленные нами экологические особенности роста перловиц необходимы для формирования теоретических представлений о связи популяций животных со средой их обитания. Результаты анализа таксономического состава моллюсков в различных по трофности водоемах могут быть употреблены для разработки оценочной шкалы при выделении стадий эвтрофирования, а также служить биоиндикационным инструментом в выработке методики оценивания характера и степени эвтрофикации водоемов и их мониторинговых исследованиях. Примененная нами для оценки участия популяций моллюсков в формировании качества воды схема расчетов может быть использована при определении самоочистительного потенциала экосистем водных объектов.

Апробация работы. Результаты диссертационного исследования докладывались на IV Съезде Гидроэкологического общества Украины (Карадаг, Украина, 2005), на 7 (XVI) Совещании по изучению моллюсков (Санкт-Петербург, 2006), на II Конференции молодых ученых «Водные ресурсы, экология и гидрологическая безопасность» (Москва, 15-18 декабря 2008 г.).

Публикации. По материалам диссертации опубликовано 7 работ, из них 4 статьи в рецензируемых научных журналах и 3 тезисов и материалов докладов. 1 статья (в соавторстве с Д.А. Субетто) принята к печати редакцией журнала «Известия Русского географического общества».

Структура и объем диссертации. Диссертация состоит из введения, 6 глав, заключения и выводов, списка литературы (включает 133 источника, из них – 19 на иностранных языках) и 3 приложений. Работа изложена на 158 страницах, содержит 14 таблиц и 10 рисунков.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. СОВРЕМЕННЫЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЯ О ВСТРЕЧАЕМОСТИ ДВУСТВОРЧАТЫХ МОЛЛЮСКОВ В РАЗНОТИПНЫХ ВОДОЕМАХ, ИХ РОСТЕ И УЧАСТИИ В ФУНКЦИОНИРОВАНИИ ЭКОСИСТЕМ

В главе последовательно (по разделам) представлены имеющиеся в литературе сведения по исследуемым в работе проблемам. В отношении роста рассмотрены: методы определения индивидуального возраста моллюсков, обобщенные количественные параметры роста, позволяющие сравнивать характер роста для разных видов и в разных условиях среды, подходы к оценке предельной продолжительности жизни моллюсков. Показано, что до сих пор не проведено обоснование имеющихся в литературе оценок предельной продолжительности жизни перловиц, основанных на определении возраста по годичным кольцам. Такое обоснование может быть сделано, если проанализировать соответствие рассеянной животными за рассчитанную длительность жизни энергии и наблюдаемого дефинитивного размера моллюсков (с использованием коэффициента эффективности роста) (Цихон-Луканина, 1991). Однако подобные расчеты для перловиц не проводились. Основная проблема в изучении роста перловиц – экологические особенности линейного роста, то есть действие различных абиотических и биотических факторов на рост и изменчивость параметров роста в разных условиях среды. Показано, что сложились два противоположных взгляда на проблему связи роста и условий среды у двустворок. С одной стороны, обнаружено наличие оптимальных для роста диапазонов в градиенте физико-химических

факторов (Алимов, 1981), а с другой - найдена прямолинейная связь в изменчивости характеристик роста и среды (Bauer, 1992).

В связи с анализом биоиндикационной значимости моллюсков рассмотрены работы, содержащие данные о встречаемости разных таксонов Mollusca в водоемах и водотоках с различными физико-химическими условиями и степенью трофности, разным уровнем антропогенного пресса (в том числе, объема и характера загрязнения). Выявлено, что проблема выработки методов биоиндикации эвтрофирования озер с использованием моллюсков не решена.

Разобраны теоретические предпосылки, положенные в основу анализа роли моллюсков в экосистемах – балансовый подход и характеристики фильтрационной активности животных (скорость фильтрации воды, отношение объема профильтрованной моллюсками за сезон воды к общему объему водоема). Отмечается, что примеры расчетов количества осаждаемых этими гидробионтами органических веществ в составе фекалий и псевдофекалий единичны. Тем более, не проводится оценка места осажденной взвеси в общем фонде органики в водоеме.

Глава 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

2.1. Материал и методика изучения линейного роста. Автором исследовался рост в выборках перловиц трех видов *U. pictorum*, *U. tumidus*, *U. crassus*, которые были собраны в 20 водных объектах северо-запада Европейской части России (Архангельская область – река Северная Двина; Финский залив; Ладожское озеро; Карелия – озеро Лоянское; Вологодская область – река Мегра; Ленинградская область – озера Красное, Лемболовское, Сестрорецкий Разлив, реки Свирь, Вьун, Оредеж; Псковская область – река Плюсса; Валдайская возвышенность – озеро Ужин, река Валдайка; Ярославская область – озеро Сомино), а также в реках Малая Истра, Ока, Самара, Волга, в озере Лаборжском Латгальской возвышенности (Латвия). Использовались собственные сборы автора (около 400 экземпляров), материалы из коллекции Лаборатории морских исследований Зоологического института РАН (ЗИН РАН), часть выборок любезно предоставлена коллегами. Пользуясь случаем, хочется поблагодарить С.В. Айбулатова, В.П. Белякова, М. Злобину, Д.Л. Лайуса, Н.В. Полякову, О.О. Фаянса, передавших сборы живого и ракушечного материала, а также Л.Л. Ярохнович и П.В. Кияшко, оказавших автору большую помощь в работе с коллекциями ЗИНа. Большинство выборок собрано в августе. Способы сбора материала во всех случаях были одинаковы: моллюски и их раковины собирались вручную на прибрежном мелководье (не глубже 1-2 м) и в береговых выбросах. Общее количество исследованных животных составило около 700 экземпляров. Видовая идентификация перловиц проводилась автором

по ключам, приведенным в работах В. И. Жадина (1938, 1952). Результаты определений сопоставлялись автором с типовыми экземплярами соответствующих видов из коллекции Зоологического института РАН.

