

ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ НАУКИ
ИНСТИТУТ ЭКОЛОГИИ ВОЛЖСКОГО БАССЕЙНА
РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК (ИЭВБ РАН)

На правах рукописи



МИХАЙЛОВ РОМАН АНАТОЛЬЕВИЧ

**ЭКОЛОГО-ФАУНИСТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ
ПРЕСНОВОДНЫХ МОЛЛЮСКОВ СРЕДНЕЙ И НИЖНЕЙ ВОЛГИ**

Специальность 03.02.08 – экология (биология) (биологические науки)

Диссертация
на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Научный руководитель:
доктор биологических наук,
профессор И.А. Евланов

Тольятти – 2015

ОГЛАВЛЕНИЕ

	Стр.
ВВЕДЕНИЕ	4
ГЛАВА 1. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ	9
ГЛАВА 2. ХАРАКТЕРИСТИКА ВОДОЕМОВ И ВОДОТОКОВ	19
ГЛАВА 3. ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ СОСТАВ И ОЦЕНКА РАЗНООБРАЗИЯ МОЛЛЮСКОВ РАЗНОТИПНЫХ ВОДОЕМОВ	32
3.1. История изучения фауны моллюсков	32
3.2. Современный состав малакофауны.....	38
3.3. Интерполируемый и экстраполируемый анализ видового богатства моллюсков.....	47
3.4. Оценка таксономической структуры и биоразнообразия малакофауны на основе филогенетического дерева	60
ГЛАВА 4. ОСОБЕННОСТИ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ МОЛЛЮСКОВ В РАЗНОТИПНЫХ ВОДОЕМАХ И ВОДОТОКАХ	67
4.1. Видовой состав и распределение моллюсков в водохранилищах	67
4.2. Видовой состав и распределение моллюсков в озерах	70
4.3. Видовой состав и распределение моллюсков в реках.....	72
4.4. Сравнительный анализ фауны моллюсков в различных водоемах	75
ГЛАВА 5. СЕЗОННАЯ И МЕЖГОДОВАЯ ДИНАМИКА ПОКАЗАТЕЛЕЙ КОЛИЧЕСТВЕННОГО РАЗВИТИЯ СООБЩЕСТВ МАЛАКОФАУНЫ РАЗНОТИПНЫХ ВОДНЫХ ОБЪЕКТОВ И ИХ СВЯЗЬ С ЭКОЛОГИЧЕСКИМИ ФАКТОРАМИ	81
5.1. Сезонная и межгодовая динамика численности и биомассы моллюсков в Приплотинном плесе Куйбышевского водохранилища	81
5.2. Сезонная и межгодовая динамика численности и биомассы моллюсков в Среднем плесе Саратовского водохранилища	89
5.3. Сезонная и межгодовая динамика численности и биомассы моллюсков в озере Круглом.....	104

5.4. Сезонная и межгодовая динамика численности и биомассы моллюсков в озере Солдатском	107
5.5. Пространственная динамика видового состава, численности и биомассы моллюсков в реке Сок и их связь с экологическими факторами	110
ГЛАВА 6. РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ЧУЖЕРОДНЫХ ВИДОВ МОЛЛЮСКОВ В РАЗНОТИПНЫХ ВОДОЕМАХ	125
6.1. Особенности распределения моллюска <i>L. naticoides</i>	127
6.2. Особенности распределения моллюска <i>D. polymorpha</i>	133
6.3. Особенности распределения моллюска <i>D. bugensis</i>	139
6.4. Особенности распределения моллюска <i>A. colorata</i>	143
6.5. Особенности распределения моллюска <i>T. astrachanicus</i>	145
6.6. Соотношение чужеродных и аборигенных моллюсков в водоемах и водотоках Средней и Нижней Волги	147
6.7. Соотношение развития моллюсков рода <i>Dreissena</i> в волжских водохранилищах.....	151
6.8. Особенности развития представителей рода <i>Dreissena</i> в малых и средних реках	155
ВЫВОДЫ	159
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ.....	161
ПРИЛОЖЕНИЕ	183

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность темы исследования.

В современных условиях деструкции природных экосистем сохранение биоразнообразия является основной экологической проблемой. Успех ее решения зависит от полноты изученности биоты конкретных регионов с целью принятия адекватных мер по сохранению видов, оценке изменений видового состава под влиянием природных или антропогенных факторов (Шихова, 2004).

Пресноводные моллюски – один из важнейших компонентов водных экосистем (Старобогатов, 1994). В водоемах являются природными биофильтрами, очищающие воду от взвешенных веществ (Паньков, Шадрин, Алексеевнина, 1996; Монаков, 1998; Vaughn, Nakenkamp, 2001). Фильтрационная активность моллюсков способствует перемешиванию воды в придонных слоях, вследствие чего улучшается кислородный режим (Протасов, 2006.). Моллюски являются постоянным компонентом в пищевой цепи многих видов рыб, в том числе имеющих важное промысловое значение, а также поедаются водоплавающей птицей и другими водными животными (Алимов, 1981; Казанцева, 2006).

Малая подвижность моллюсков, достаточно стабильные фаунистические группировки и корреляционная зависимость качественного и количественного состава от степени загрязнения, позволяет использовать их в качестве биоиндикатора условий в экосистеме (Руководство..., 1992; Лешко, 1998; Баканов, Законов, Литвинов, 2006; Щербина, 2007).

До недавнего времени на обширной территории Средней и Нижней Волги, моллюски оставались одной из самых малоизученных групп беспозвоночных животных (Старобогатов, 1970; 1986). Малакофаунистические исследования до середины XX в. проводились лишь на р. Волга. Сведения о видовом составе моллюсков остальной территории Волжского бассейна были весьма отрывочны (Паллас, 1773; Бенинг, 1924, Жадин, 1952 и др.).

Актуальность исследования моллюсков подтверждается тем, что оценка происходящих изменений видового состава возможна на основе анализа большого фактического материала, собранного в разнотипных водоемах.

Цель работы: исследование современного состава, экологических особенностей и закономерностей распространения малакофауны в разнотипных водоемах Средней и Нижней Волги.

Задачи исследования:

1. Выявить современный таксономический состав моллюсков в разнотипных водоемах и водотоках региона;
2. Определить экологические и биогеографические закономерности распределения малакофауны;
3. Проанализировать сезонную, межгодовую и пространственную динамику численности и биомассы моллюсков разнотипных водоемов;
4. Определить основные экологические факторы, влияющие на развитие малакофауны;
5. Выявить современное распространение чужеродных моллюсков в водоемах и водотоках региона Средней и Нижней Волги.

Научная новизна работы.

Выявлен современный таксономический состав пресноводных моллюсков региона, включающий 130 видов, из которых 43 впервые найдены для территории региона. Уточнены границы ареалов ряда редких и чужеродных видов моллюсков. Приведена подробная биогеографическая характеристика распределения малакофауны в разнотипных водоемах. Выявлены экологические особенности формирования видового состава и обилия моллюсков в зависимости от гидрофизических, гидрологических и гидрохимических параметров различных водоемов и водотоков региона.

Теоретическая значимость. Полученные данные существенно дополнили список регионального пула видов и улучшили сведения об области распространения популяций пресноводных моллюсков.

Практическая значимость. Результаты проведенных исследований могут быть использованы для мониторинга различных водных экосистем на фоновых и импактных территориях и прогнозирования степени загрязнения водных экосистем, используя показатели макрозообентоса. Полученные сведения позволяют выявить уязвимые виды моллюсков и рекомендовать их для занесения в региональную Красную книгу, осуществлять постоянный контроль состояния популяций этих видов. Использовать показатели численности и биомассы моллюсков для прогнозирования кормовой базы рыб и рыбопродуктивности бассейнов Средней и Нижней Волги, а также для оценки ущерба водным биологическим ресурсам от различных видов гидромеханизированных работ (дноуглубление, берегоукрепление и т. п.).

Связь работы с научно-исследовательскими программами и темами. Работа выполнена в лаборатории популяционной экологии в ходе плановых НИР ИЭВБ РАН по теме: «Влияние чужеродных видов гидробионтов (зоопланктон, рыбы, паразиты рыб) на структурно-функциональную организацию экосистем Средней и Нижней Волги», а также при финансовой поддержке Программы фундаментальных исследований Президиума РАН «Особенности экологии и динамики чужеродных видов гидробионтов (зоопланктон, зообентос, рыбы, паразиты рыб) в водоемах Средней и Нижней Волги» и «Влияние чужеродных видов на динамику и функционирование биоразнообразия».

Основные положения диссертации, выносимые на защиту:

1. Малакофауне региона свойственно высокое видовое богатство, обусловленное наличием большого числа разнотипных водных объектов и их биотопическим разнообразием.

2. Таксономическая структура моллюсков региона характеризуется высоким разнообразием филогенетических ветвей и иерархической выровненностью.

3. Оценка влияния более 20 экологических факторов среды, на распределение и развитие моллюсков в разнотипных водоемах региона показала,

что наиболее важными являются: температура воды, скорость течения, уровень воды, площадь зарастания макрофитами и тип грунта.

4. Чужеродные виды моллюсков, проникшие в водоемы региона, расширяют границы ареалов.

Апробация работы. Основные результаты диссертационной работы представлены и обсуждены на конференциях: Всесоюзная конференция с международным участием «Труды молодых ученых Поволжья» (Тольятти, 2013; 2015); Международная научно-практическая конференция «Татищевские чтения: актуальные проблемы науки и практики (Тольятти, 2014); Международная школа-конференция «Экосистемы малых рек: биоразнообразие, экология, охрана» (Борок, 2014); Международная научно-практическая конференция «Наука и образование в XXI веке» (Тамбов, 2014); Шестые Любичевские чтения, 11-й Всероссийский популяционный семинар и Всероссийский семинар «Гомеостатические механизмы биологических систем» с общей темой «Проблемы популяционной экологии» (Тольятти, 2015).

Публикации результатов исследований. По материалам диссертации опубликовано 12 работ, в том числе 5 статей в изданиях, рекомендованных ВАК РФ и 1 в изданиях, входящих в международную базу данных научного цитирования Scopus.

Декларация личного участия автора. Автором лично осуществлен комплекс полевых исследований, анализ и обобщение полученных собственных и литературных материалов по теме, включая статистическую обработку. Формулировка основных положений и написание текста диссертации выполнены автором по плану, согласованному с научным руководителем.

Объем и структура диссертации.

Работа изложена на 188 страницах, состоит из введения, 6 глав, выводов, списка литературы (207 источников, из которых 36 на иностранных языках), одного приложения. Содержит 13 таблиц и 51 рисунок.

Благодарности. Автор выражает глубокую признательность своему научному руководителю д.б.н., проф. И.А. Евланову за поддержку и помощь в процессе работы над диссертацией.

Искренняя благодарность члену-корреспонденту РАН В.В. Богатову (БПИ ДВО РАН); к.б.н. П.В. Кияшко (ЗИН РАН, г. Санкт-Петербург) за помощь в определении видовой принадлежности моллюсков, ценные консультации, советы и замечания; Л.Л. Ярохнович (ЗИН РАН) за чуткое отношение и помощь в работе с музейными коллекциями.

Выражаю благодарность администрации ИЭВБ РАН в лице члену-корреспонденту РАН Г.С. Розенберга и ученого секретаря, к.б.н., В.Ф. Феоктистова за содействие в выполнении научных исследований; сотрудникам стационара «Кольцовский»; научным сотрудникам лабораторий ИЭВБ РАН: популяционной экологии, экологии простейших и микроорганизмов, экологии малых рек, мониторинга водных объектов.

Признателен частному благотворительному фонду культурных инициатив «Фонд Михаила Прохорова» за помощь в стажировке в ведущих научных учреждениях страны.

ГЛАВА 1. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Материалом для диссертационной работы послужили результаты исследований пресноводных моллюсков, проведенных в период 2012–2014 гг. в разнотипных водоемах и водотоках Средней и Нижней Волги (рис. 1). За это время была изучена малакофауна 24 водных объектов, расположенных на территории 5 субъектов РФ: Самарской, Ульяновской, Оренбургской, Саратовской области и республики Татарстан.

Отбор проб малакофауны проведен в 5 водохранилищах: Куйбышевском (Приплотинный плес), Саратовском (Средний плес), Кондурчинском, Кутулукском и Пестравском. В Приплотинном плесе Куйбышевского водохранилища и Среднем плесе Саратовского водохранилища сбор материала проводили в 2012–2014 гг. 2 раза в месяц, в период с мая по октябрь. На остальных водохранилищах осуществлялись разовые съемки.

Из водотоков обследовано 14 рек: Большой Черемшан, Уса, Сок, Самара, Кубра, Крымза, Чагра, Чапаевка, Большой Иргиз, Кондурча, Байтуган, Большой Кинель, Съезжая и Кутулук. Отбор проб моллюсков осуществлялся как на отдельных участках рек, так и на всем их протяжении, от истока до устья, в период с весны и до осени.

Были обследованы озера Круглое, Солдатское (территория Национального парка «Самарская Лука»); Б. Васильевское, Машкино 1 (территория г.о. Тольятти) и Казачье (пойма Волгоградского водохранилища) в период 2012 по 2014 гг. В оз. Круглое, Солдатское пробы отбирали 2 раза в месяц с мая по октябрь, в остальных озерах был выполнен разовый сбор моллюсков.

Всего за время исследования было отобрано и обработано 409 проб (табл. 1).

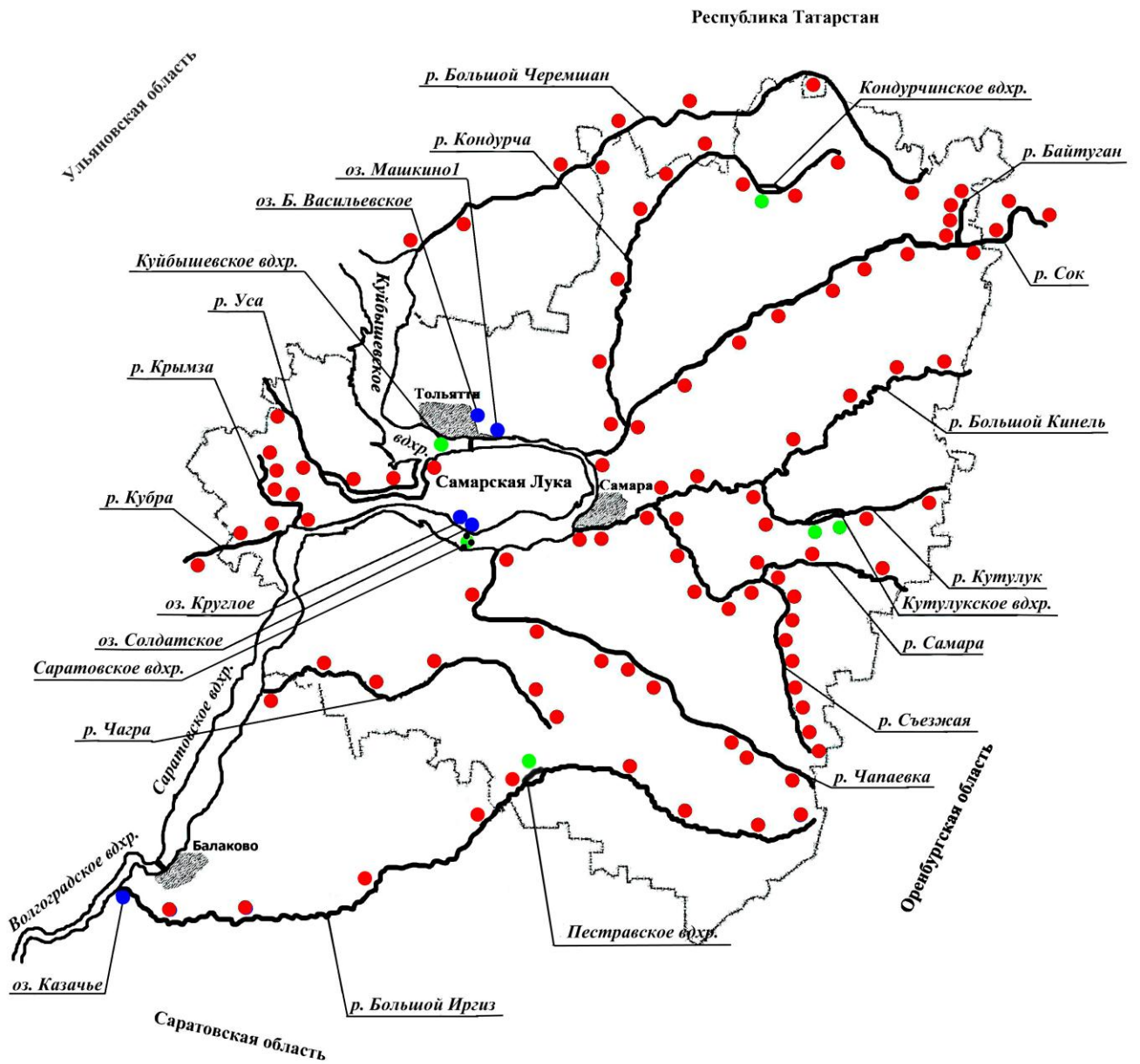


Рис. 1. Карта-схема исследованных водоемов Средней и Нижней Волги с указанием станций сбора проб. ● – станции отбора проб на водохранилищах; ● – станции отбора проб на реках; ● – станции отбора проб в озерах.