Для получения обобщенных количественных показателей роста каждый экземпляр измеряли и устанавливали его возраст путем подсчета годовых колец на поверхности раковины. Данные о длине и возрасте моллюсков каждого вида в каждой выборке аппроксимированы уравнением роста Л. фон Берталанфи $L_t = L_{\infty}(1 - e^{-kt})$ с использованием пакета GraphPad Prism 4.0 (GraphPad Software, Inc., 2003). Используя вычисленные L_{∞} и k , а также среднее из максимальных значений длины раковины, наблюдаемых в выборке L_{\max} , проведено вычисление наибольшей продолжительности жизни t_{\max} моллюсков по формуле $t_{\max} = [\ln L_{\infty} - \ln(L_{\infty} - L_{\max})]/k$. На основе полученных оценок продолжительности жизни t_{\max} вычислен коэффициент эффективности роста K_2^* ($K_2^* = P_c / (P_c + R_c)$). Для расчета K_2^* интегральный прирост P_c вычислялся как калорийность особи максимального размера (1 г сырого веса перловиц с раковиной соответствует примерно 475 кал). Количество кислорода (мг), потребляемое за 1 час моллюском средней массы при 20 °С рассчитывалось по уравнению зависимости скорости обмена R от массы W ($R^{20} = 0,074 \cdot W^{0,64}$). Полученная величина обмена приводилась к средней температуре воды водоема за май-сентябрь (R^T). При расчете обмена за всю продолжительность жизни R_c принималось, что моллюски активны в среднем 18 ч в сутки, длина вегетационного периода - 153 дня, мг О соответствует 3,4 кал (оксикалорийный коэффициент). С учетом сказанного $R_c = R^T$ (мгО/час) $\cdot 18$ час $\cdot 153$ сут $\cdot t_{\max}$ (лет) $\cdot 3,4$ кал/мгО. Вся схема расчета проведена по А.Ф. Алимову (1981). Этот расчет не был выполнен для тех выборок, где невозможно вычислить наибольшую продолжительность жизни. В таких выборках длительность жизни рассчитывали по формуле $t_{\max} = [(P_c / K_2^*) - P_c] / R_{\text{год}}^1$ с использованием ранее полученных для вида средних и предельных значений K_2^* (то есть, рассчитывали продолжительность жизни по среднему, минимальному и максимальному K_2^*). Траты на обмен в течение года жизни определялись по выражению $R_{\text{год}} = R^T \cdot 18 \cdot 153 \cdot 3,4$.

Взаимосвязь полученных нами количественных характеристик роста перловиц и некоторых абиотических факторов среды (химический состав воды, температурные условия водоема) изучалась с помощью многомерного и одномерного подходов. Многомерный подход состоял в применении к параметрам роста и среды факторного анализа (метод главных компонент). Для матрицы, включающей константу роста, асимптотическую, среднюю и максимальную длины раковины (для всех трех видов) и полный набор параметров среды (средняя температура воды за вегетационный сезон (май - сентябрь),

¹ Эта формула выведена из выражения для расчета K_2^* , если принять, что $R_c = R_{\text{год}} \cdot t_{\max}$.

сумма температур (СТ) воды выше 10°C за тот же период, концентрация взвешенных веществ, показатели ХПК (бихроматная окисляемость) и БПК₅, минерализация воды, содержание кальция) рассчитывалась факторная структура. Одномерный подход заключался в построении графиков величин константы роста в градиенте температурных и гидрохимических параметров (с расчетом коэффициентов корреляции). Такое построение необходимо для выявления возможных зон оптимума, то есть таких интервалов значений характеристик среды, при которых константа роста моллюсков примет наиболее высокие значения. Статистические процедуры здесь и в последующих разделах работы осуществлены с использованием пакета Statistica 6.0 (StatSoft, Inc., 2001).

2.2. Методика изучения состава фауны моллюсков в различных по уровню трофии озерах. Проведена классификация различающихся по степени трофности и физико-химическим условиям озер. Для этого автором использованы данные по таксономическому составу моллюсков 22 озер (Приложение 1 диссертации), из них 8 озер (Лаборжское, Рудушское, Грижанское, Удринка, Илзес, Балтас, Лапийтис, Малое Казимировское) расположены на Латгальской возвышенности в восточной Латвии, 2 озера (Сита и Даубле) находятся в Белоруссии, 10 озер - в Эстонии (Удсу, Валгъярв, Мыйзаярв, Кыртсиярв, Каллете, Петаярв, Толлари, Мяхкли, Рухиярв, Тюндре), 2 озера (Валдайское и Ужин) относятся к Валдайской водной системе. Сведения о малакофауне латвийских, эстонских и белорусских озер взяты из литературных источников (Беляков, 1988; Смирнова, Тимм, Тимм, 1980), данные по озерам Валдайскому и Ужин любезно предоставлены автору Е.А. Андреевой (Новгородская лаборатория Государственного научно-исследовательского института озерного и речного рыбного хозяйства), которой мы выражаем искреннюю признательность. На основе таксономических списков между озерами рассчитаны коэффициенты сходства видового состава Серенсена (S) и матрица расстояний (1-S). Поскольку списки таксонов приводятся различными авторами с разной степенью подробности, то для выполнения условия единообразного сравнения коэффициент сходства вычислен по крупным группам. Полученная матрица (Приложение 2 диссертации) подвергнута кластеризации для построения дендрограммы, наглядно отображающей отношения озер по составу их малакофауны (метод взвешенной средней). Анализ сопряженности во встречаемости различных таксонов моллюсков был произведен с помощью метода главных компонент.

При обсуждении результатов привлечены сведения о таксономическом составе моллюсков в некоторых реках и озерах, где ранее осуществлялся сбор перловиц для изучения роста и результаты наблюдений автора за составом малакофауны в нескольких

водных объектах. Изучалась и относительная встречаемость различных видов перловиц в выборках, в которых автором исследовался рост этих животных.

2.3. Методика изучения роли популяций перловиц в экосистемах. Для анализа выбраны три озера, различающиеся по величине первичной продукции (p) - Лаборжское (гиперэвтрофное, $p=3668$ ккал/м² в сезон), Рудушское (гиперэвтрофное, $p=2993$ ккал/м² в сезон), Красное (мезотрофное, приближается к эвтрофному, $p=1250$ ккал/м² в сезон). Количественные учеты перловиц (численность и биомасса) на литорали озер Лаборжского и Рудушского (глубина до 1 м и до 1,5 м) проводились летом 1982 г с помощью стандартных приемов (использовалась рамка площадью 1 м²) (Каратаев, Ляхнович, Резниченко, 1990). Учет аналогичных параметров популяций перловиц на озере Красном с применением рамки 30x30 см, снабженной замыкающим мешком из сети газа №18, проведен летом 2005 г. Результаты количественного учета любезно предоставлены в наше распоряжение В.П. Беляковым. Пользуясь этими данными, автором сделан расчет элементов энергобаланса для популяций двух видов в каждом из озер² (для площади 1 м² за сезон). Количество рассеянной популяциями моллюсков энергии (R_p) определялось с учетом затрат энергии на обмен одной особи за год $R_{год}$ и средней численности особей на 1 м². Продукция популяций (P_p) оценивалась двумя способами: «физиологическим» с учетом $K_2=0,26$, с использованием удельной продукции C_b , рассчитываемой по t_{max} ($C_b=0,036 \cdot t_{max}^{-1,68}$). Энергия ассимилированной пищи (A_p) вычислялась как сумма продукции и затрат на обмен. Величина рациона рассчитывалась при усвояемости пищи 0,60. Наконец, энергия неусвоенной пищи (f) определялась по разнице между рационом и ассимилированной энергией. Полученные элементы энергобаланса сопоставлялись с данными по энергобалансу мирного зообентоса и с величинами первичной продукции (суммарная продукция фитопланктона, макрофитов и перифитона, для Красного - еще микрофитобентоса) водоема, известными из литературных источников (по озерам Лаборжскому и Рудушскому - Беляков, Скворцов, Лаврентьев, 1989; Беляков и др., 1989; по озеру Красному - Кузьменко, 1980а, б; Трифонова, 1980; Беляков, 2008). Для сопоставления элементов энергобаланса перловиц с первичной продукцией первые переведены в средневзвешенные величины на 1 м² поверхности озера.

Расчет скоростей фильтрации (F , мл воды/час) моллюсков проведен по формуле $F^{20}=85,5 \cdot W^{0,605}$, с учетом средней температуры воды в озерах в эту величину внесена соответствующая температурная поправка (F^T) (Алимов, 1981). Расчет объема воды, фильтруемого моллюсками за вегетационный сезон (V_{veg} , л), проводится по выражению $V_{veg}=F^T \cdot N \cdot 18 \cdot 153 \cdot S_{лит}$. При расчете по этому выражению учитывается численность особей на площади 1 м² (N), активность моллюсков принимается условно в среднем 18 часов в сутки,

² Расчет элементов энергобаланса проведен только для озер Лаборжского и Красного.

длина вегетационного сезона - 153 дня, площадь литорали - $S_{\text{лит}}$ (из литературных источников). В заключение объем профильтрованной моллюсками воды соотнесен с известным из литературы объемом озера (V_0 , л) и подсчитано число суток, необходимое для фильтрования всей водной массы озера (n).

Для анализа участия моллюсков в круговороте веществ в водоемах произведено вычисление массы пеллет, которая затем была сопоставлена с некоторыми показателями содержания органического вещества в водоеме. Расчет количества псевдофекалий (в углеродном эквиваленте), образующихся при фильтрации объема воды $V_{\text{вег}}$, найден по разнице между экологическим рационом и рационом, определенным выше в ходе расчета элементов энергобаланса. Экологический рацион вычислен как произведение $V_{\text{вег}}$ и концентрации взвешенных органических веществ (в пересчете на углерод). Общее количество фекалий и псевдофекалий (пеллет) перловиц (средневзвешенное по озеру) соотнесено с рационом мирного макрозообентоса C_6 (без перловиц) и за вычетом этого рациона $((f+f_p)-C_6)$ сопоставлялось с содержанием общего органического углерода и с показателем БПК₅ (при переходе от единиц кислорода к единицам углерода использован коэффициент 0,3). Для такого сопоставления осуществляли перевод $(f+f_p)-C_6$ от размерности гС/м² к мгС/л с учетом средней глубины водоема (Алимов, 2000). Таким путем охарактеризовано, насколько пищевые потребности зообентонтов-детритофагов удовлетворяются за счет фильтрационной активности моллюсков, а также оценены масштабы переноса органических веществ моллюсками.