Число отобранных проб в разнотипных водоемах

Исследованные водоемы и водотоки	Число собранных проб
Водохранилища	
Куйбышевское (Приплотинный плес)	30
Саратовское (Средний плес)	93
Кондурчинское	2
Кутулукское	4
Пестравское	2
Реки	
Б. Черемшан	16
Уса	18
Сок	24
Самара	22
Кубра	6
Крымза	10
Чагра	12
Чапаевка	18
Б. Иргиз	18
Кондурча	18
Байтуган	8
Б. Кинель	12
Съезжая	18
Кутулук	8
Озера	
Б. Васильевское	2
Машкино 1	2
Круглое	32
Солдатское	32
Казачье	2
Всего:	409

В мелководной (литоральной) зоне озер и водохранилищ, в прибрежье рек среди зарослей и в местах, свободных от растений, моллюсков собирали согласно стандартной площадной методике (Жадин, 1952; Руководство..., 1992) с использованием количественной рамки, скребка (длина ножа 0.2 м) и ручным способом. В связи с тем, что моллюски в водоемах распределены неравномерно, при необходимости повторяли этот метод в шахматном порядке, суммируя площадь облова (Руководство..., 1992).

Сбор организмов в глубоководной (русловой) зоне осуществлялся с использованием прямоугольной драги с ножами длиной 0.4 м. Драгу протягивали по дну с дальнейшим переводом площади облова до 1 м² (Жадин, 1952).

Материал фиксировали 95% спиртом, который через неделю заменяли на 70% (Старобогатов и др., 2004).

Во время сбора проб из различных водоемов мы применяли площадную методику с учетом особенностей распределения моллюсков на различных биотопах. Для этого пробы отбирались по трансекте (срезу), захватывающей различные участки в направлении от глубоководных к мелководным участкам.

На каждой станции (биотопе) отбирали минимум две пробы. В итоге было собрано 409 проб. Это число проб будет использовано в анализе как «максимальное число проб при исследовании». Однако, попытки выделения экологических особенностей моллюсков, зарегистрированных на отдельных биотопах, результата не дали, поэтому для упрощения пробы, собранные на нескольких биотопах одной станции объединяли.

Во всех изучаемых водоемах измеряли следующие абиотические и биотические параметры: температуру воды, рН, O₂, прозрачность, скорость течения, уровень воды, содержание взвешенных веществ, минерализацию, площадь зарастания макрофитами. Для измерения этих показателей использовали различные приборы: гидробиологический градусник, оксиметр, рН-метр, диск Секи. Для расчета площади зарастания дна макрофитами, измерения прозрачности и скорости течения применяли ряд общепринятых методик

(Муравьев, 1999; Донные отложения..., 2006; Матвеев, Соловьева, Саксонов, 2005; Гидрология..., 2008).

Описание биотопа проводили с учетом следующих особенностей водных объектов: прямолинейный участок русла или излучина реки, наличие рекреационной, техногенной, сельскохозяйственной нагрузок и т.д.

Камеральная обработка проб осуществлялась согласно общепринятым методикам (Методика изучения..., 1975). Для отдельных групп моллюсков, разделенных по таксономическому признаку (отрядов, семейств, родов), проводили стандартные линейные промеры раковины и определяли тип замка, необходимые для таксономического определения (Старобогатов и др., 2004; Круглов, 2005; Андреева, Андреев, Винарский, 2010).

Для двустворчатых моллюсков измеряли следующие параметры: высоту макушки и крыла, выпуклость, длину раковины, расстояние между латеральными зубами у представителей отряда *Luciniformes*. У видов семейства *Dreissenidae*, имеющих треугольную раковину, измеряли ее высоту, выпуклость и длину. Дополнительно определяли возраст, используя так называемые годовые кольца роста, формируемые на внешней поверхности раковины (Методы изучения..., 1990).

Для брюхоногих моллюсков со спирально-завитой раковинной измеряли: высоту раковины, высоту завитка, высоту устья и высоту последнего оборота; ширину раковины, ширину устья, ширину последнего оборота. У брюхоногих моллюсков с колпачковидной раковинной измеряли: высоту раковины, длину раковины, удаление вершины от переднего края, удаление вершины от левого края, удаление вершины от правого края. Одновременно рассчитывали основной индекс (отношение высоты к ширине), а также индекс отношения высоты завитка к высоте устья (Круглов, 2005).

Линейные промеры проводили для организмов более 10 мм с использованием штангенциркуля с точностью 0.1 мм, а для организмов менее 10 мм при помощи бинокулярного микроскопа МБС-9.

У ряда брюхоногих моллюсков семейства Lymnaeidae, для уточнения таксономического ранга, проводили анатомические вскрытия согласно общепринятым методикам (Акрамовский, 1976; Старобогатов и др., 2004; Круглов, 2005)

Для идентификации видов крупных двустворчатых моллюсков сем. Unionidae по замковому аппарату, вскрывали раковину согласно общепринятой методике препарирования с применением скальпеля, лезвия и пинцета (Старобогатов и др., 2004).

Мелких моллюсков отряда Luciniformes предварительно выдерживали в 40–50% этиловом спирте, для раскрытия аддуктора, в результате их слабой мацерации (Корнюшин, 1996; Старобогатов и др., 2004).

При установлении видовой принадлежности моллюсков использовали общепринятые отечественные и зарубежные определители:

- Пресноводные моллюски СССР (Жадин, 1933);
- Сем. Unionidae Фауна СССР Моллюски (Жадин, 1938);
- Моллюски пресных и солоноватых вод СССР (Жадин, 1952);
- Фауна Армянской ССР. Моллюски (Акрамовский, 1976);
- Определитель пресноводных беспозвоночных европейской части СССР (Кутикова, Старобогатов, 1977);
- Двустворчатые моллюски надсемейства Pisidiodea Палеарктики (Корнюшин, 1996);
- Die Süßwassergastropoden Nord-Und Mitteleuropas, Bestimmungsschlüssel, Lebensweise, Verbreitung (Gloer, 2002);
- Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий (Старобогатов и др., 2004);
- Моллюски семейства прудовиков Европы и Северной Азии (Круглов, 2005);
- Моллюски Урала и прилегающих территорий. Семейство Прудовиковые Lymnaeidae (Хохуткин, Винарский, Гребенников, 2009);

– Определитель пресноводных брюхоногих моллюсков Западной Сибири (Андреева, Андреев, Винарский, 2010).

При составлении общего систематического списка моллюсков пользовались общепринятой классификацией, предложенной Я.И Старобогатовым с соавторами в 2004 г. (Старобогатов и др., 2004).

Для уточнения видовой принадлежности отдельных представителей обращались за консультациями к ведущим в этой области специалистам страны: чл.-корр. РАН, д.б.н., В.В Богатову (Биолого-почвенный институт ДВО РАН, г. Владивосток), к.б.н. П.В. Кияшко (Зоологического института РАН г. Санкт-Петербург), к.б.н. Ю.В. Сачковой (СамГУ г. Самара), к.б.н. Е.П. Загорской (ТГУ г. Тольятти).

Для анализа степени развития пресноводных моллюсков в разнотипных водоемах, кроме видового богатства, численности (N , экз./м²) и биомассы (B , г/м²), учитывали следующие показатели:

– индекс частоты встречаемости (Шитиков, Розенберг, Зинченко, 2003) рассчитанный по формуле:

$$P_i = m_i / M$$

где, m_i – число проб в которых был найден i – вид, M – общее число проб.

Для некоторых формул использовали среднее отношение, тогда формула выглядела следующим образом:

$$P_i = m_i / M * 100\%$$

К широко распространенным (или руководящим) мы отнесли те виды моллюсков, встречаемость которых составляла $\geq 50\%$; виды, встречаемость которых не превышает 10%, мы считали редкими (Методика изучения..., 1975).

– индекс Палия-Ковнацки (отдельно для численности и отдельно для биомассы) (Палий, 1961; Kownacki, 1971), для оценки комплексов доминирующих видов, рассчитанный по формуле:

$$d_{iN} = 100 * P_i * N_i / N_s$$

где, d_{iN} – индекс доминирования по численности, P_i – встречаемость, N_i – число особей i -го вида, N_s – общее число особей в биоценозе.

Для оценки биомассы формула выглядела следующим образом:

$$d_{iB} = 100 * P * B_i / B_s$$

где, d_{iB} – индекс доминирования по численности, P_i – встречаемость, B_i – биомасса особей i -го вида, B_s – общая биомасса особей в биоценозе. Для характеристики видового комплекса нами были выделены доминанты $10 \leq D_i \leq 100$ и второстепенные члены $1 \leq D_i \leq 10$.

– индекс видового разнообразия Шеннона (по численности – бит/экз. и по биомассе – бит/г) (Шеннон, 1963) определяющий степень сложности биологических систем, рассчитывали следующим логарифмическим выражением для численности:

$$HN = - \sum_{i=1}^k \frac{n_i}{N} / \log_2 \frac{n_i}{N}$$

где, H_N – разнообразие численности в битах, n_i – численность i -го вида, N – суммарная численность видов в биоценозе.

Для учета биомассы формула выглядела следующим образом:

$$HB = - \sum_{i=1}^k \frac{b_i}{B} / \log_2 \frac{b_i}{B}$$

где, H_B – разнообразие биомассы в битах, b_i – биомасса i -го вида, B – суммарная биомасса видов в биоценозе.

– индекс видового сходства Чекановского-Серъенсена (Czekanowski, 1909; Sørensen, 1948) применяли для определения общности видового состава, рассчитанный по формуле:

$$Ks = \frac{2C}{A + B}$$

где, K_s – индекс видового сходства Чекановского-Серъенсена, A – множество видов отсутствующих в 1 биоценозе, B – множество видов отсутствующих во 2 биоценозе, C – множество видов общих для 1 и 2 биоценоза.

Для определения показателей видового разнообразия от выборочного усилия с использованием различных алгоритмов рандомизации (Burnham, Overton, 1978; Smith, Belle, 1984; Chao, 1984; 1987) использовали различные модели:

– алгоритм Jackknife 2:

$$\hat{S}_m^2 = S_{obs} + 0.5\{[Q_1 * (2m - 3)]/m - [Q_2 * (m - 2)^2]/[m(m-1)]\}$$

где, S_{obs} – суммарное число видов, m – количество независимых гидробиологических проб, Q_1 и Q_2 - значение суммарных потерь;

– алгоритм Chao 2:

$$\hat{S}_m^{Chao2} = S_{obs} + 0.5Q_1/Q_2$$

с теми же обозначениями, что и в предыдущей формуле;

– алгоритм Bootstrap:

$$\hat{S}_m^{boot} = S_{obs} + \sum_{j=1}^{S_{obs}} (1 - p_j)^2$$

где, p_j – доля проб содержащих j – вид.

Многомерный статистический анализ возможного отклонения таксономического разнообразия ценоза от ожидаемого уровня, в отношении общего списка видов пресноводных моллюсков, выполнен с использованием индексов таксономической отличительности AvTD ($\Delta+$) и VarTD ($\Delta+$) (Warwick, Clarke, 2001; Петров, Неврова, 2004; Неврова, 2013).

Вначале для всех исследуемых водоемов были созданы первичные матрицы наличия/отсутствия (1/0) видов. С последующей агрегацией каждого из региональных первичных матриц вдоль таксономического древа по последовательно возрастающим иерархическим уровням (согласно Линнеевской классификации): вид, род, семейство, отряд, класс, тип (Старобогатов и др., 2004).

Затем на основе этой матрицы были рассчитаны индексы:

– Δ^+ (индекс средней таксономической отличительности AvTD):

$$\Delta^+ = \left[\sum \sum_{i < j} \omega_{ij} \right] / [S(S - 1)/2]$$

где, S – число видов, ω_{ij} – таксономическая длина между видами i и j ;

– Λ^+ (индекс вариабельности VarTD):

$$\Lambda^+ = \left[\sum \sum_{i < j} (\omega_{ij} - \Delta^+) \right] / [S(S - 1)/2]$$

Анализ влияние экологических факторов среды на распределение и развитие моллюсков проводили с помощью канонического анализа соответствий (CCA) (ter Braak, Smilauer, 2002). Для этого расчет логарифмических рядов выполнен согласно:

- индексу плотности населения в пробах (Шитиков, Розенберг, Зинченко, 2003):

$$D = \ln \sqrt{(N + 1)(B + 1)}$$

где, D – индекс плотности населения, N – численность, B – биомасса.

Статистическая обработка проводилась с использованием программ: Microsoft Excel 2010, Canoco 4.5, Past 3.0, Statistica 10, Primer 5.2, Estimates 9.0.

Для графической иллюстрации результатов использовали программы: Adobe Photoshop CS6, диспетчер рисунков Microsoft Office 2010, Paint, Sigma Plot 12.5, Dendroscope 3.

ГЛАВА 2. ХАРАКТЕРИСТИКА ВОДОЕМОВ И ВОДОТОКОВ

Основные сведения для характеристики физико-географических условий, в которых формируется малакофауна, взяты нами из следующих работ: Ресурсы поверхностных вод СССР: Гидрологическая изученность. Т. 12. Нижнее Поволжье и Западный Казахстан, (1966); Волга и ее жизнь, (1978); Куйбышевское водохранилище, (1983); Голубая книга Самарской области: Редкие и охраняемые гидробиоценозы, (2007); Кадастр рек Самарской области, (2008); Географическое краеведение Самарской области. Ч. 1: История и природа, (2009); Эколого-фаунистическая характеристика хирономид (Diptera, Chironomidae) малых рек бассейна Средней и Нижней Волги (Атлас), (2011).

Самарская область расположена в глубине европейской части России, поэтому ее климат характеризуется как континентальный умеренных широт. Его особенностью является засушливость, высокая континентальность и большая межгодовая изменчивость, особенно по количеству выпадающих осадков.

Регион расположен по обеим сторонам р. Волги, в ее среднем течении, занимает территорию 53.6 тыс. км². Протяженность границ с севера на юг составляет 335 км, с запада на восток – 315 км. На северо-западе граничит с Ульяновской областью, на юге – с Саратовской, на востоке – с Оренбургской, на севере – с Республикой Татарстан.

Река Волга делит территорию Самарской области на две неравные части: Высокое Правобережье и Низменное Левобережье (занимает 9/10 площади).

Современный рельеф Самарской области складывается под влиянием комплекса естественных процессов, в той или иной мере измененных деятельностью человека и техногенных процессов, непосредственного преобразования поверхностей и склонов. Эрозионные процессы, интенсивно развивавшиеся и до начала повсеместного освоения территории человеком, сформировали особый тип рельефа, известный под названием водноэрозионного долинно-балочного.

Куйбышевское водохранилище расположено в центральной части Среднего Поволжья (рис. 1). Является самым крупным долинным водохранилищем в Европе.