Глава 3. КРАТКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ФИЗИКО-ХИМИЧЕСКИХ УСЛОВИЙ ВОДОЕМОВ И ВОДОТОКОВ, В КОТОРЫХ ИССЛЕДОВАЛИСЬ РОСТ И СОСТАВ ФАУНЫ МОЛЛЮСКОВ

В этой главе представлено краткое описание физико-химических условий рек и озер, которые были использованы в работе для анализа экологических особенностей роста перловиц и биоиндикационной значимости таксонов моллюсков. Приводятся сведения о морфометрических особенностях озер (площадь зеркала и объем водных масс, соотношение средней и максимальной глубин, коэффициент водообмена, удельный водосбор), степени и характера хозяйственной освоенности их водосборов. Дана характеристика антропогенного воздействия на водоемы. Охарактеризован химический состав воды рек и озер, причем основное внимание уделено качественным и количественным показателям органического вещества в них (содержание органического углерода, цветность, соотношение перманганатной и бихроматной окисляемости, отношение БПК₅/ХПК, концентрация взвешенных веществ), а также минерализации и состоянию карбонатной системы. Для озер

рассмотрен вопрос об уровне первичного продуцирования в них, причем оценена доля углерода первичного органического вещества в общем содержании углерода. Дано описание изменчивости двух температурных показателей озер и рек – средняя температура воды за вегетационный сезон (май-сентябрь) и суммы температур выше 10 °С за тот же период.

Глава 4. КОЛИЧЕСТВЕННЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ АБСОЛЮТНОГО РОСТА И ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТЬ ЖИЗНИ ПЕРЛОВИЦ В РАЗЛИЧНЫХ ВОДОЕМАХ И ВОДОТОКАХ. ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ЛИНЕЙНОГО РОСТА ПЕРЛОВИЦ

Полученные нами результаты изучения линейного роста моллюсков могут быть сгруппированы в три части. Одна часть является итогами сравнительного анализа скорости роста, дефинитивных размеров, продолжительности жизни трех видов перловиц в разных водоемах. Другая часть представляет собой результаты обоснования оценок продолжительности жизни моллюсков путем сопоставления дефинитивных размеров и количества рассеянной за вычисленную длительность жизни энергии с помощью коэффициента эффективности роста. Наконец, третья часть - анализ параметров роста перловиц в связи с условиями среды, то есть экологических особенностей роста.

4.1. Количественные характеристики линейного роста перловиц. Константа роста k у перловиц из изученных нами водоемов варьирует в пределах 0,08 - 0,38 год⁻¹. При этом у *U. tumidus* предел изменений величин коэффициента k составляет 0,08-0,38 год⁻¹ (в среднем 0,22±0,03 год⁻¹), для *U. pictorum* - 0,11-0,36 год⁻¹ (при среднем 0,23±0,02 год⁻¹), а для *U. crassus* - 0,15-0,38 год⁻¹ (в среднем 0,25±0,04 год⁻¹). Диапазоны варьирования k перекрываются и средние величины константы роста для трех видов перловиц достоверно не отличаются. Соответственно, мы утверждаем, что константу роста не следует считать видовым признаком для перловиц, как полагал, например А.Ф. Алимов (1981). Но при совместном нахождении в одном водоеме межвидовые отличия в скорости достижения асимптотического размера могут быть значимыми. Теоретическая максимальная (асимптотическая) длина L_{∞} раковины перловиц колеблется от 57,61 мм до 137,7 мм. Причем минимальная часть диапазона принадлежит моллюскам *U. crassus* - 57,61-71,42 мм (в среднем 64,38±2,05 мм). По нашим расчетам, максимальная продолжительность жизни перловиц t_{max} колебалась от 7,6 до 16,3 лет. При этом у *U. tumidus* продолжительность жизни составила от 9,1 до 16,3 лет (в среднем 13,8 лет), у *U. pictorum* - 7,6-15,7 лет (11,1 лет), у *U. crassus* - 8,0-14,6 лет (12,2 лет). Реально наблюдаемый предельный возраст особей укладывается у всех трех видов в приблизительно одинаковые диапазоны, составляя от 8 до 17 лет. В большом количестве выборок рассчитанная продолжительность жизни и

наблюдаемый возраст хорошо согласованы. В некоторых случаях расчетный возраст несколько превышает предельный.

4.2. Взаимосвязь дефинитивных размеров перловиц и их энергетических трат на обмен за период расчетной продолжительности жизни. Полученные нами величины коэффициента эффективности роста у трех видов моллюсков из различных водных объектов изменяются от 0,16 до 0,37 (в среднем 0,26). Как предельные, так и средние его значения для наших выборок, хорошо укладываются в известный по литературным источникам диапазон K_2^* - 0,18-0,35 (в среднем 0,27) (Алимов, 1981; Финенко, Романова, Аболмасова, 1990). Несмотря на приближенность расчетов, наблюдаемое соответствие собственных и литературных данных свидетельствует в пользу реальности первых. Этот факт означает, что дефинитивные размеры животных и вычисленные нами по t_{max} значения рассеянной моллюсками энергии находятся в биологически реальном соотношении. А, следовательно, наши оценки наибольшей продолжительности жизни (полученные из уравнения Бергаланфи и исходно основанные на определении возраста по количеству годовых колец) с большой долей вероятности соответствуют действительно наблюдаемому в природе возрасту наших моллюсков. В большинстве случаев продолжительность жизни, посчитанная по среднему K_2^* (в тех выборках, где реально наблюдаемый размер превышает асимптотический), удовлетворительно соответствует действительно наблюдаемому в выборке предельному возрасту моллюсков. В некоторых случаях такое соответствие достигается при минимальной эффективности роста. Другими словами, продолжительность жизни, рассчитанная по K_2^* , практически укладывается в полученные ранее по уравнению Бергаланфи для других выборок пределы t_{max} и наблюдаемый предельный возраст. В целом мы полагаем, что предельная длительность жизни перловиц составляет не больше 27,1 лет.

4.3. Взаимосвязь характеристик линейного роста раковины и условий обитания перловиц. Факторная структура, полученная в результате факторного анализа параметров роста и характеристик среды, не позволяет выявить наличие значимой связи между скоростью роста, размерами раковины и условиями среды (табл. 1). Как видно из описанной структуры, и константа роста, и размеры раковины, варьируют независимо от гидрохимических факторов и температуры.

Рассмотрев изменение константы роста перловиц в градиенте различных температурных и гидрохимических характеристик, в подавляющем большинстве случаев не удалось выявить какой-либо четкой корреляции скорости роста и условий среды. Также в целом ряде случаев не выделены оптимальные зоны значений абиотических факторов, при которых рост животных происходит с наибольшей скоростью.

Таблица 1. Факторная структура количественных характеристик роста перловиц и физико-химических показателей водоемов.

показатель	факторы			
	I	II	III	IV
k	-0,20	0,39	0,83	0,16
L_{∞}	0,11	-0,91	-0,26	-0,13
L_{\max}	0,10	-0,93	0,22	0,02
L_{mean}	0,03	-0,79	0,56	-0,08
T	-0,90	-0,03	-0,10	0,31
СТ	-0,87	-0,04	-0,08	0,39
Взвешенные вещества	-0,68	0,21	0,42	-0,02
БПК ₅	-0,64	-0,42	0,18	-0,46
ХПК	-0,13	-0,58	-0,12	0,69
Сумма ионов	-0,93	-0,04	-0,18	-0,24
Ca ²⁺	-0,91	0,01	-0,25	-0,25
Собственное число	4,20	3,02	1,46	1,10
Доля дисперсии, %	38	28	13	10

Примечание. L_{mean} – средняя длина раковины, T – средняя температура воды за вегетационный период. Жирным шрифтом выделены факторные нагрузки большие 0,70 по модулю.

Узкие зоны оптимума найдены для концентрации взвешенных веществ и ХПК. Причем концентрация взвешенных веществ в воде, возможно, оказывает влияние на скорость роста только *U. pictorum*, темпы линейного роста которой наиболее высоки при диапазоне содержания взвеси от 11 до 45 мг/л. Окисляемость воды (ХПК) формирует четко выраженные узкие максимумы значений для каждого вида перловиц, в которых их рост протекает с достоверно большей скоростью. Для *U. tumidus* оптимум ХПК находится около значения 20 мгО/л, у *U. pictorum* оптимум сдвинут к 30 мгО/л, у *U. crassus* наибольшая скорость роста наблюдается при ХПК 27-28 мгО/л. Следует отметить, что в отношении минерализации и концентрации кальция, рост изучаемых моллюсков наиболее интенсивен при невысоких значениях суммы ионов и содержания кальция. Вероятно, что в таких условиях, моллюски быстрее достигают дефинитивных размеров (в воде, не насыщенной

CaCO₃, животные заканчивают процесс роста раньше, поэтому скорость достижения ими асимптоты увеличена), но при этом размеры и в особенности вес раковин могут быть небольшими. Примечательно, что Б.В. Властов (1932) указывал для перловиц обратную зависимость между скоростью роста раковины в длину (то, что мы характеризуем с помощью параметра k) и скорости роста створок в толщину. Очевидно, что в каждом водоеме или водотоке могут складываться специфические условия, влияющие на характер роста моллюсков. В отношении содержания органического вещества намечается определенная тенденция к возрастанию константы роста *U. tumidus* в реках и озерах, в воды которых поступает большое количество терригенного гумуса, вымываемого из почв водосборов с повышенной лесистостью (если судить по цветности воды и соотношению перманганатной и бихроматной окисляемости). Для роста *U. pictorum*, по всей видимости, имеет значение высокая доля легко окисляемой фракции органики (определяемая по соотношению БПК₅ и бихроматной окисляемости) в воде. В отношении *U. crassus* каких-либо определенных предпочтений в химизме воды указать нельзя. Для роста этого моллюска, очевидно, наибольшее значение имеет температурный фактор, так как его константа роста тесно коррелирует с температурными показателями. Обращают на себя внимание низкие величины константы роста перловиц в озере Красном, которые трудно объяснить особенностями его химического режима или температурными условиями. Тем не менее, на дне озера известны залежи железной руды (отсюда его русское название Красное). Повышенная концентрация иона Fe³⁺ в воде может являться экстремальным фактором и угнетающе воздействовать на жизнедеятельность гидробионтов (в том числе на их рост) (Баранов, 1982). Такое угнетенное состояние популяций может быть подтверждено тем фактом, что в выборке перловиц из Красного довольно много раковин с разнообразными уродствами.

Глава 5. СОСТАВ ФАУНЫ МОЛЛЮСКОВ В ВОДОЕМАХ С РАЗЛИЧНЫМ УРОВНЕМ ТРОФНОСТИ

5.1. Малакофауна в различных по уровню трофии водоемах. На дендрограмме (рис. 1), полученной в результате кластеризации матрицы расстояний, вычисленных на основе коэффициента сходства Серенсена между озерами, заметно резкое обособление трех озер – Кыртсиярв, Лапийтис, Балтас (кластер 1). Эти водоемы характеризуются очень бедным видовым составом моллюсков. Остальные озера подразделяются на уровне достоверно больших расстояний на два кластера, в один из которых объединены озера Мяхкли, Петаярв, Мыйзярв, Толлари, Удсу, Малое Казимировское (кластер 2а). Во всех этих озерах присутствуют двустворки *Euglesa*, причем часто это несколько видов рода.

Условно назовем озера из этого кластера «эвглезоидными». Во втором кластере (кластер 2b) оказались сосредоточены озера, отличающиеся большим видовым разнообразием моллюсков в них. Здесь представлены двустворчатые (как крупные, так и мелкие формы) и брюхоногие моллюски.