Водоохранилище относится к водоемам Средней Волги (Фортунатов, 1971). Доля мелководной зоны по сравнению с другими Волжскими водохранилищами относительно низка и составляет по разным оценкам от 10.5% (Буторин, Успенский, 1984, Буторин, 1986) до 15.0% (Экзерцев, 1983) от общей площади.

В Куйбышевском водохранилище выделено 8 плесов, отличающихся по глубинам, скорости течения, грунтам и биоценозам (Дзюбан, 1960).

Приплотинный плес, на котором проводились исследования, – замыкающее озеровидное расширение Куйбышевского водохранилища (табл. 2). Это самый глубокий плес водоема. Объем водной массы 6.859 м^3 , протяженность 35 км. К особенностям плеса относится наличие максимального подпора воды, временных обратных течений, обусловленных работой ГЭС (Широков, 1962).

На формирование уровня Приплотинного плеса оказывает воздействие перераспределение стока вышележащими волжскими и камскими водохранилищами и работа Волжского гидроузла (Жадин, Герд, 1961; Волга и ее жизнь, 1978).

В настоящее время наблюдается дестабилизация экосистемы водохранилища во многом связанная с антропогенной нагрузкой (Паутова, Номоконова, 1994; Тимохина, 2000).

Экологическое состояние водохранилища оценивается как удовлетворительное с умеренно-загрязненными и загрязненными водными массами. Площадь мелководий, занятых макрофитами незначительна и составляет 1% от общей. Чередование лет с высоким и низким уровнем воды создает в прибрежье неблагоприятные условия для развития водных растений (Курина, 2014).

Гидрологические характеристики изученных водохранилищ

Водоемы	Год наполнения	Площадь водного зеркала км ²	Длина км	Ширина км	Наибольшая глубина м	Средняя глубина м	Скорость течения м/с
Приплотинный плес (Куйбышевское водохранилище)	1957	397	35	12	41	8	0.15
Средний плес (Саратовское водохранилище)	1968	723	96	12	28	8	0.3
Кутулукское водохранилище	1935	2.15	13.7	2.5	16	4.7	0.1
Кондурчинское водохранилище	1981	6.93	7	2.5	11.5	3.81	0.1
Пестравское водохранилище	1963	4.82	10	0.07	6	3.5	0.1

Саратовское водохранилище одно из наиболее молодых в Волжском каскаде (рис. 1). Водохранилище руслового типа (Горин, 1972).

По геоморфологическим и гидрологическим особенностям в водохранилище выделяется три участка: верхний (от плотины ГЭС у г. Тольятти до с. Винновка) – близкий к речному типу; средний, с режимом лотических вод (от с. Винновка до с. Кашпир) и озерно-речными условиями на участке; нижний участок (от г. Сызрани до Балаковской ГЭС), характеризуемый водными массами озерного типа (Горин, 1972).

Саратовское водохранилище представляет собой неглубокий, хорошо прогреваемый водоем. Преобладают глубины до 10 м. (Сиденко, 1973). Оно не осуществляет значительного перераспределение стока и его режим определяется характером водохозяйственного использования Куйбышевского и Волгоградского водохранилищ. Водоем транзитный, основным регулятором стока воды является Куйбышевское водохранилище (Гидрометеорологический режим..., 1978).

Средний плес Саратовского водохранилища, где осуществлялся отбор проб (от с. Винновки до с. Кашпир) отличается незначительным, до 1 м, подъемом воды при весеннем паводке (табл. 2). Данный участок характеризуется озерно-речным режимом, который наиболее ярко проявляется после г. Октябряска. Хорошо выражена левобережная пойма, где сосредоточены старицы, протоки, заливные озера (Горин, 1972).

Кутулукское водохранилище создано на р. Кутулук (рис. 1), левобережном притоке р. Большой Кинель (табл. 2). Площадь водосбора – 889 км², протяженность береговой линии – 58 км. Питается водохранилище преимущественно за счет талых вод (89%) и речной воды (11%) (Соловьева, 2007).

Кондурчинское водохранилище образовано на базе р. Кондурча (рис. 1), правобережном притоке р. Сок. Расстояние от устья реки до гидроузла 253 км (табл. 2). При создании водохранилища зарегулирован водоток рр. Сок и Кондурчи. Площадь водосборного бассейна 388 км². Почвенный покров

образован выщелоченными и типичными среднегумусными и среднemosными черноземами суглинистого и механического состава.

Пестравское водохранилище создано на реке Большой Иргиз правобережном притоке Волгоградского водохранилища (рис. 1), в среднем ее течении (табл. 2). Расположено в Пестравском районе возле села Пестравка.

Река Сок левый притоком Саратовского водохранилища (рис. 1). Берет начало на западных склонах Бугульминско-Белебеевской возвышенности, в отрогах Южного Урала в Оренбургской области. Река протекает по широкой долине с возвышенным правым берегом по территории Сокских гор. Русло извилистое, на отдельных участках разделяющееся на рукава (табл. 3).

Глубина реки изменяется в широких пределах от 0.2–0.5 м в истоке до 2–5 м на остальном протяжении. Наиболее часто встречаются глубины порядка 2–4 м. Берега русла в большей степени крутые или обрывистые, с преобладающей высотой 2–3 м (Ляховская, Сергейчук, 2010).

Река принимает 91 приток, из которых 85 протекает по Самарской области. Самым крупным является р. Кондурча.

Питание реки в течение года осуществляется за счет стока, формирующегося в бассейне реки – это атмосферные осадки, накопившиеся в снежном покрове, и дождевые, а также подземные воды, поступающие из водоносных горизонтов осадочной толщи (Зенин, 1965; Почвы Куйбышевской..., 1985; Устинова, Матвеев, Ильина, 2001; Экологический паспорт..., 2007; Ляховская, Сергейчук, 2010). По химическому составу р. Сок относится к сульфатному классу (в период половодья – к гидрокарбонатному) кальциевой группы. Величина рН изменяется от 7.1 до 9.3. Минимальное содержание растворенного кислорода составляет 9.1–9.7 мг/л (Ежегодные данные..., 1990).

Река Байтуган правый приток р. Сок. Бассейн реки расположен в наиболее приподнятой северо-восточной части Самарской области – в Высоком Заволжье (рис. 1). Падение реки – 154 м, высота истока – 270 м; высота устья – 116 м.

Таблица 3

Гидрологические характеристики изученных рек

Водотоки	Площадь водосбора тыс. км ²	Длина км	Ширина м	Скорость течения м/с
Сок	11.87	375	5-150	0.8
Байтуган	0.14	22	15	1.2
Кондурча	4.56	297	8	0.6
Б. Черемшан	11.5	336	5-12	0.3
Самара	46.5	575	5-2000	0.5
Б. Кинель	15.2	440	5-100	0.6
Съезжая	1.63	108	4-500	0.1
Чапаевка	4.04	290	350	0.35
Уса	3.39	143	3-4000	0.3
Б. Иргиз	24	675	7-115	0.2
Кубра	0.6	40	15	0.1
Крымза	2.5	50	2-100	0.2
Кутулук	1.34	144	2-20	0.8
Чагра	3.36	251	1-50	0.1

Для водотока характерны небольшие глубины: от 0.1–0.3 м на перекатах до 0.5–0.7 м на плесах. Питание – родниковое (табл. 3).

По химическому составу вода р. Байтуган относится к гидрокарбонатному классу, кальциевой группе, имеет повышенную минерализацию (до 612 мг/л в период летней межени). Содержание растворенного кислорода находится в диапазоне 90–122% насыщения. По уровню активной реакции воды относятся к классу «нейтральные» или «слабощелочные» (величина рН изменяется от 7.0 до 7.9).

Река принимает 7 притоков длиной менее 10 км. Длина самого крупного из них (р. Кармалки) – 7 км.

Река Кондурча является самым крупным притоком р. Сок (рис. 1). Протекает по территории Низменного Заволжья и расположена на левобережье вдоль правого берега р. Сок. До нижнего течения реки тянутся Сокские горы. Река находится в районе умеренного увлажнения. Высота истока – 270 м. Падение реки составляет 154 м. Уклон реки 0.59 ‰ (табл. 3).

Река имеет преимущественно снеговое, в летний период – дождевое питание. По химическому составу воды относятся к разноразличной в различных участках гидрокарбонатно-кальциевой группе, имеют повышенную минерализацию – 870 мг/л. По гидробиологическим река относится к умеренно загрязненным водным объектам.

Река Большой Черемшан берет начало на западном склоне Бугульминско-Белебеевской возвышенности из родников (рис. 1), впадает в Куйбышевское водохранилище. Падение реки – 174 м, средняя высота водосбора – 134 м (табл. 3).

Русло реки слабоизвилистое, в период половодья деформируется. Средняя глубина на плесах 2–4 м, на перекатах 0.5–0.7 м. Берега сложены суглинистыми грунтами, умеренно крутые или крутые (15–16°), местами обрывистые. Средняя высота 1–3 м (наибольшая – 8 м). Дно реки песчано-илистое, местами с галькой.

Река характеризуется достаточно мутной водой. Питание в основном снеговое.

Вода реки имеет повышенную минерализацию (550–631 мг/л) в меженный период и малую (235 мг/л) – в период половодья. По химическому составу вода относится к гидрокарбонатному классу группе кальция. Для реки характерно повышенное содержание гидрокарбонатных ионов (до 384 кг/л). Кислородный режим в течение года удовлетворительный.

Река Самара берет начало на северных склонах Общего Сырта и является притоком Саратовского водохранилища (рис. 1). Протекая в районе пониженного увлажнения, относится к многоводным рекам. С правой стороны ее ограничивают возвышенности, а с левой на всем протяжении простираются пологие склоны. Имеет многочисленные озера, протоки и старицы (табл. 3).

Вода относится к гидрокарбонатному классу, кальциевой группе, но имеет повышенное содержание сульфат-ионов. Минерализация изменяется от 503.7 до 839.0 мг/л. Величина рН составляет 7.6–7.8.

Основными загрязняющими веществами в различные годы исследования являются нитриты, фенолы, нефтепродукты, хлорорганические пестициды.

Река принимает ряд притоков, из которых самыми крупными являются Большой Кинель и Съезжая.

Река Большой Кинель основная река Высокого Заволжья (рис. 1), правобережный приток р. Самара – впадает на расстоянии 52 км от устья. Глубина в русловой части не превышает 4 м. Долина реки асимметрична. Вода жесткая. Питание осуществляется за счет атмосферных осадков (табл. 3).

Река принимает 196 больших и малых притоков, из которых наиболее крупными являются реки Малый Кинель, Большой Толкай, Кутулук и Сарбай. Все они, как и основная река, имеют повышенную минерализацию и по химическому составу – гидрокарбонатно-кальциевые.

Река Съезжая левобережный приток р. Самара (рис. 1). Река расположена в степной зоне Сыртового Заволжья. Питание происходит за счет атмосферных осадков (табл. 3).

В последние годы произошло ухудшение качества воды в реке в связи с возрастанием среднегодовых концентраций азота (до 9 ПДК), соединений меди и цинка (7–3 ПДК). Регистрируется присутствие хлорорганических пестицидов (максимум – 4 ПДК). Максимальная концентрация среднегодового содержания взвешенных веществ составляет 109.0 мг/л (Государственный доклад..., 2008).

Река Чапаевка левый приток Саратовского водохранилища (рис. 1). Бассейн располагается в степной природно-сельскохозяйственной зоне и в двух почвенных районах: Сыртовая и Низменная степи Заволжья. Падение реки – 201 км, средний уклон – 8.0 ‰. Река имеет 15 притоков длиной менее 10 км. Самые крупные из них Петрушка, Ветлянка и Вязовка (табл. 3).

Сток формируется в основном за счет зимних осадков.

Вода реки в верховье относится к гидрокарбонатному классу, группе кальция, ниже г. Чапаевска преобладают хлориды и сульфаты. Минерализация изменяется от 347 мг/л в половодье до 2843 мг/л в осеннюю межень (Ежегодник качества..., 1988). Среднегодовые величины рН – 7.7, концентрация кислорода в устье реки может достигать критического состояния – 3.8 мг/л (49% насыщения).

Река Уса правобережный приток Куйбышевского водохранилища (рис. 1). Бассейн реки расположен в пределах Приволжской возвышенности, лесостепной физико-географической области Русской равнины. Берет начало из родников, расположенных в узкой, крутой, густозаселенной долине на Волжско-Свияжском водоразделе. Рельеф водосбора волнистый, местами пересечен крутыми и обрывистыми оврагами (табл. 3).

Долина реки пойменная. Склоны долины высотой 20–30 м пологие, супесчаные, рассечены оврагами, открытые.

Русло реки умеренно извилистое, слабо деформирующееся, зарастает водной растительностью. На расстоянии 23 км от устья наблюдается выход

грунтовых вод. В последние годы на расстоянии 22 км от устья река перекрыта земляной плотиной. Нижний участок речной долины превратился в залив Куйбышевского водохранилища.

Река Большой Иргиз является левым притоком Волгоградского водохранилища, впадая в него ниже Балаковской АЭС (рис. 1). Большой Иргиз берет свое начало на отрогах Общего Сырта, сильно петляя по широкой долине среди распаханной степи. Она протекает в пределах Синего, Среднего и Каменного Сырта Заволжской ландшафтной провинции степной зоны Русской равнины (табл. 3) (Атлас земель..., 2002; Папченков, Щербаков, Лапиров, 2003).

На реке расположено 2 крупных водохранилища: Сулакское (площадь водного зеркала – 20 км², объем – 0.115 км³) и Пугачевское (10 км² и 0.06 км³ соответственно). Всего в бассейне р. Б. Иргиз сооружено около 800 прудов и водохранилищ общим объемом 0.45 км³. Питает Саратовский оросительный канал. Основное питание река получает от таяния снегов (96%).

Река Кубра впадает в Саратовское водохранилище в южной части г. Сызрани (рис. 1). Истоки реки, которые находятся в Радищевском районе Ульяновской области, составляют Сухая Кубра и Студеная Кубра (табл. 3). В жаркое время пересыхает, становясь узким ручьем. Течение медленное. Протекает по территории двух областей Самарской и Ульяновской.

Река Крымза одна из малых рек впадающих в Саратовское водохранилище (рис. 1). Река берет свое начало вдоль Приволжской возвышенности заросшими сосновым лесом в 1.5 км юго-восточнее поселка Дружба из слоистых песчаников и конгломератов, слагающих склоны неглубокого оврага (табл. 3) (Зеленая книга, 1995). Протекает только по территории Самарской области. Прилегающая местность – открытая, волнистая равнина, умеренно пересеченная оврагами и балками. Долина неясно выражена. Русло прямолинейное, супесчаное, деформирующееся, чередующееся плесами и перекатами.

Река Кутулук левобережный приток реки Большой Кинель (рис. 1), ее устье находится в 68 километрах от устья реки Большой Кинель (табл. 3). Река

протекает в Самарской и Оренбургской областях. Берет начало на отрогах Общего Сырта в 2 км западнее с. Булгаково Оренбургской обл. Кутулук Средний уклон реки 1.4. Наиболее крупные притоки реки Кутулук: Тростянка, Печинка, Грачевка. Притоков длиной менее 10 км тридцать восемь, общей протяженностью 40 км. Густота речной сети 0.18 км/км². Водосбор представляет среднехолмистую равнину, пересеченную балками и оврагами, сложенную глинистыми и суглинистыми грунтами, растительность лесостепная.

Пойма прерывистая, чередующаяся по берегам, местами встречаются двухсторонняя, шириной от 60 м в верховье до 2 км в устье. В верховье река пересыхает. Постоянное течение начинается на 136 км от устья, выше с. Державино Оренбургской обл.

Глубина реки 0.4 м на перекатных участках, 1.0–1.5 м на плесах, Русло полностью зарегулировано водохранилищами и прудами. Питание реки осуществляется за счет осадков зимнего периода и выхода грунтовых вод.