Отличительной особенностью «эвглезоидных» озер являются их небольшие размеры (площадь зеркала от 0,02 до 0,12 км²) и то, что все они находятся под сильным антропогенным воздействием, а именно испытывают влияние водосбора, освоенного в сельскохозяйственном отношении (интенсивное земледелие и животноводство). Поскольку в формировании фонда органического вещества этих озер велика роль первичной продукции, то значительна и доля легко окисляемых («биохимически мягких») соединений в общем содержании органики (отношение БПК₅/БО обычно больше 0,1). Причем в озерах со сравнительно низким отношением БПК₅/БО (Толлари, Удсу, Малое Казимировское) малакофауна оказывается богаче. Здесь не только расширяется круг крупных таксонов, но и род *Euglesa* оказывается представлен несколькими видами. Озеро Кыртсиярв весьма необычно по составу органического вещества, так как ведущую роль в его фракционном составе играют белковоподобные соединения (в воду поступают стоки молокозавода). Очевидно, эта особенность привела к тому, что из всех моллюсков здесь встречается только шаровка *Musculinum ryckholti*, не встреченная более ни в одном из водоемов. Можно считать этого моллюска специфичным для водоемов с таким составом ОВ, однако проверить это предположение пока не представляется возможным.

Озера кластера 2b, отличающиеся богатством малакофауны, характеризуются и тем, что имеют, как правило, умеренные величины первичной продукции (не достигают 4000 ккал/м² в сезон). Большинство озер этого кластера являются глубоководными с выраженной стратификацией и имеют, как правило, большие объем водных масс и площадь зеркала, чем озера из «эвглезоидной» группы и кластера 1. Очевидно, что эти морфометрические особенности озер обеспечивают формирование в них разнообразных биотопов, что и приводит к большому количеству таксонов моллюсков здесь.

Таким образом, состав малакофауны может четко выявлять гиперэвтрофные водоемы с очень высокой первичной продукцией (свыше 4000 ккал/м²). Такое состояние озера вызвано интенсивным сельскохозяйственным освоением его водосбора. Это так называемые «эвглезоидные» озера, в которых малакофауна представлена единственным видом рода *Euglesa*. Очень разнообразная малакофауна с большим количеством таксонов и видов характерна для обширных глубоководных озер с промежуточными темпами первичного продуцирования ($p=1300-1500$ ккал/м²) и даже для типично мезотрофных озер. Наличие *Euglesa* в сочетании с общим таксономическим разнообразием моллюсков может служить

индикатором уровня трофности озера. Для того, чтобы воспользоваться этим индикатором нужно отнести 1 (в видовом списке означает наличие видов рода *Euglesa* в данном водоеме) к общему числу таксонов моллюсков в озере.

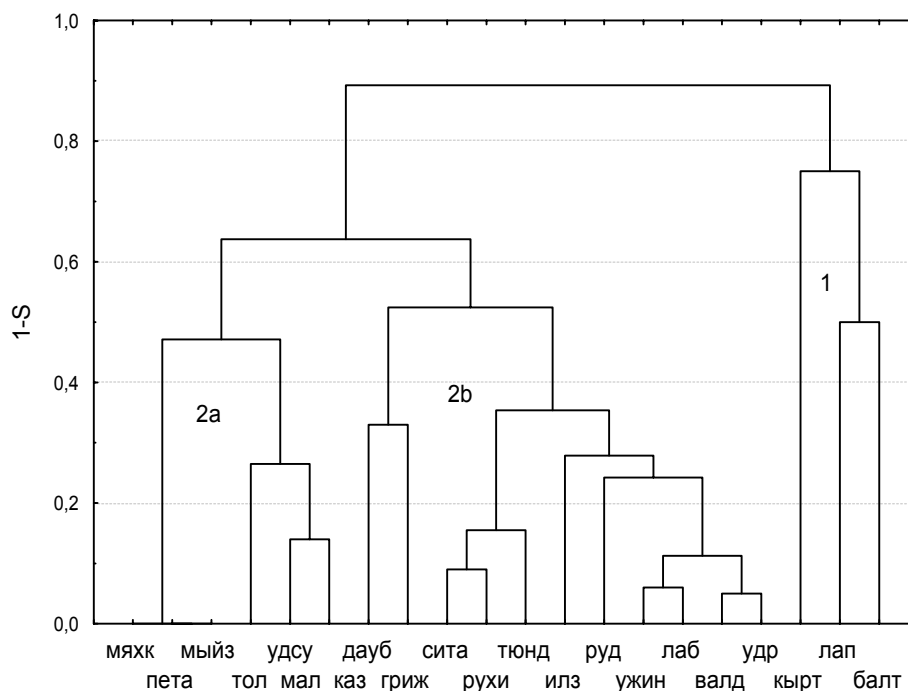


Рис. 1. Дендрограмма отношений озер по составу малакофауны на основе расстояния, вычисленного по коэффициенту сходства Серенсена S (метод взвешенной средней). По оси абсцисс - сокращенные названия озер (первые три или четыре буквы). По оси ординат – расстояние между озерами ($1-S$).

В результате такого крайне несложного расчета (обозначим полученный показатель E) обнаружено, что в озерах, величина первичной продукции в которых находится в пределах 700-1800 ккал/м², величина E колеблется в пределах от 0,0 до 0,17. При увеличении значения E также возрастают от 0,25 до 1. Конечно, встречаются и некоторые исключения, поскольку присутствию *Euglesa* в озере может сопутствовать и большое разнообразие других таксонов. В озерах, подверженных поступлению больших количеств терригенного гумуса, имеется определенная таксономическая группировка моллюсков, которая может быть названа как «перловицы + легочные брюхоногие моллюски».

5.2. Встречаемость видов перловиц в различных водоемах и водотоках. Обычно и в реках и в озерах по относительной встречаемости и по численности (соответственно и по биомассе) преобладает *U. tumidus*. Это подтверждается как нашими наблюдениями, так и данными ряда авторов (например, Петров, Саватеева, 1968; Десятник, 1975; Пузаченко, Данукалова, Морозова, 2007; Остроумов, Колесников, 2001). Но доминирование *U. tumidus* в различных озерах выражено в разной мере. Показано, что относительная встречаемость

перловиц в реках и озерах может в определенной степени свидетельствовать о трофности водоема. При ее увеличении отношение количества экземпляров *U. tumidus* и *U. pictorum* снижается в пользу второго вида. Выявлено, что подавляемый по численности вид (*U. pictorum*) будет обладать более высокими константами роста. Для некоторых популяций *U. pictorum* показано, что в них наряду с увеличением константы роста преобладают самки, что может указывать на стратегию повышения плодовитости и укорочения жизненного цикла в условиях вытеснения близким видом. Кроме того, у *U. pictorum* в этих же условиях более высок коэффициент использования пищи на рост, то есть дефинитивные размеры достигаются моллюсками за счет меньшего количества рассеиваемой энергии.

Глава 6. УЧАСТИЕ ПОПУЛЯЦИЙ ПЕРЛОВИЦ В ФОРМИРОВАНИИ КАЧЕСТВА ВОДЫ В ВОДОЕМАХ И ИХ ДОЛЯ В ЭНЕРГЕТИЧЕСКОМ БАЛАНСЕ ЭКОСИСТЕМ

6.1. Доля популяций *U. tumidus* и *U. pictorum* в энергетическом балансе экосистем.

В результате расчета элементов энергобаланса для перловиц в двух разнотипных озерах (Красном и Лаборжском) оказалось, что роль этих моллюсков гораздо существеннее в озере Красном. При этом в озере Лаборжском доля каждого из двух видов в потоках энергии почти одинакова, тогда как в Красном участие двух видов во всех процессах резко неравно, и по значимости выделяется популяция *U. tumidus*. Вклад популяций этих животных в биотический баланс пропорционален их численности и биомассе. С помощью удельной продукции была вычислена продукция популяций *U. tumidus* и *U. pictorum* в озерах Красном и Лаборжском, которая оказалась в два раза ниже по значениям, чем продукция, рассчитанная «физиологическим» методом. Такое расхождение обычно при сопоставлении результатов определения продукции этими двумя методами (Алимов, Макарова, Максимович, 1990). Несмотря на столь заметное различие в величинах продукции и соответственно других элементов энергетического баланса, полученных с использованием продукции, доля участия перловиц осталась практически без изменений в обоих вариантах расчета. Таким образом, удельная продукция может быть использована в приближенных расчетах элементов энергетического баланса и в анализе вклада популяций моллюсков в перенос энергии в экосистеме. Основой для таких расчетов будут служить оценки предельной продолжительности жизни моллюсков.

Результаты расчета элементов энергобаланса популяций перловиц в двух озерах (Красном и Лаборжском) свидетельствуют о том, что эти животные в своем рационе выносят от 2 до 5% первичной продукции водоема, а в ассимилированной ими энергии заключается от 1 до 3% органического вещества фотосинтезирующих организмов. Следует особо подчеркнуть, что интерпретация участия популяций перловиц в потреблении первичной

продукции на основе описываемой схемы расчета носит гипотетический характер. То есть, предполагается, что моллюски не потребляют непосредственно вещества, создаваемые автотрофами. С помощью соотнесения элементов энергетического баланса популяций перловиц с величинами первичной продукции лишь демонстрируется доля участия животных в круговороте веществ и энергии в водоеме.

По нашим расчетам использование моллюсками первичной продукции на собственный прирост (0,2-2%) не превышает приводившиеся до сих пор оценки (не более 2,4%, лишь в некоторых водоемах достигая 10%). Однако показано, что перловицы играют очень большую роль в биотическом балансе экосистем, поскольку ассимилированная ими энергия охватывает до 60% энергии всего мирного макрозообентоса. Очевидно, что перловицы могут составлять существенную часть гетеротрофного звена экосистемы.

6.2. Роль популяций *U. tumidus* и *U. pictorum* в самоочищении воды и круговороте органических веществ в водоеме. Объемы фильтруемых перловицами за вегетационный сезон водных масс составляют приблизительно от половины до двух объемов озер. Причем вклад популяций перловиц в самоочищение водоемов не пропорционален их количественному развитию в них. Время, необходимое популяциям перловиц для фильтрации объема воды равного объему водоема, сопоставимо с периодом внешнего водообмена озер. Осаждаемые моллюсками в составе пеллет взвешенные вещества могут не только заметно удовлетворить пищевые потребности мирного макрозообентоса, но и создавать значительный резерв органических веществ в водоеме. Последнее заключение вытекает из следующих сопоставлений. Для окисления не утилизированной организмами зообентоса части пеллет в озере Лаборжском потребуется такое количество кислорода, которое лишь в два раза меньше БПК₅³, в озере Рудушском – в три раза меньше, а в озере Красном запасенная в пеллетах органика эквивалентна БПК₅. По отношению к общему органическому углероду количество не потребленных макрозообентосом органических веществ (в углеродных единицах) в озерах составит 3-6%. Приведенные значения демонстрируют, что двустворчатые моллюски способны играть важную роль в круговороте органических веществ в озере. Очевидно, моллюски не только составляют заметную долю в самоочистительном потенциале гидроэкосистемы, но и способствуют формированию резерва органических веществ в донных отложениях водоема или водотока. До сих пор этот аспект функционирования популяции двустворок в гидроэкосистемах не подвергался количественной разработке. Представленные результаты являются первым опытом в этом направлении.