Река Чагра берет начало на западных склонах Каменного Сырта у п. Чагорский Красноармейского р-на и протекает с востока на запад через Безенчукский и Хворостянский районы (рис. 1). Является левобережным притоком Саратовского водохранилища, впадая в него у с. Березовая Лука Саратовской обл. Общее падение 102 м, средний уклон 0.5 ‰, средняя высота водосбора 99 м (табл. 3). В верхнем течении русло имеет глубину 0.1–0.5 м. Максимальная глубина 5.0 м. Водосбор Чагры представляет волнистую равнину, пересеченную речными долинами, оврагами и балками.

Чагра имеет 11 притоков, из которых наиболее крупные Мужичий, Свинуха, Черненькая, Стерех. Все притоки имеют поверхностный сток только весной, а в остальное время года они пересыхают. Коэффициент извилистости речной сети Чагра составляет 1.89. Густота речной сети Чагры составляет 0.12 км/км². Средний расход воды 3.25 м³/с, максимальный 454 м³/с, минимальный 0.16 м³/с. Питание в основном за счет атмосферных осадков. Летом сильно пересыхает.

Озеро Круглое расположено в 1 км северо-западнее деревни Мордово Самарской области (рис. 1). Площадь водной поверхности озера 0.005 км², глубина 4 м. Оно представляет собой непроточный замкнутый водоем рельефного происхождения с илистым дном. По физико-химическому состоянию озеро характеризуется средне щелочной средой рН 8.57–9.15 (Кириленка, Шемонаев, 2013).

Озеро Солдатское находится в 0.8 км западнее села Мордово Самарской области (рис. 1). Площадь водной поверхности озера 0.13 км², глубина 5 м. По физико-химическому состоянию озеро характеризуется средне щелочной средой рН – 8.78. Это озеро имеет постоянное сообщение с западной стороны, с Саратовским водохранилищем.

Озеро Большое Васильевское расположено на окраине г.о. Тольятти (рис. 1), в нижней части долины бывшей реки Пискалы, впадавшей в Волгу. Озеро в нынешнем виде возникло относительно недавно, в 1950–1960-е годы после заполнения Куйбышевского водохранилища. Является самым старым из цепи Васильевских озер, существовавшее еще до заполнения Куйбышевского водохранилища. Оно также является самым крупным по площади в системе озер. Площадь водной поверхности озера 0.75 км², глубина 3.5 м. Озеро Б. Васильевское имеет высокую минерализации – 209 мг/л. По физико-химическому состоянию озеро характеризуется слабо и средне щелочной средой (рН = 7.35–9.42). Насыщением воды кислородом характеризуются (92–106%) (Эколого-геохимическая оценка..., 1987; Номоконова, Выхристюк, Тарасова, 2001).

Озеро Машкино 1 находится на пойменном участке левого берега Саратовского водохранилища в микрорайоне г.о. Тольятти п. Федоровка (рис. 1). Озеро образовано в результате подтопления местности паводковыми водами, и в течении года подпитывается родниками. Площадь водной поверхности озера 0.004 км², глубина 2 м. Грунт на всем озере однородный и представлен черными илами.

Озеро Казачье расположено на пойменном участке реки Большой Иргиз (рис. 1). Озеро находится рядом с хутором Караси, Балаковского района, Саратовской области. В половодье озеро соединяется с рекой Б. Иргиз, в ее устьевом участке, и Волгоградским водохранилищем. Площадь водной поверхности озера 0.4 км^2 , глубина 4 м. Вплотную к озеру прилегают сельскохозяйственные поля, поэтому на озеро антропогенное воздействие, связанное со стоком вредных соединений с полей. Длина озера составляет всего 1.5 км, ширина 0.16 км. Берега озера обрывистые, высотой до 3 м. Грунты озера илистые с незначительным запахом сероводорода. Прозрачность воды достигает 0.8 м.

Водоемы и водотоки, на которых осуществлялся сбор проб моллюсков, характеризуется различным комплексом абиотических и биотических факторов, что позволило нам наиболее полно описать состав малакофауны.

ГЛАВА 3. ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ СОСТАВ И ОЦЕНКА РАЗНООБРАЗИЯ МОЛЛЮСКОВ РАЗНОТИПНЫХ ВОДОЕМОВ

3.1. История изучения фауны моллюсков

Первый этап изучения моллюсков носил ярко выраженный инвентаризационно-фаунистический характер. Их сбор проводился, как правило, без учета данных по численности и биомассе, экологические характеристики мест находок при этом не учитывались.

Первые сведения по малакофауне Средней и Нижней Волги известны из работ П.С. Палласа (1773), которые проводились в рамках «комплексного описания природы Российской империя во всем ее необозримом многообразии». По результатам исследований (Паллас, 1773) была описана и изучаемая нами территория вдоль рек Сок, Б. Кинель и Самара и их притоков до самой Волги. За время работ П.С. Палласом было дано множество этнических, географических, минералогических, ботанических, зоологических и других описаний исследуемой местности. Основное внимание при описании биоты водотоков сводилось в основном к анализу ихтиофауны, кроме того, в работе присутствует упоминание о моллюсках:

– «бесчисленное множество чрезмерно мелких витых улиток одинакового вида и величины» (Паллас, 1773, с. 168);

– «Бируча которая протекает пространною на западной стороне степи впадает в Свягу. Сия речка примечательна и достойна не токмо жемчужными раковинами...» (Паллас, 1773, с. 212);

– «непроточные озерки... я не видел таких больших болотных раковин как в здешних озерах» (Паллас, 1773, с. 343).

Следует отметить, что им в работе впервые была описана (*Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771) (*Mytulus polymorphus*) найденная в реках Волга и Урал (Яик): «...еще маленькие раковинки особого рода, которые одна с другой

слипались на подобие связки, и сколь мне известно, они нигде больше не находятся, как только в Волге, Яике и Каспийском море» (Паллас, 1773, с. 541).

В настоящее время этот вид считается вселенцем в бассейне рр. Волги и Урала (Яик).

Далее малакофауна региона длительное время не изучалась, и только в начале XX в. вышла крупная работа А.Л. Бенинга (1924) по исследованию р. Волги. Свои работы он проводил на базе первой в Европе речной Волжской биологической станции, открытой в Саратове в 1900 г. (Волга и ее жизнь, 1978) .

Работы проводились и на территории изучаемого нами региона. В книге приведены подробные гидрологические, гидробиологические, гидрохимические характеристики р. Волга от истока до устья, с учетом сезонных изменений. Описаны станции сбора материала и применяемые орудия лова. Если пробы отбирались дночерпателем, то указывалось число пойманных на площадь экземпляров. Сбор материала проходил в разнообразных биотопах: на русле, литорали, в затонах, притоках и др. Однако автором при сборе материала учитывались лишь те формы, которые по его наблюдениям действительно обитали в данной природной области. В числе собираемого материала присутствовали и изучаемые нами организмы – моллюски. Весь собранный материал для более точной идентификации А.Л. Бенинг отправлял в г. Ленинград (г. Санкт-Петербург) В.А Линдгольму, крупнейшему специалисту-малакологу того времени.

По результатам совместной деятельности на территории региона было зарегистрировано 14 видов моллюсков: *Acroloxus lacustris* (Linnaeus, 1758), *Viviparus viviparous* (Linnaeus, 1758), *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771), *Bithynia tentaculata* (Linnaeus, 1758), *Codiella leachi* (Sheppard, 1823), *Anodonta piscinalis* (Nilsson, 1822), *Colletopterum anatinum* (Linnaeus, 1758), *Unio tumidus* (Philipsson in Retzius, 1788), *Unio pictorum* (Linnaeus, 1758), *Sphaerium rivicola* (Lamarck, 1818), *Sphaerium solidum* (Normand, 1844), *Sphaerium corneum* (Linnaeus, 1758), *Pisidium supinum* (A. Schmidt, 1851), *Pisidium henslovianum* (Sheppard, 1823).

В работе В.И. Жадина (1948) приведены данные комплексных исследований бентоса, с разделением биотопов в зависимости от типа грунта и распределением в них бентосных организмов. Кроме общего видового разнообразия приведены данные по численности и биомассе найденных организмов. На территории изучаемого нами региона работы проводились на одной станции (створ № 18) в районе Жигулевских гор. В.И. Жадиным были найдены те же виды моллюсков, что и А.Л. Бенингом (Бенинг, 1924). В других своих работах В.И. Жадин (1933; 1938; 1952) приводит таксономический состав пресноводных моллюсков всего Волжского бассейна без указания конкретных мест их обнаружения.

В результате к моменту окончания первого периода, связанного с накоплением данных, состав пресноводных моллюсков на изучаемой нами территории был крайне скуден и насчитывал всего 14 видов. Список малакофауны был изначально предложен А.Л. Бенингом (1924), а дальнейшие исследователи только подтверждали этот видовой состав. Возможно, столь низкое видовое богатство малакофауны связано со слабой степенью изученности региона.

Второй этап изучения малакофауны связан с образованием на Волге каскада водохранилищ и открытием целого ряда научно-исследовательских учреждений (Татарское отделение ГосНИОРХ, Саратовское отделение ГосНИОРХ, ИБВВ, ИЭВБ и др.). Основной объем материала был собран именно в этот период. Особенностью исследований того времени, была комплексность работ с целью инвентаризации биоты Волжского бассейна. Поэтому проводился сбор всего макрозообентоса, с дальнейшим его разделением на отдельные группы организмов, в том числе и моллюски.

К одной из первых работ, проведенных на территории изучаемого нами региона, после создания Куйбышевского водохранилища, относится статья Г.В. Аристовской (1958). В ней приведены данные, полученные при анализе сборов бентоса в образовавшемся Приплотинном плесе Куйбышевского водохранилища,

в котором был обнаружен моллюск *Valvata piscinalis* (Mueller, 1774) ранее не регистрируемый на этой территории.

В этот период работы по изучению малакафауны Волжского бассейна велись достаточно активно, однако упоминаемая в них фауна моллюсков либо совпадала с приведенными ранее данными, либо в них отсутствовало точное указание место обнаружения конкретного вида, что не позволяет нам их использовать (Аристовская, 1945; 1956; 1958 а; 1964; Ляхов, 1960; 1961; 1974; Мордухай-Болтовской, 1961 и др.).

Результатом многолетних исследований можно назвать сводную работу под редакцией Ф.Д. Мордухай-Болтовского (Волга и ее жизнь, 1978). Основная часть книги посвящена биологии Волги, однако для характеристики среды обитания дается и ее физико-географические, гидрологические, гидрохимические и другие характеристики. В этой работе приведен весь список найденных в р. Волге пресноводных моллюсков, однако не указывается их точное место обнаружения, что не дает нам возможности использовать эти данные.

Вклад в изучение малакофауны региона внесли сотрудники Куйбышевской биологической станции ИБВВ, а затем ИЭВБ РАН. Биоразнообразие бентоса вообще, и моллюсков в частности на территории области стало проводиться достаточно активно. Большой вклад в изучение бентоса региона внесли сотрудники лаборатории вторичных продуцентов под руководством В.И. Попченко, и коллектив лаборатории экологии малых рек под руководством Т.Д. Зинченко. Наиболее хорошо были изучены следующие группы бентосных организмов: хирономиды, олигохеты, ракообразные (Ляхов, 1967; Бородич, Бородич, Гавлена, 1970; Любин, Ляхов, 1974; Константинов, Митропольский, Попченко, Соколова, 1984; Зинченко, Головатюк, Марченко, 1997 и др.). При изучении бентоса в этот период было зарегистрировано 2 новых для региона вида моллюсков: *Gyraulus gredleri* (*Anisus acronicus*) (Gredler, 1860), *Valvata cristata* (Mueller, 1774) (Попченко, 1981).

Среди всей фауны моллюсков в ИЭВБ РАН наибольшее внимание уделялось Понто-Каспийскому виду-вселенцу *D. polymorpha*. Его изучением занимались В.И. Ляхов, В.П. Михеев, М.Я. Кирпиченко, П.И. Антонов и др. Ими было опубликовано множество работ по биологии и экологии этого вида как на территории исследуемого нами региона, так и за его пределами (Ляхов, 1961; Кирпиченко, 1964; Михеев, 1964; Антонов, 1983 и др.).

Работы Е.П. Загорской (1983; 1987; 2009 и др.) были направлены на изучение моллюсков отряда Luciniformes. В результате исследований автора был значительно расширен список пресноводных моллюсков региона. Всего Е.П. Загорской был зарегистрирован 41 вид моллюсков, 37 из которых ранее не отмечались в водоемах исследованного региона: *Amesoda draparnaldi* (Clessin, 1879), *A. scaldiana* (Normand, 1844), *A. subsolida* (Clessin, 1888), *Musculium lacustre* (Müller, 1774), *Cingulipisidium nitidum* (Jenyns, 1832), *Pisidium amnicum* (Mueller, 1774), *Pisidium inflatum* (Muehlfeld in Porro, 1838), *P. pussilum* (Jenyns, 1832), *Neopisidium moitessierianum* (Paladilhe, 1866), *N. torquatum* (Stelfox, 1918), *Europisidium alpinum* (Odhner, 1938), *E. tenuilineatum* (Stelfox, 1918), *Tetragonocyclus milium* (Held, 1836), *Henslowiana dupuiana* (Normand, 1854), *H. ostroumovi* (Pirogov et Starobogatov, 1974), *H. suecica* (Clessin in Westerlund, 1873), *H. difficilis* (Pirogov et Starobogatov, 1974), *H. conica* (Baudon, 1857), *Pulchelleuglesa pulchella* (Jenyns, 1832), *Euglesa casertana* (Poli, 1791), *E. acuminata* (Clessin in Westerlund, 1873), *E. fossarina* (Clessin in Westerlund, 1873), *E. ponderosa* (Stelfox, 1918), *E. personata* (Malm, 1853), *E. rivularis* (Clessin, 1879), *Roseana globularis* (Clessin in Westerlund, 1873), *R. rosea* (Scholtz, 1843), *Pseudeupera humerosa* (Pirogov et Starobogatov in Timm, 1975), *P. volgensis* (Pirogov et Starobogatov, 1975), *P. tenuisculpta* (Pirogov et Starobogatov, 1975), *P. subtruncata* (Malm, 1855), *Cyclocalyx obtusalis* (Lamarck, 1818), *Hiberneuglesa hibernica* (Westerlund, 1894), *Cingulipisidium fedderseni* (Westerlund, 1890), *C. nitidum* (Jenyns, 1832), *C. crassum* (Stelfox, 1918), *C. bogemica* (Westerlund, 1890).

Сотрудниками лаборатории экологии малых рек ИЭВБ РАН проводились работы по изучению бентоса различных рек Средней и Нижней Волги: Сок, Сосновка, Камышла, Байтуган, Черновка, Хорошенькая, Большой Черемшан, Самара, Большой Кинель, Ток, Съезжая, Чапаевка, Уса, Маза, Муранка, Тайдаков (Зинченко, 2002; Головатюк, 2005 и др.). Наиболее полные сведения о составе бентоса приведены в работах по рекам Чапаевка, Сок и ее притоков (Зинченко, Головатюк, Марченко, 1997; Зинченко, Головатюк, 2000; 2007 а; Крикунова, 2001; Головатюк, 2003 а; б; 2005; Зинченко, Антонов, 2005; Сачкова, Левина, 2005; Особенности пресноводных экосистем..., 2011; Чужекова, 2011 и др.). За время исследований было зарегистрировано 57 видов моллюсков, 33 из которых приводятся впервые для исследованной территории: *Lymnaea stagnalis* (Linnaeus, 1758), *L. auricularia* (Linnaeus, 1758), *L. palustris* (Mueller, 1774), *L. truncatula* (Mueller, 1774), *L. intermedia* (Lamarck, 1822), *L. ovata* (Draparnaud, 1805), *L. peregra* (Mueller, 1774), *Marstoniopsis steini* (Martens, 1858), *Contectiana contecta* (Millet, 1813), *Planorbis planorbis* (Linnaeus, 1758), *Anisus contortus* (Linnaeus, 1758), *A. laevis* (Alder, 1838), *A. spirorbis* (Linnaeus, 1758), *Planorbarius corneus* (Linnaeus, 1758), *Ancylus fluviatilis* (Mueller, 1774), *Cincinna ambigua* (Westerlund, 1878), *C. pulchella* (Studer, 1820), *Valvata planorbulina* (Paladilhe, 1862), *Oxyloma elegans* (Risso, 1826), *Succinea putris* (Linnaeus, 1758), *Physa fontinalis* (Linnaeus, 1758), *Lithoglyphus naticoides* (C. Pfeiffer, 1828), *Theodoxus astrachanicus* (Starobogatov in Starobogatov, Filchakov, Antonova et Pirogov, 1994), *Unio rostratus* (Lamarck, 1799), *Crassiana crassa* (Philipsson in Retzius, 1788), *Pseudanodonta complanata* (Rossmuessler, 1835), *Anodonta cygnea* (Linnaeus, 1758), *Dreissena bugensis* (Andrusov, 1897), *Adacna colorata* (Eichwald, 1829), *Amesoda solida* (Normand, 1844), *Euglesa nitida* (Jenins, 1832), *Musculium creplini* (Dunker, 1845), *M. hungaricum* (Hazay, 1881).

Наиболее полные сведения по фауне пресноводных моллюсков исследованной территории содержатся в работе В.П. Ясюка (2005), который

приводит список из 100 видов. Однако, использовать данные этого автора не представляется возможным по следующим причинам:

– во-первых, для некоторых моллюсков не указывается место обнаружения (водоем);

– во-вторых, для 38 из 100 видов, приведенных в его определителе, указывается, что «местообитания в Самарской области не известно»;

– в-третьих, вызывает сомнение точность определения отдельных видов – в частности, *Lymnaea glabra* (Muller, 1774), который по современным данным на территории России не встречается вообще (Старобогатов и др., 2004).

В работе А.В. Виноградова (2006) для территории Самарской области указывается 89 видов моллюсков. После просмотра его коллекции, находящейся в Зоологическом институте РАН (г. Санкт-Петербург) и уточнения видовой принадлежности моллюсков проводились совместно с член.-корр. РАН В.В. Богатовым, выяснилось, что виды в сборах Виноградова определены не точно.

В связи с этим сведения В.П. Ясюка (2005) и А.В. Виноградова (2006) при составлении общего списка малакофауны нами не учитывались.

Таким образом, в результате более чем за 200 летний период, в составе малакофауны Средней и Нижней Волги зарегистрировано 87 видов пресноводных моллюсков.

3.2. Современный состав малакофауны

Биологическое разнообразие – одно из центральных фундаментальных понятий в комплексе биологических дисциплин: ботанике, зоологии, экологии и др. Среди основных направлений изучения биологического разнообразия следует, прежде всего, выделить задачу его инвентаризации (Чернов, 1991).

Видовой состав – важный показатель, по которому можно судить о проявлениях многообразных факторов, определяющих жизнь сообщества. Фаунистические исследования являются необходимым звеном для определения структурных и функциональных характеристик сообществ макрозообентоса, а

также используются с целью оценки состояния пресноводных экосистем (Головатюк, 2005).

В связи с этим при любых экологических исследованиях не обойтись без подробного анализа видового состава сообщества (Жадин, 1933; Гусаков, 2007).

В результате исследований, проведенных нами на различных водоемах за период 2012–2014 гг., было зарегистрировано 113 видов пресноводных моллюсков, относящихся к 2 классам, 8 отрядам, 17 семействам и 47 родам (табл. 4). В составе фауны моллюсков установлены виды, ранее не регистрируемые на исследуемой территории. Всего для региона найдено 43 новых вида моллюсков, что составляет 38% от числа всех зарегистрированных таксонов.

В таксономическом списке присутствует 2 вида моллюсков, относящиеся к наземным (*O. elegans*, *S. putris*), которые являются гигрофилами (Шилейко, Лихарев, 1986; Сачкова, Левина, 2005; Стойко, Булавкина, 2010) и регистрировались нами практически в половине собранных проб.

В составе зарегистрированных таксонов было найдено 5 моллюсков-вселенцев. Из них 4 вида относятся к Понто-Каспийскому фаунистическому комплексу (*T. astrachanicus*, *D. polymorpha*, *D. bugensis*, *A. colorata*) и один к Понто-Азовскому (*L. naticoides*).

Нами в р. Съезжая в единичных экземплярах найдены представители двустворчатых моллюсков рода *Euglesa* sp. 1 и *Euglesa* sp. 2, определить которые по ключам, предложенным в современных определителях, не удалось. Они обнаружены на русле, в верхнем участке реки в начале июня 2013 г. на глубине 1.6 м, где скорость течения была низкая и составляла <0.1 м/с, при температуре 21 °С, субстратом для них служил песчанистый грунт, с примесью гравия.

Таблица 4

Видовой состав и распределение моллюсков в водоемах и водотоках Средней и Нижней Волги

Виды	Водохранилища					Озера					Реки													
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24
Gastropoda																								
Отряд Lymnaeiformes																								
Сем. Acroloxidae																								
<i>Acroloxus lacustris</i> (Linnaeus, 1758)		+					+					+	+		+		+	+			+	+		+
Сем. Lymnaeidae																								
<i>Lymnaea stagnalis</i> (Linnaeus, 1758)	+	+				+	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+	+	+	+		+	+
*** <i>L. fragilis</i> (Linnaeus, 1758)		+					+	+				+		+		+	+	+	+		+		+	
<i>L. auricularia</i> (Linnaeus, 1758)	+	+				+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+
*** <i>L. monnardi</i> (Hartmann, 1841)														+										
<i>L. intermedia</i> (Lamarck, 1822)		+												+		+						+		+
*** <i>L. fontinalis</i> (Studer, 1820)		+				+					+	+		+			+		+		+		+	
<i>L. ovata</i> (Draparnaud, 1805)		+				+	+					+		+	+	+	+	+	+		+	+	+	+
<i>L. palustris</i> (Mueller, 1774)		+				+	+						+	+		+	+				+	+	+	+
*** <i>L. atra</i> (Schranck, 1803)		+				+	+						+	+							+			+
<i>L. truncatula</i> (Mueller, 1774)	+	+					+	+			+	+			+			+	+		+	+	+	+
*** <i>L. corvus</i> (Gmelin, 1791)		+				+	+						+				+		+					+
*** <i>L. lagotis</i> (Schranck, 1803)		+														+								
*** <i>L. danubialis</i> (Schranck, 1803)						+																		
<i>L. peregra</i> (Mueller, 1774)											+													
*** <i>L. patula</i> (Da Costa, 1778)												+												
*** <i>L. turricula</i> (Held, 1836)																					+			
Сем. Planorbidae																								
<i>Planorbis planorbis</i> (Linnaeus, 1758)						+	+				+		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
*** <i>P. carinatus</i> (Mueller, 1774)		+											+											
*** <i>Anisus vortex</i> (Linnaeus, 1758)		+				+	+	+		+	+	+	+	+		+			+	+		+	+	
*** <i>A. albus</i> (Mueller, 1774)		+				+	+	+		+	+	+	+	+		+	+	+		+	+	+	+	
<i>A. laevis</i> (Alder, 1838)	+						+				+				+	+	+		+	+	+	+	+	
<i>A. contortus</i> (Linnaeus, 1758)		+					+				+	+			+					+	+			
<i>A. spirorbis</i> (Linnaeus, 1758)						+						+	+								+		+	
*** <i>A. stroemi</i> (Westerlund, 1881)						+					+									+	+	+		

Продолжение табл. 4

<i>H. ostroumovi</i> (Pirogov et Starobogatov, 1974)													+						+			+	+		+	+
<i>H. supina</i> (Schmidt, 1850)		+											+	+		+	+	+	+	+				+	+	+
<i>Cingulipisidium nitidum</i> (Jenyns, 1832)		+				+							+	+	+									+	+	+
<i>C. fedderseni</i> (Westerlund, 1890)													+	+										+	+	
<i>C. crassum</i> (Stelfox, 1918)																								+	+	
<i>Roseana rosea</i> (Scholtz, 1843)													+	+												+
<i>R. globularis</i> (Clessin in Westerlund, 1873)														+											+	
*** <i>Tetragonocyclus tetragona</i> (Normand, 1854)																										+
Всего:113	13	51	7	4	4	33	34	18	4	14	46	53	27	45	36	49	50	31	19	42	56	16	55	42		

Примечание: * – вид вселенец; ** – наземный вид; *** – вид впервые зарегистрированный для региона. 1. Приплотинный плес (Куйбышевское водохранилище); 2. Средний плес (Саратовское водохранилище); 3. Кутулукское водохранилище; 4. Кондурчинское водохранилище; 5. Пестравское водохранилище; 6. оз. Круглое; 7. оз. Солдатское; 8. оз. Казачье; 9. оз. Б. Васильевское; 10. оз. Машкино 1; 11. р. Б. Черемшан; 12. р. Кондурча; 13. р. Уса; 14. р. Б. Кинель; 15. р. Кутулук; 16. р. Самара; 17. р. Съезжая; 18. р. Чагра; 19. р. Кубра; 20. р. Крымза; 21. р. Сок; 22. р. Байтуган; 23. р. Чапаевка; 24. р. Б. Иргиз.

Из зарегистрированных нами моллюсков 56 видов (49%) относятся к классу *Gastropoda* и 57 (51%) – к классу *Bivalvia*. Наблюдается явное преобладание подкласса легочных моллюсков – 46 видов (82% от всех брюхоногих) над представителями подкласса переднежаберных – 10 видов (18%). Среди двустворчатых наибольшим числом видов был представлен отряд *Luciniformes* 38 (67%).

Сравнительный анализ видового состава на уровне семейств показывает, что наибольшее видовое богатство отмечалось в сем. *Euglesidae* – 23 (рис. 2); несколько ниже этот показатель в сем. *Planorbidae* – 21; в остальных случаях число видов изменялось от 16 (*Lymnaeidae*, *Unionidae*) до 1 (*Acroloxidae*, *Neritidae* и др.) (рис. 2).

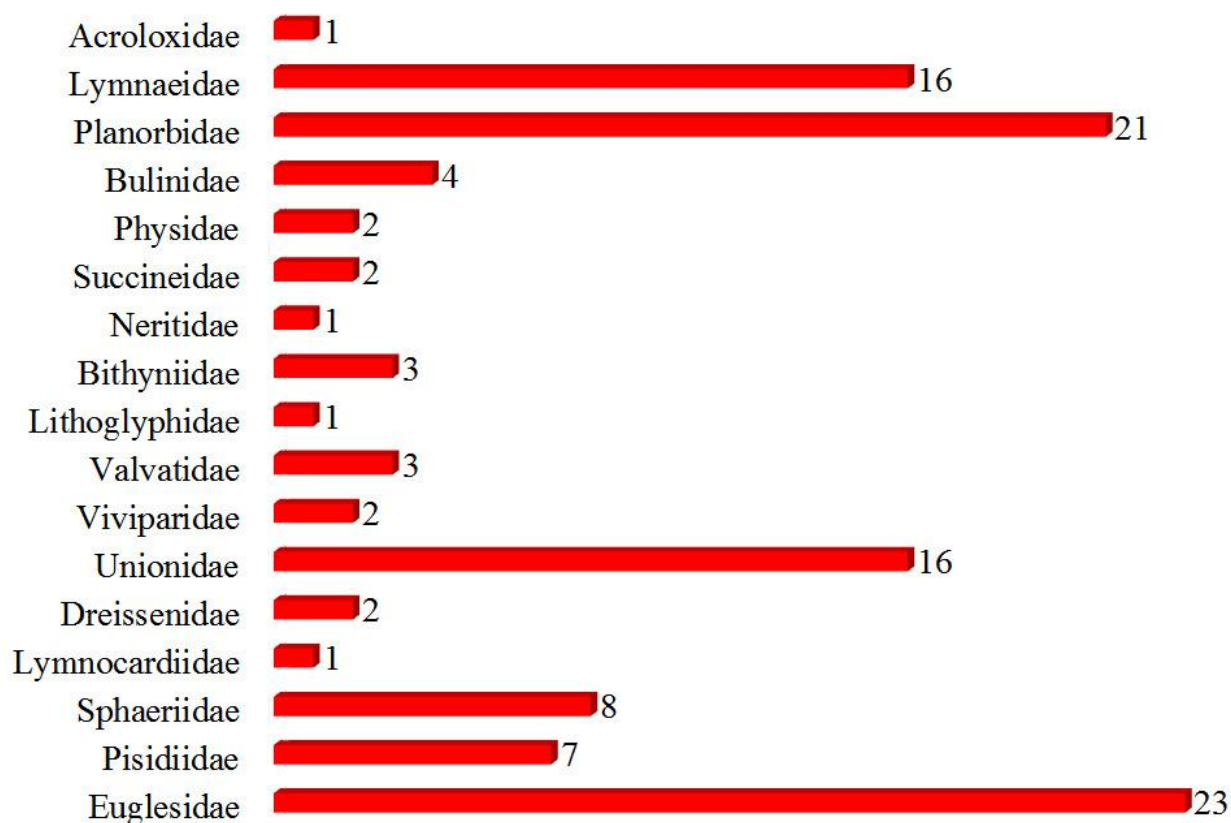


Рис. 2. Соотношение семейств малакофауны Средней и Нижней Волги по числу видов.

Широко распространенными (частота встречаемости $\geq 50\%$) видами в водоемах Средней и Нижней Волги являются моллюски: *V. viviparus* (встречаемость 88%), *U. pictorum* (75%), *L. auricularia* (83%); *L. stagnalis*, *B. tentaculata* (79); *C. piscinale* (71); *A. albus*, *C. piscinalis* (67); *U. rostratus*, *D. polymorpha* (63), *L. ovata* (58); *E. fossarina*, *H. dupuiana* (54); *L. fragilis*, *L. truncatula*, *A. vortex*, *A. laevis*, *R. rivicola*, *E. acuminata* (50).

К редким (частота встречаемости $< 10\%$) видам можно отнести *L. monnardi*, *L. danubialis*, *L. peregra*, *L. patula*, *L. turricula*, *A. septemgyratus*, *A. acronicus*, *A. crista*, *S. clessini*, *H. diaphanella*, *V. cristata*, *U. protractus*, *C. crassa*, *E. alpinum*, *E. sp.1*, *E. sp.2*, *H. hibernica*, *T. tetragona*.

В наших исследованиях не встретились некоторые моллюски, обнаруженные ранее другими авторами: *C. anatinum* (Бенинг, 1924); *M. creplini*, *V. planorbulina* (Зинченко, Головатюк, Марченко, 1997); *C. ambigua* (Головатюк 2005); *H. difficilis*, *C. obtusalis*, *T. milium*, *C. bohémica*, *P. tenuisculpta*, *P. volgensis*, *P. humerosa*, *E. rivularis*, *P. pusillum*, *P. nitidum*, *M. lacustre*, *A. subsolida* (Загорская, 2009); *M. steini* (Головатюк, 2011). Из 17 видов, не зарегистрированных нами, 3 относятся к классу брюхоногих моллюсков и 14 к классу двустворчатых.

Всего для различных водоемов и водотоков Средней и Нижней Волги в настоящее время известно 130 видов пресноводных моллюсков, из которых 113 видов были встречены нами, 17 видов зарегистрированы ранее другими авторами. Среди найденных моллюсков 56 видов принадлежит классу брюхоногих моллюсков и 57 видов к классу двустворчатых. Наибольшее число видов зарегистрировано у двустворчатых моллюсков сем. Euglesidae – 23. Чаще других встречались два вида моллюсков: *V. viviparus* (88%) из класса брюхоногих и *U. pictorum* (75%) из класса двустворчатых. Редкими являются 18 видов моллюсков.

3.3. Интерполируемый и экстраполируемый анализ

видового богатства моллюсков

Обсуждение вопросов распространения моллюсков по разнотипным водоемам исследуемой области, не имея точного представления о полноценности изученного видового богатства, не представляется возможным.