³ Показатель БПК₅ характеризует количество доступной биохимическому окислению органики. Поэтому в строгом смысле эту характеристику нельзя использовать для сопоставления с количеством осажденных органических веществ. В данном случае сравнение с БПК₅ служит демонстрационным целям.

ВЫВОДЫ

1) Получены оценки обобщенных количественных показателей абсолютного роста перловиц. Видовая специфичность роста проявляется в том, что моллюски *U. crassus* имеет достоверно меньшие дефинитивные размеры. Константа роста демонстрирует широкое варьирование у всех трех изученных видов и не обнаруживает видовых отличий.

2) Установлены следующие величины наибольшей продолжительности жизни перловиц (в среднем): *U. tumidus* - 13,8 лет, *U. pictorum* - 11,1 лет, *U. crassus* - 12,2 лет. С помощью коэффициента эффективности роста получено обоснование этих оценок. Показано, что предельная длительность жизни перловиц не превысит 27,1 лет.

3) Выявлено, что скорость роста и размеры раковины трех видов перловиц не имеют достоверной зависимости от температурных и гидрохимических условий исследованных водоемов. В каждом водоеме существует специфический комплекс факторов, обуславливающий ту или иную скорость достижения дефинитивных размеров и соответственно определенную форму кривой роста.

4) Установлены черты таксономического состава моллюсков в различных по уровню трофии водоемах. В небольших гиперэвтрофных водоемах с величиной первичной продукции более 400 гС/м² в сезон малакофауна бедна и, как правило, представлена одним видом мелких двустворчатых моллюсков рода *Euglesa*. Предложенный нами эвглезоидный индекс E (отношение 1 в озере с *Euglesa* к общему числу всех таксонов моллюсков в нем) может приближенно характеризовать трофическое состояние водоема и использоваться в целях биоиндикации. В глубоководных озерах с большим объемом водных масс и умеренными величинами первичной продукции наблюдается большое разнообразие таксонов и видов моллюсков. В некоторых озерах с невысокой первичной продукцией видовой состав малакофауны также обеднен, как и в гиперэвтрофных, только моллюски будут представлены здесь *Pisidium*. В озерах, подверженных поступлению больших количеств терригенного гумуса, имеется определенная таксономическая группировка моллюсков, которая может быть названа как «перловицы + легочные брюхоногие моллюски».

5) Обнаружено, что при увеличении трофности водоема растет относительная численность *U. pictorum* по сравнению с *U. tumidus*. Выявлено, что *U. pictorum*, являясь в большинстве водоемов подавляемым по численности видом перловиц, отличается и более высокой константой роста, а также более высоким коэффициентом использования пищи на рост. Если в популяции доминирующего вида (*U. tumidus*) соотношение полов близко к обычному 1:1, то у угнетаемого в численном отношении вида (*U. pictorum*) самки преобладают, составляя до 70% популяции.

6) Показано, что популяции перловиц в различных озерах способны ассимилировать энергию, составляющую от 20 до 60% энергии, ассимилированной всем мирным макрозообентосом, что позволяет считать их существенным компонентом гетеротрофного звена экосистемы. Участие популяций в энергобалансе пропорционально их биомассе.

7) Объемы фильтруемых перловицами за вегетационный сезон водных масс составляют приблизительно от половины до двух объемов озер. Обнаружено, что вклад популяций перловиц в самоочищение водоемов не пропорционален их количественному развитию в них. Причем биогенная циркуляция воды, осуществляемая перловицами при фильтрации воды, количественно сопоставима с интенсивностью внешнего водообмена озер.

8) Продемонстрировано, что осаждаемые моллюсками в составе пеллет взвешенные вещества могут способствовать формированию резерва органических веществ в донных отложениях водоема.

СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

1. Рижинашвили А.Л. Предварительные материалы к проблеме встречаемости и таксономическому разнообразию двустворчатых моллюсков семейства Unionidae из некоторых водоемов Европейской части России // Научные записки Тернопольского национального педагогического университета им. В. Гнатюка, 2005, №3 (26). С. 372-374. (Материалы IV Съезда Гидроэкологического общества Украины).
2. Рижинашвили А.Л. К морфологии перловиц (Bivalvia: Unionidae) пресных вод Европейской части России // Моллюски: морфология, таксономия, филогения, биогеография и экология. Сборник материалов Седьмого (XVI) совещания по изучению моллюсков. СПб: ЗИН РАН, 2007. С. 217-220.
3. Рижинашвили А.Л. Количественные характеристики абсолютного роста перловиц (Bivalvia, Unionidae) в различных водоемах Европейской части России // Вестник Санкт-Петербургского государственного университета, серия 3, 2008, №2. С. 3-14.
4. Рижинашвили А.Л. О связи между абсолютным и аллометрическим ростом раковины у перловиц (Bivalvia, Unionidae) Европейской России // Биология внутренних вод, 2008, №3. С. 45-52.
5. Рижинашвили А.Л. Роль популяций двустворчатых моллюсков в формировании качества воды // Материалы II Конференции молодых ученых «Водные ресурсы, экология и гидрологическая безопасность». М.: ИВП РАН, 2008. С. 154-158.
6. Рижинашвили А.Л. Определение наибольшей продолжительности жизни двустворчатых моллюсков на примере перловиц (Bivalvia, Unionidae) // Доклады Академии наук, 2009, т.424, №1. С. 138-141.
7. Рижинашвили А.Л. Биоиндикация уровня содержания органических веществ в водоемах с использованием моллюсков // Известия Санкт-Петербургского государственного Аграрного университета, 2009, №12. С. 44-47.