Точечная оценка видового богатства различных групп животных в пространственно-временных координатах является фундаментальной задачей изучения экосистем и наиболее существенным параметром контроля экологических изменений (Karr, 1991; Rosenberg, Resh, 1993). Для каждого локального места обитания существует видовой фонд (пул видов) – группа видов, обитающих в пределах определенной области и потенциально способных существовать в этих сообществах (MacArthur, Wilson, 1963; Taylor, Aarssen, Zochle, 1990).

Согласно глобальной модели видового разнообразия (Ricklefs, Schuller, 1993), региональный пул видов определяется соотношением скоростей двух процессов: появлением новых видов, преимущественно вследствие колонизации, и исчезновением видов в результате воздействия совокупности факторов (Особенности пресноводных экосистем..., 2011). Считается, что скорость видообразования возрастает прямо пропорционально числу видов, присутствующих в данной области и со временем стабилизируется на одном уровне из-за сокращения экологических возможностей для появления новых видов (Шитиков, Зинченко, Розенберг, 2011).

Нами при помощи непараметрических методов была предпринята попытка определить полное количество видов моллюсков, которое может обитать в данном регионе, и какое количество видов не было обнаружено.

Для оценки числа «скрытых» видов общего экстраполируемого видового богатства сообщества моллюсков были построены кривые накопления видов по трем алгоритмам: Jackknife 2 (Burnham, Overton, 1978), Chao 2 (Chao, 1984; 1987), Bootstrap (Smith, Belle, 1984), и интерполируемая кривая разряжения Колуэлла-

Мао (Colwell, Mao, Chang, 2004) проходящая непосредственно по эмпирическим данным накопления видов.

На рисунке 3 представлены асимптотические кривые экстраполяции видового богатства моллюсков, построенные в зависимости от выборочного усилия (число проб).

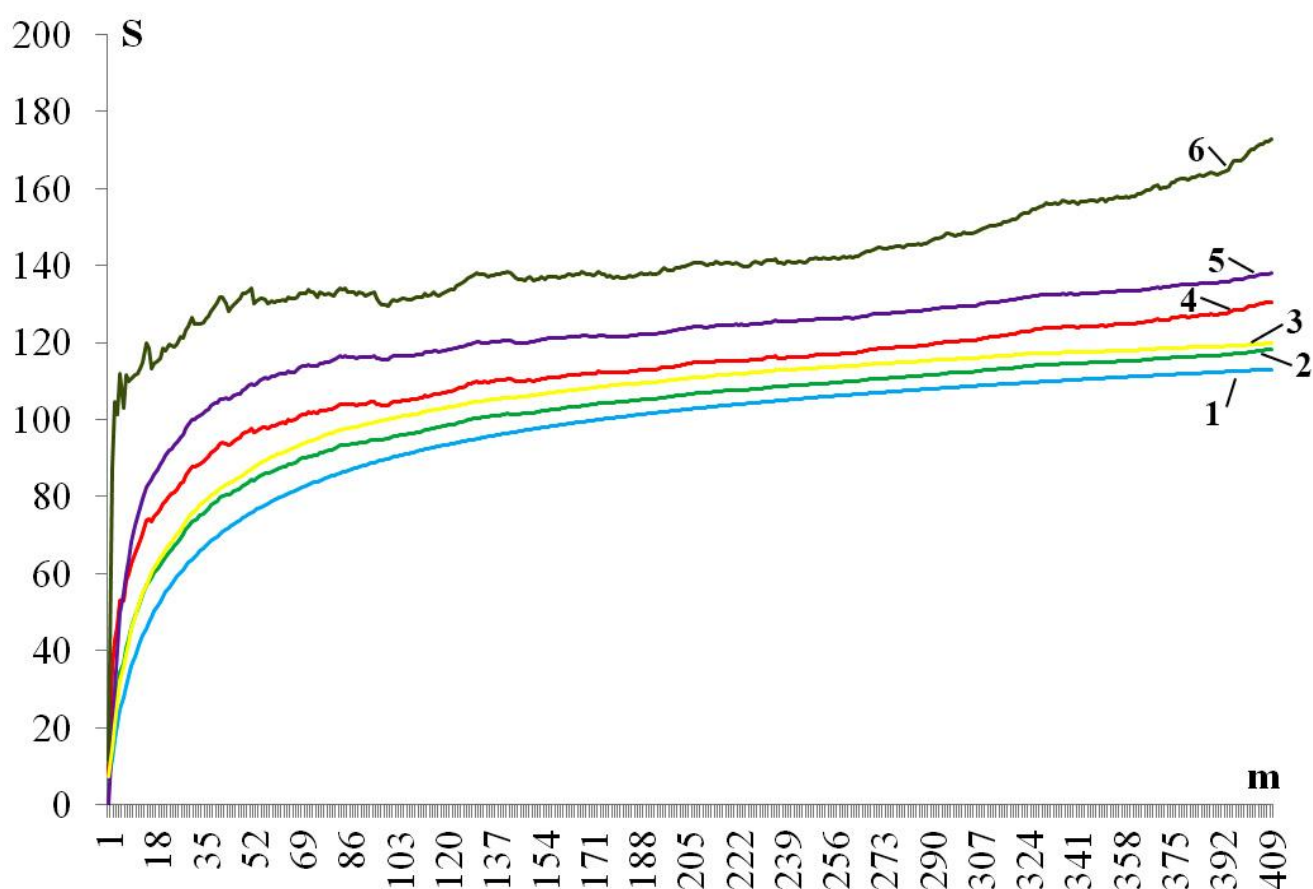


Рис. 3. Экстраполяция видового богатства (S) сообщества моллюсков Средней и Нижней Волги. Цифрами отмечены асимптотические кривые, построенные в зависимости от выборочного усилия (m) различными непараметрическими методами: 1. разрежение Колуэлла-Мао; 2. алгоритм Chao 2 95% min; 3. алгоритм Bootstrap; 4. алгоритм Chao 2; 5. алгоритм Jackknife 2; 6. алгоритм Chao 2 95% max.

В результате получены три стратегии решения:

- оптимистическая Jackknife 2 имеет максимальное экстраполируемое богатство – 138 вида;
- сбалансированная Chao 2 – 130 вида;
- пессимистическая Bootstrap – 119 видов (рис. 3).

Анализ этих данных свидетельствует о том, что найденное нами видовое богатство (113 видов) составляет 87%, от сбалансированной стратегии решения. Это связано с большим количеством редких видов (встретившихся в одной пробе), число которых увеличивает ожидаемую кривую видового богатства регионального фонда. Оценив количество выборочного усилия и число найденных видов, можно предположить, что необходимые минимальные затраты энергии на сбор мониторинговых проб, для получения максимального общего видового богатства региона, составляет 60 проб, дающее наибольшее число видов (70%), при минимальном количестве проб (рис. 3).

В результате высокого выборочного усилия объем собранных данных позволяет говорить о разумно устойчивом приближении к пулу видов региона. По полученным экстраполируемым данным кривой накопления числа видов моллюсков, по сбалансированной стратегии решения (Chao 2) пул видов региона составляет 130 видов. При этом важно отметить то, что этот показатель числа видов пресноводных моллюсков полностью совпадет с числом эмпирически найденных моллюсков на исследуемой территории Средней и Нижней Волги, с учетом наших и ранее регистрируемых видов (см. гл. 3.2).

Полученный результат экстраполяции полностью подтверждает наши исследования в получении пула видов малакофауны региона, что позволяет говорить о предположительно полном представленном списке моллюсков. Это является вполне удовлетворительным результатом применительно к используемой методике сбора и достаточности проводимых исследований, пресноводных моллюсков на территории Средней и Нижней Волги.

В таблице 5 приведено сопоставление наблюдаемого и прогнозируемого видового богатства сообщества моллюсков отдельно для каждого исследованного водоема Средней и Нижней Волги. Согласно полученным расчетам по трем стратегиям (Jackknife 2, Chao 2, Bootstrap), экстраполируемых данных истинного видового богатства, т.е. числа видов, зарегистрированных нами в конкретном водоеме, и используемый нами доверительный интервал (95% вероятности) алгоритма Chao 2 (табл. 5), все исследованные водоемы, кроме малых водохранилищ: Кутулукского, Кондурчинского, Пестравского и оз. Б. Васильевское, входят в этот доверительный интервал (от 17 до 140 видов), что говорит о высоком сходстве видового состава моллюсков, независимо от степени изученности водоема или выборочного усилия (число проб, взятых для анализа, изменялось от 2 до 93).

Биотопы речных экосистем имели более высокое видовое богатство в сравнении с водохранилищами и озерами. Это возможно связано с тем, что реки имеют различные гидрофизические, гидрологические и др. условия на различных ее участках. В их акватории может встречаться фауна как лотических так и лентических экосистем (Крылов, 2002).

Таблица 5

Сравнение наблюдаемого (Sobs) и экстраполированного (Sest) видового богатства сообществ моллюсков
разнотипных водоемов Средней и Нижней Волги

Водоемы	Наблюдаемое богатство			Экстраполированное богатство			Sest/ Sobs
	Число проб	Число видов (Sobs)	Из них редких	Алгоритм	Число видов (Sest)	Доверительная граница Chao 2 (p=0.95)	
Приплотинный плес (Куйбышевское водохранилище)	30	14	6	Jackknife 2 Chao 2 Bootstrap	25.4 28.5 16.25	$17 \leq Sest \leq 80$	2.03 1.81 1.16
Средний плес (Саратовское водохранилище)	93	51	9	Jackknife 2 Chao 2 Bootstrap	63.87 56.94 55.26	$52 \leq Sest \leq 78$	1.12 1.25 1.08
Кондурчинское водохранилище	2	4	3	Jackknife 2 Chao 2 Bootstrap	5.5 4.75 4.75	$4 \leq Sest \leq 12$	1.19 1.38 1.19
Кутулукское водохранилище	4	7	4	Jackknife 2 Chao 2 Bootstrap	11 8.13 8.45	$7 \leq Sest \leq 16$	1.16 1.57 1.21
Пестравское водохранилище	2	4	3	Jackknife 2 Chao 2 Bootstrap	5.5 4.78 4.75	$4 \leq Sest \leq 13$	1.19 1.38 1.18
оз. Круглое	32	32	2	Jackknife 2 Chao 2 Bootstrap	32.28 33.16 34.56	$33 \leq Sest \leq 37$	1.04 1.01 1.08

Продолжение табл. 5

оз. Солдатское	32	32	4	Jackknife 2 Chao 2 Bootstrap	37.55 39.53 41.95	$39 \leq S_{est} \leq 45$	1.23 1.17 1.31
оз. Б. Васильевское	2	4	3	Jackknife 2 Chao 2 Bootstrap	5.5 4.75 4.75	$4 \leq S_{est} \leq 13$	1.19 1.38 1.19
оз. Машкино1	2	14	13	Jackknife 2 Chao 2 Bootstrap	20.5 33.5 17.25	$19 \leq S_{est} \leq 91$	2.39 1.46 1.23
оз. Казачье	2	18	17	Jackknife 2 Chao 2 Bootstrap	26.5 52 22.25	$27 \leq S_{est} \leq 140$	2.89 1.47 1.24
р. Б. Черемшан	16	47	17	Jackknife 2 Chao 2 Bootstrap	68.01 56.81 54.86	$50 \leq S_{est} \leq 78$	1.21 1.45 1.17
р. Кондурча	18	53	15	Jackknife 2 Chao 2 Bootstrap	67.95 59.2 60.07	$55 \leq S_{est} \leq 75$	1.12 1.28 1.13
р. Уса	18	27	10	Jackknife 2 Chao 2 Bootstrap	35.29 30.27 32.17	$28 \leq S_{est} \leq 42$	1.21 1.31 1.19
р. Б. Кинель	12	45	20	Jackknife 2 Chao 2 Bootstrap	71.67 59.51 53.32	$50 \leq S_{est} \leq 88$	1.32 1.59 1.18

Продолжение табл. 5

р. Кутулук	8	35	16	Jackknife 2	53.29	$37 \leq \text{Sest} \leq 62$	1.37
				Chao 2	48.08		1.52
				Bootstrap	41.8		1.19
р. Самара	22	49	17	Jackknife 2	65.1	$51 \leq \text{Sest} \leq 71$	1.14
				Chao 2	55.83		1.27
				Bootstrap	57.6		1.19
р. Съезжая	18	50	17	Jackknife 2	71.13	$53 \leq \text{Sest} \leq 82$	1.19
				Chao 2	59.88		1.42
				Bootstrap	57.88		1.16
р. Чагра	12	31	17	Jackknife 2	56.2	$37 \leq \text{Sest} \leq 88$	1.57
				Chao 2	48.81		1.81
				Bootstrap	37.75		1.22
р. Крымза	10	42	20	Jackknife 2	66.04	$46 \leq \text{Sest} \leq 76$	1.27
				Chao 2	53.4		1.57
				Bootstrap	50.66		1.21
р. Кубра	6	19	15	Jackknife 2	41.97	$31 \leq \text{Sest} \leq 80$	3.56
				Chao 2	65.75		2.21
				Bootstrap	24.13		1.27
р. Сок	24	56	16	Jackknife 2	75.48	$57 \leq \text{Sest} \leq 85$	1.16
				Chao 2	64.85		1.35
				Bootstrap	63.78		1.14
р. Чапаевка	18	55	21	Jackknife 2	83.46	$60 \leq \text{Sest} \leq 99$	1.27
				Chao 2	70.26		1.52
				Bootstrap	64.31		1.17

Продолжение табл. 5

р. Б. Иргиз	18	42	16	Jackknife 2	63.8	45≤Sest≤79	1.27
				Chao 2	53.33		1.52
				Bootstrap	49.19		1.17
р. Байтуган	8	16	9	Jackknife 2	28.7	18≤Sest≤52	1.49
				Chao 2	23.88		1.79
				Bootstrap	19.49		1.22

В результате высокой ландшафтной неоднородности, на которой были расположены исследованные водоемы Средней и Нижней Волги, возможно в дальнейшем будет найдено много редких видов, встретившихся только в определенном биотопе. Однако при значительно большем увеличении выборочного усилия, т.е. взятие большего количества проб, доля редких видов закономерно уменьшится (Шитиков, Зинченко, Розенберг, 2011).

Для корректной сравнительной характеристики наблюдаемого видового богатства различных водоемов в одном исследуемом регионе необходимо анализировать равное число выборочного усилия (Шитиков, Зинченко, Розенберг, 2011). Для того что бы ни производить редукцию информации числа выборочного усилия (приводить выборки к минимальному значению), при котором происходит значительная потеря видов. Нами были построены экстраполируемые кривые всех изучаемых водоемов Средней и Нижней Волги, с увеличением выборочного усилия до 93 проб (максимальное число проб для одного водоема) для каждого водоема (рис. 4).

Невысокое экстраполируемое видовое богатство при увеличенном выборочном усилии отмечено в Пестравском, Кондурчинском водохранилищах и оз. Б. Васильевском, результаты которых полностью совпадают (6.25 видов) (рис. 4).

В других водоемах, где также было минимальное эмпирическое выборочное усилие (2-4 пробы): Кутулукское водохранилище, оз. Казачье и Машкино¹, экстраполируемые кривые имеют более высокие значения (9, 56.25 и 90.25 соответственно) (рис. 4), это связано с тем, что во всех этих водоемах видовое богатство моллюсков было несколько выше, в то числе и за счет редких видов.

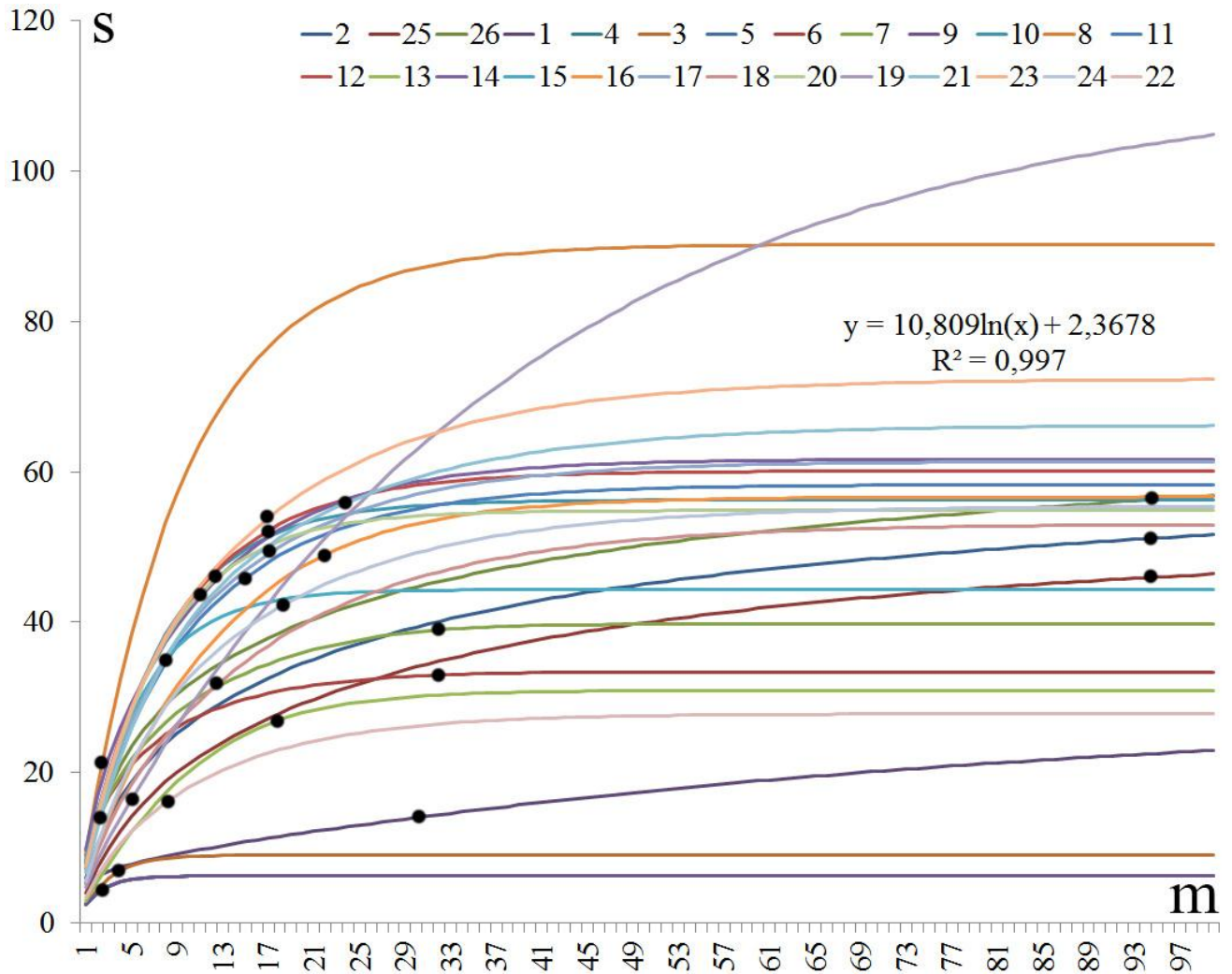


Рис. 4. Экстраполируемые кривые разрежение Колуэлла-Мао видового богатства (S) сообщества моллюсков разнотипных водоемов Средней и Нижней Волги в зависимости от выборочного усилия (m). ● – эмпирическое выборочное усилие. Цифрами обозначены водоемы как в табл. 4, 25 – Средний плес (Саратовское водохранилище) 95% min; 26 – Средний плес (Саратовское водохранилище) 95% max.

Из числа водоемов, где было отобрано большое число проб (30), для Приплотинного плеса Куйбышевского водохранилища, эмпирически зарегистрировано небольшое число видов и по результатам экстраполяции видовое богатство также не высокое (22.3) (рис. 4). Кривая накопления имеет более крутой вид (порог насыщения кривой видов высокий), что возможно говорит о потенциально большем увеличении числа видов, даже при увеличении выборки до 93 проб и более.

Похожую кривую накопления имеет и Средний плес Саратовского водохранилища (рис. 4), в котором было отобрано максимальное число проб (93), что также позволяет говорить о потенциально большей фаунистической емкости крупных водохранилищ, по сравнению с другими исследованными водоемами. Поэтому для отображения максимально полной скрытой (редкой) фауны моллюсков такие водохранилища должны иметь более длительные и тщательные исследования.

Самое потенциально высокое видовое богатство моллюсков отмечено для р. Кубра: кривая накопления видов которой потенциально высокая и крутая (рис. 4). Самое высокое экстраполируемое значения (103 вида), связано с большим числом найденных нами редких видов (15), составляющих 79% от всех эмпирически зарегистрированных. Это также может говорить о высоком фаунистическом накопительном потенциале водоема, однако, малое число проб (6), в отличие от Среднего плеса Саратовского и Приплотинного плеса Куйбышевского водохранилищ не позволяет нам, с той же долей вероятности говорить о реально столь значительно возможном числе видов.

Самое высокое значение экстраполируемой кривой имеющей нормальный вид распределения представлен в оз. Казачьем (90.25) (рис. 4). Столь высокое экстраполируемое значение объясняется числом редких видов (17) и малым выборочным усилием (2). Именно невысокая степень изученности водоема и уменьшает реально возможный потенциал видового богатства малакофауны водоема.

За оптимальное нами было принято распределение числа видов, характерное для Среднего плеса Саратовского водохранилища. Именно этот участок имеет в среднем высокое фаунистическое сходство (45%) с большинством изучаемых нами водоемов. Из всех анализируемых нами водоемов, только р. Кутулук, Чагра, Б. Иргиз, Крымза по результатам экстраполяции входят в ее 95% доверительный интервал (рис. 4). Это позволяет говорить о приблизительно схожем потенциале видового богатства в этих водоемах, при равном выборочном усилии.

Экстраполируемая кривая, построенная для Среднего плеса Саратовского водохранилища занимает центральное положение на рис. 4. Ближе всего к ней расположены кривые, построенные для большинства рек, что возможно говорит о приблизительно схожем фаунистическом потенциале этих водотоков. Водоемы, кривые которых расположены ниже или выше кривой Среднего плеса, возможно, имели бы большую приближенность, однако в реках число редких видов моллюсков в 2–3 раза выше, чем в Среднем плесе (9 видов). Это позволяет нам сделать предположение, что при дальнейшем сборе проб в этих водоемах, вероятнее всего, число редких видов уменьшится, и кривые накопления будут находиться или достаточно близко или в доверительном интервале Среднего плеса Саратовского водохранилища.

По результатам экстраполяции можно говорить о том, что число найденных уникальных видов в водоемах является определяющим для применяемых эстиматоров и их число уменьшается с увеличением числа проб в одном биотопе (то есть проба должна быть не разовой). Это хорошо видно в водоемах, где пробы отбирали многократно в одних и тех же биотопах (Приплотинный плес Куйбышевского и Средний плес Саратовского водохранилищ; оз. Круглом и Солдатском). В водоемах с разовым выборочным усилением имеет много уникальных видов и их среднее число составляет 16.

По результатам анализа использованных нами эстиматоров, Jackknife 2 – 138 видов; Chao 2 – 130 видов; Bootstrap – 119 видов. Кривая разряжения

Колуэлла-Мао не попадает в 95% доверительный интервал сбалансированной стратегии, что говорит о не полном найденном видовом богатстве. Однако, по полученному эмпирически пулу видов с учетом наших и ранее регистрируемых в регионе обитает 130 пресноводных моллюсков. Данный результат полностью совпадает с результатом сбалансированной стратегии решения (Chao 2). Что позволяет говорить о предположительно полном представленном списке пресноводных моллюсков на территории Средней и Нижней Волги.

Из числа выборочного усилия и количества найденных видов, можно предположить, что при минимальном количестве затрат на сбор мониторинговых проб, согласно кривой накопления видов для региона, достаточно отобрать около 60 проб, дающих наибольшее количество видов.

Согласно полученным расчетам для исследованных водоемов, с применением 95% доверительного интервала Chao 2, только 4 из них не входят в этот интервал, что говорит о полученном достаточно близком числе видов, независимо от разницы выборочного усилия (от 2 до 93 проб).

По результатам экстраполяции до максимального выборочного усилия минимальное число прогнозируемых видов в трех водоемах (6.25). Максимально потенциально высокие значения числа видов имеет р. Кубра (103). Приплотинный плес Куйбышевского и Средний плес Саратовского водохранилищ, кривые накопления имеет более крутой вид, что может говорить о потенциально большем росте числа видов, при увеличении числа проб. Это позволяет говорить о потенциально большей фаунистической емкости водохранилищ, по сравнению с другими исследованными водоемами. Изучение фауны этих водоемов требует проведения более длительных и тщательных исследований, для отображения всей возможной скрытой фауны моллюсков.

В целом, все рассмотренные водоемы по результатам увеличено выборочного усилия характеризуются достаточно близкой между собой величиной общего видового богатства, с учетом найденных доверительных интервалов. В большинстве водоемов, что бы получить максимально ожидаемое

видовое богатство необходимо отбирать около 12 качественных проб. В реках, где число взятых проб изменялось от 6 до 24, видно, что увеличение числа выборок не всегда дает увеличение числа видов, что связано с разными экологическими условиями на реках. При экстраполяции выборочного усилия (до 93 проб) максимальное видовое богатство найдено в р. Кубра.

3.4. Оценка таксономической структуры и биоразнообразия малакофауны на основе филогенетического дерева

Оценка таксономического разнообразия ценоза моллюсков проведена с использованием индекса таксономической отличительности (TaxD) (Warwick, Clarke, 1998). Этот показатель позволяет оценить таксономические особенности разнообразия путем вычисления расстояния между таксонами и степени отклонения этого показателя от среднеожидаемого уровня рассчитанного для всех видов Средней и Нижней Волги (Sladeczek, 1986; Warwick, 1993; Warwick, Clarke, 2001). Нами были проанализированы два аспекта таксономической структуры:

- богатство в высших таксонах;
- выравненность распределения таксонов через филогенетическое дерево сообществ моллюсков.

Оценка этих двух компонентов разнообразия имеет важное значение для анализа больших пространственных шкал, где неоднородность среды обитания, вероятно, влияют на закономерности их разнообразия. При длительном биогенном и антропогенном влиянии на группы видов (или других таксонов) получаем недостаточные данные в отношении региональной картины (Baginova, Petrov, Nevrova, 2011).

Проведенный таксономический анализ был основан на расчете двух таксономических индексов разнообразия, из которых «средней таксономической отличительности» ($AvTD$, Δ^+), отражает среднюю «длину таксономического пути» между таксонами дерева (к общему филогенетическому узлу), соединяющий каждую пару видов, многократно случайным образом выбранные

из списка (Warwick, 1993; Warwick, Clarke, 1998; Warwick, Clarke, 2001; Неврова, 2013).

Второй индекс, вариация «средней таксономической отличительности» (VarTD , Δ^+), отражает изменчивость (дисперсию) из попарных длин путей между каждой парой видов, к их среднему значению Δ^+ (Warwick, 1993; Warwick, Clarke, 1998; Warwick, Clarke, 2001; Неврова, 2013).

Вероятностная воронка создается из случайно расположенных множеств видов (или более высоких таксономических рангов) всего регионального материала. Рассчитанный индекс таксономической отличительности построен на графике с 95% интервалом. Индексы расположены на графике позволяющие сравнивать отклонение в значениях (т.е. таксономической структуры) от ожидаемого уровня TaxD . Точки (биотопы, станции, водоемы) находящиеся в пределах воронки попадают в пределы ожидаемого таксономического разнообразия (диапазона). Точки, расположенные вне 95% диапазона воронки имеют отличия от среднего таксономического разнообразия (Warwick, 1993; Warwick, Clarke, 1998; Warwick, Clarke, 2001).

На рисунке 5 показан результат расчета средней таксономической отличительности (Δ^+) и его вариация (Δ^+) в виде вероятностной воронки. Индекс (Δ^+) ряда исследованных водоемов: оз. Солдатское (73.24), Машкино 1 (73.66), р. Байтуган (74.63), имеют значения за нижним пределом вероятностной воронки (рис. 5 а). Это говорит об отличии среднеожидаемого таксономического разнообразия ценоза от других водоемов.

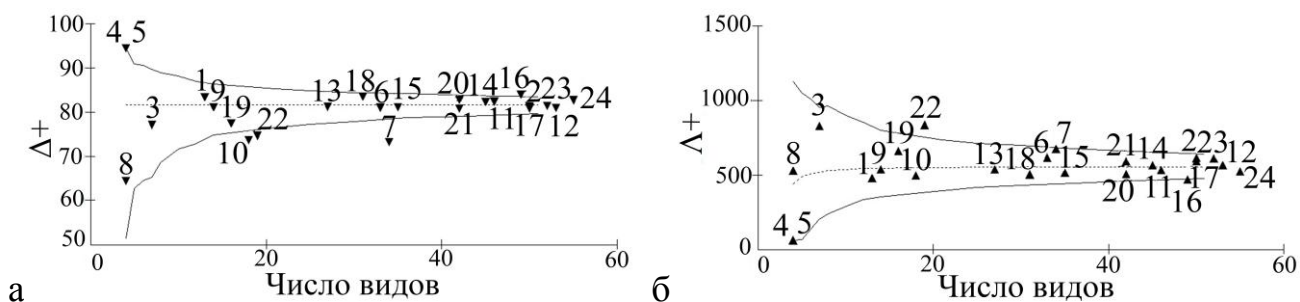


Рис. 5. Вероятностная воронка (95%) для значений Δ^+ (а) и Λ^+ (б), на основе общего списка видов. Пунктирная линия показывает ожидаемое среднее таксономическое разнообразие. Цифрами обозначены водоемы как в табл. 4.

Небольшое отклонение в оз. Машкино 1 возможно связано с тем, что на фауну этого озера оказывает значительное влияние тот факт, что оно расположено в пойме Саратовского водохранилища. В половодье эти водоемы соединяются, что приводит к проникновению фауны из водохранилища. Состав моллюсков оз. Машкино 1 по филогенетическому дереву имеет низкую выравненность таксономической структуры, в результате неравномерности иерархического древа таксоцена, представленных моно-, олиго- и поливидовых ветвей.

Незначительное отклонение от среднего таксономического разнообразия в р. Байтуган (рис. 5), возможно связано с тем, что это предгорная река. В верхнем и среднем участке которой быстрое течение (0.5 м/с) и лишь в нижнем ее течении река имеет более низкую скорость течения (0.2 м/с) и ширину до 3 м, что более благоприятно сказывается на развитии моллюсков. Однако водоток имеет низкую таксономическую выравненность иерархического древа структуры малакофауны Средней и Нижней Волги.

Значительное отклонение от ожидаемого распределения воронки наблюдалось у оз. Солдатского (рис. 5). Это возможно связано с тем, что озеро сообщается с Саратовским водохранилищем, оказывающим влияния на структуру ценоза моллюсков. Здесь найдены виды, не обнаруженные в других водоемах, которые также имели высокую таксономическую значимость, и общий иерархический узел которых был на высоком уровне (семейство, отряд). Водоем

также имеет низкую иерархическую выравненность структуры таксономического разнообразия малакофауны региона.

Для Пестравского (94.45) и Кондурчинского (94.45) водохранилищ, расположенных на верхней границе вероятностной воронки, но не выходящие за ее пределы. Значение индекса таксономического разнообразия увеличено за счет иерархических ветвей, виды которых были встречены во многих исследуемых водоемах. Возможно, это связано и с тем, что в структуре таксономического древа этих водохранилищ было малое число видов, общий узел которых находился на более высоких таксономических уровнях (класс, отряд).

Незначительно превышенные значения от среднеожидаемых, но также находящихся в рамках древа, зарегистрированы в следующих водоемах: Приплотинный плес Куйбышевского водохранилища (83.41); р. Чагра (83.48), р. Самара (83.92). Малакофауна в них представлена малым числом моно- и олиговидовых ветвей.

Значение индекса таксономической отличительности моллюсков в водоемах: Кутулукское водохранилище (77.07), оз. Б. Васильевское (64.37), р. Кубра (77.46), имеют значения несколько ниже среднего таксономического разнообразия малакоценоза, что возможно связано с незначительно меньшей среднеожидаемой таксономической структурой и сходством с общими иерархическими уровнями малакофауны их таксономических ветвей.

Часть исследованных водоемов: Средний плес Саратовского водохранилища (81.29), оз. Круглое (81.03), Круглое (81.12), пр. Б. Иргиз (82.72), Черемшан (82.36), Кондурча (80.90), Уса (81.15), Б. Кинель (82.34), Кутулук (81.03), Чапаевка (82.66), Съезжая (80.85), Крымза (80.83), Сок (81.44), расположены в центре вероятностной воронки, что говорит о максимальной схожести представленных моно-, олиго- и поливидовых ветвей таксономического древа малакофауны региона.

Большинство изученных водоемов характеризуются высокой степенью выравненности таксономической структуры моллюсков, при которой в

иерархическом древе таксоценоза относительно равномерно представлены моно-, олиго- и поливидовые ветви.

Использование индекса вариации средней таксономической отличительности (Λ^+), имеет похожие (зеркальные) значения и среднее таксономическое разнообразие равно 532.40 (рис. 5 б). В 95% доверительный интервал входят практически все исследуемые водоемы, за исключением р. Байтуган (834.36). Факт отклонения от вариации среднего значения реки, возможно, говорит о большем влиянии долговременных факторов естественной природы сказывающимся на составе малакофауны.

Таким образом, по результатам анализа таксономического разнообразия, таксономическую структуру малакофауны водоемов Средней и Нижней Волги можно охарактеризовать, как иерархически выровненную и близкую по вертикальной архитектонике, наряду с высокой степенью вариабельности.

Изученный регион имеет в среднем выравненные экологические условия, связанные с коротковременными экологическими изменениями, в частности антропогенным воздействием на таксономический состав малакофауны Средней и Нижней Волги.

Для интерпретации причин, в наибольшей степени влияющих на различия в показателях таксономической отличительности пресноводных моллюсков, рассчитаны соотношения числа видов на иерархических ветвях с различной видовой насыщенностью на возрастающих таксономических уровнях (Неврова, 2013).

На древе таксоценоза моллюсков можно выделить три типа элементов: моновидовые ветви, содержащие только один вид, олиговидовые – два вида, поливидовые – три и более видов (рис. 6).

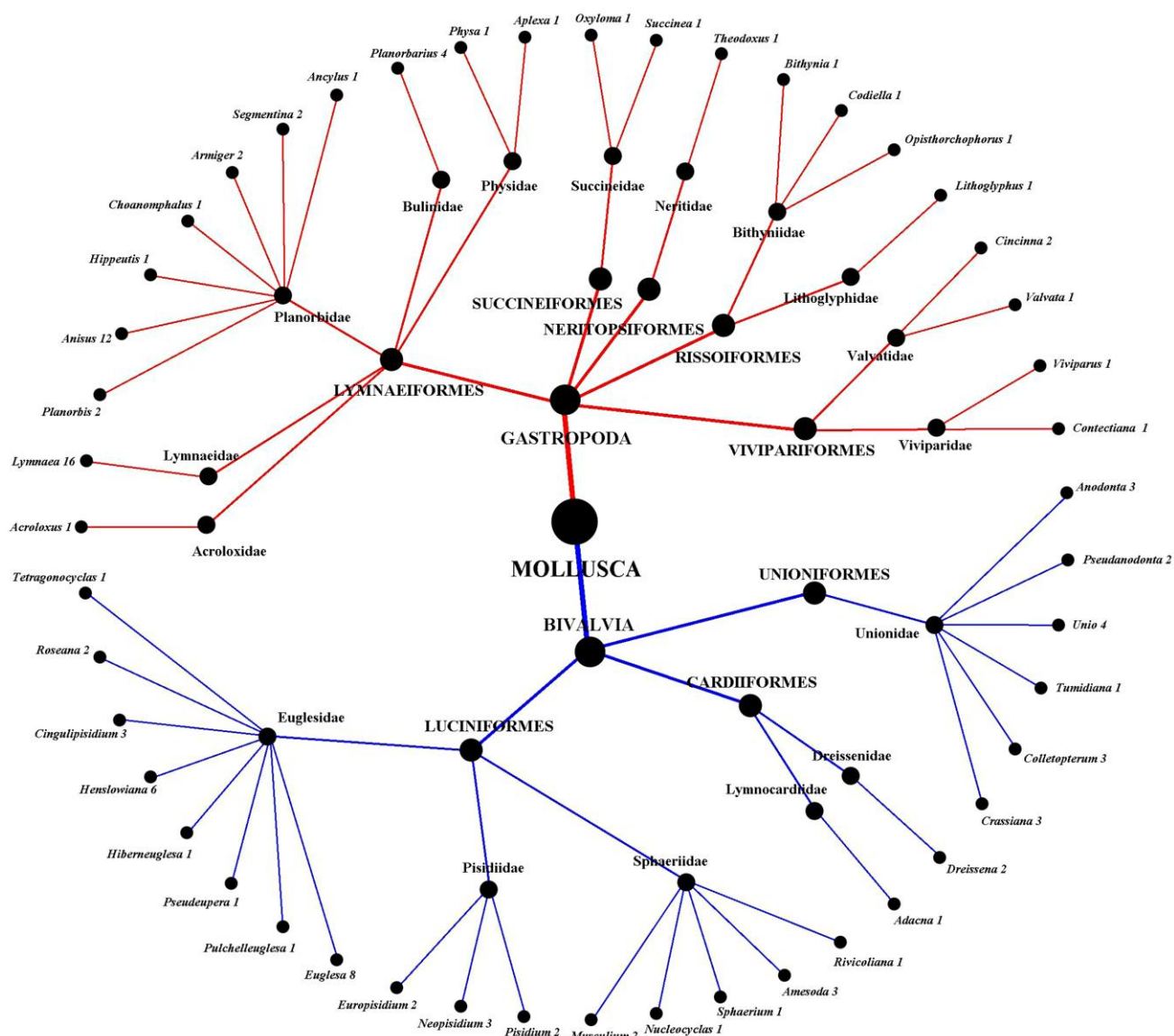


Рис. 6. Циклограмма иерархического дерева малакоценоза пресноводных моллюсков Средней и Нижней Волги.

На филогенетическом древе следует обратить внимание на моновидовые ветви, которые соответствуют одному роду, семейству, отряду, классу (рис. 6). Наличие этих видов в региональном фонде определяет значительные изменения в структуре иерархического дерева, и при их отсутствии теряется целая филогенетическая ветвь. Сохранение таких таксонов имеет более важное значение, чем видов, филогенетически близких с другими, их сохранение сэкономит больше эволюционной истории данной группы (Петров, Неврова, 2004; Неврова, 2013).

Моновидовые ветви замыкаются на уровне классов: Gastropoda; отрядов: Lymnaeiformes, Rissoiformes, Cardiiiformes, отсутствие или наличие которых изменяет показатель таксономической отличительности, т. е. его значения будут увеличиваться или выходить за рамки вероятностной воронки. Поли- и олиговидовые ветви, дают показатель ниже среднего таксономического разнообразия.

Зачастую моновидовые ветви представлены редкими видами, или близкородственными входящими в один старший таксон, занимающие определенные экологические ниши и испытывают слабую конкуренцию. Так, вид *A. lacustris* чаще встречается в переходных между олиго- и мезаспаробных зонах, входит в моновидовые ветви. Род *Lymnaea*, представлен наибольшим числом видов (16), однако все они относятся к одному роду и соответственно к одному семейству, при отсутствии хотя бы одного вида из этого рода в водоеме исчезает ветвь до уровня отряда, что значительно скажется на уровне таксономической отличительности.

Особое внимание следует уделить видам-вселенцам, которые проникли в водоем-реципиент и приспособились к обитанию в нем. Этих видов не так много, но они имеют высокий филогенетический узел (отряд, класс). В исследуемых нами водоемах это очень хорошо проявляется, из моновидовых и ветвей, на уровне рода, четыре (57%) представлены видами-вселенцами.

По результатам анализа таксономической структуры малакофауны региона видно, что состав моллюсков практически всех исследуемых водоемов входит в 95% доверительную воронку, что позволяет охарактеризовать ее, как иерархически выровненную и близкую по вертикальной архитектонике, наряду с высокой степенью вариабельности. Основная часть таксономического древа представлена поливидовыми ветвями. Доля моновидовых (родов) ветвей, при исчезновении которых теряется целая филогенетическая ветвь, невысока и составляет 15% от общего числа.

ГЛАВА 4. ОСОБЕННОСТИ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ МОЛЛЮСКОВ В РАЗНОТИПНЫХ ВОДОЕМАХ И ВОДОТОКАХ

Исследуемые нами водоемы отличаются друг от друга и по абиотическим, и по биотическим факторам (гл. 2).

В данной главе проводится сравнительный анализ таксономического состава малакофауны водоемов изучаемого региона. Всего в составе малакофауны разнотипных водоемов, с учетом наших и литературных данных найдено 130 видов моллюсков (Бенинг, 1924; Жадин, 1948; Михайлов, 2014 а; б; 2015 а и др.).

4.1. Видовой состав и распределение моллюсков в водохранилищах

Всего в составе фауны моллюсков исследованных водохранилищ нами было зарегистрировано 57 видов, из которых 30 составляют брюхоногие и 27 – двустворчатые. Среди брюхоногих моллюсков по числу видов преобладали представители подкласса легочные – 24 вида (42%), сем. Lymnaeidae – 11 (19%); среди двустворчатых – представители отряда Luciniformes 19 (33%), сем. Euglesidae 13 (23%).

Общих для всех водохранилищ видов зарегистрировано не было. Наибольшую встречаемость в разных водоемах имели: *D. polymorpha* (частота встречаемости 80%), *V. viviparus* (80%), *B. tentaculata* (60%), что характеризует их как эврибионтные виды.

К редкими (встречаемость <10%) для малакофауны водохранилищ относятся: *A. laevis*, *A. stagnalis* (Приплотинный плес Куйбышевского водохранилища); *P. carinatus*, *A. contortus*, *A. fluviatilis*, *C. ponderosum*, *C. musiva*, *A. draparnaldi*, *H. conica*, *H. supina* (Средний плес Саратовского водохранилища); *C. nilssonii* (Кутулукское водохранилище); *A. dazuri* (Кондурчинское водохранилище).

В составе фауны моллюсков водохранилищ нами были зарегистрированы 5 видов-вселенцев: *T. astrachanicus*, *L. naticoides*, *D. polymorpha*, *D. bugensis*, *A. colorata*.

Наибольшим видовым богатством отличалась малакофауна Среднего плеса Саратовского водохранилища (51), что обусловлено разнообразием гидрологических и биотопических условий на исследованных станциях.

В Приплотинном плесе Куйбышевского водохранилища зарегистрировано 14 видов; Кутулукском – 7, Кондурчинском и Пестравском – по 4 вида.

Число видов и соотношение классов брюхоногих и двустворчатых моллюсков в различных водохранилищах показано на рисунке 7.

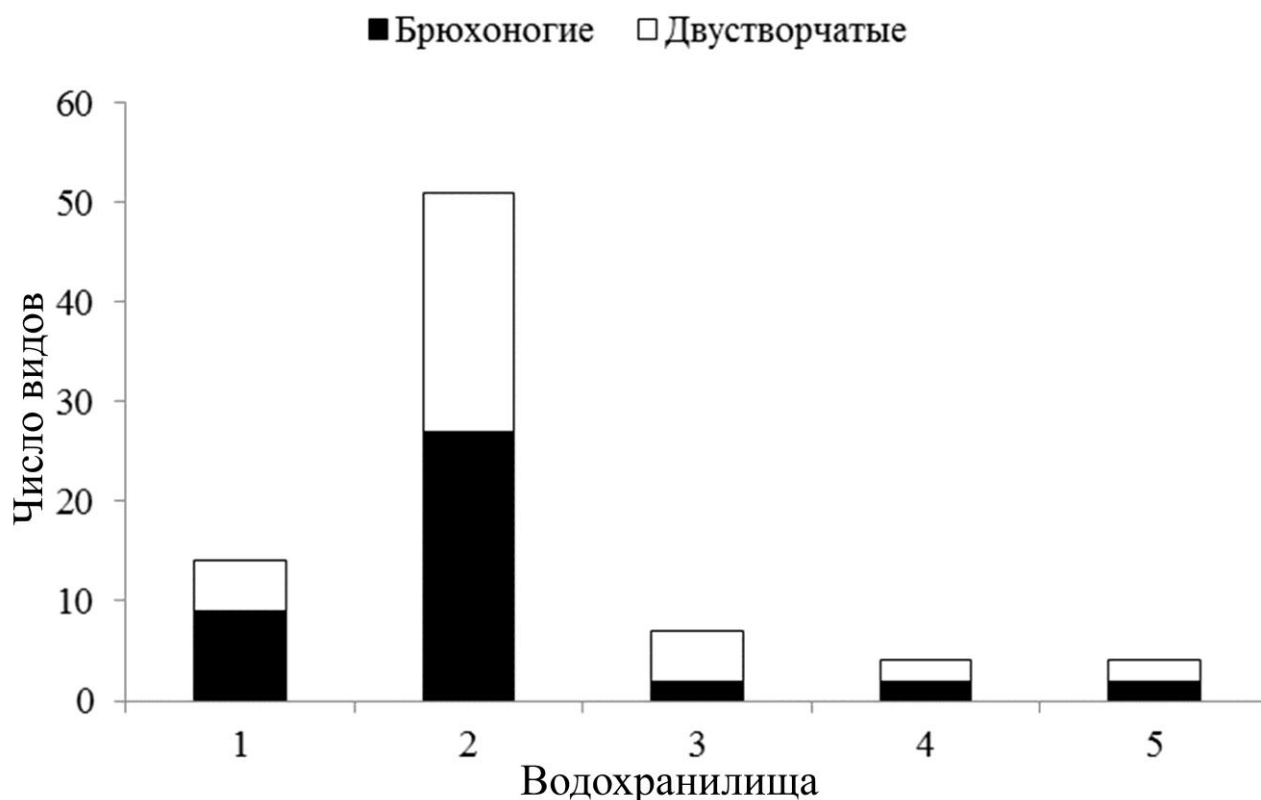


Рис. 7. Соотношение числа видов в классах моллюсков различных водохранилищ: 1. Приплотинный плес Куйбышевского; 2. Средний плес Саратовского; 3. Кутулукское; 4. Кондурчинское; 5. Пестравское.

Изучение особенностей распространения моллюсков на отдельных глубинах проводилось нами на двух волжских водохранилищах: Среднем плесе Саратовского и Приплотинном Куйбышевского. Известно, что глубины более 5 м благоприятны для развития моллюсков – фильтраторов, большая часть которых относится к двустворчатым. Брюхоногие моллюски, имеющие легочный тип дыхания, не могут здесь обитать.

Нами установлено, что на глубоководных участках двух волжских водохранилищ, развивающаяся здесь малакофауна различна. В Саратовском водохранилище преобладают двустворчатые моллюски (68%), в Куйбышевском – брюхоногие (81%). Преобладание брюхоногих моллюсков на русловой станции Приплотинного плеса, можно объяснить значительно меньшим общим числом зарегистрированных видов и преобладанием среди брюхоногих жаберных моллюсков, а не легочных. Кроме того, русловые станции водохранилищ отличались по типу грунта (илистый на Саратовском и песчаный на Куйбышевском), что, возможно, и привело к высокому видовому богатству представителей отряда *Luciniformes* в Саратовском водохранилище. В Среднем плесе Саратовского водохранилища нами было зарегистрировано 18 видов этого отряда, а в Приплотинном плесе Куйбышевского всего один.

Во всех исследуемых водохранилищах большим числом видов были представлены брюхоногие моллюски 30 (53% от общего числа). Внутри класса доминировали легочные 24 (42%), сем. *Lymnaeidae* 11 (19%). Двустворчатых моллюсков в водохранилищах зарегистрировано меньше 27 (47%). Среди этого класса по числу видов преобладал отряд *Luciniformes* 19 (33%), сем. *Euglesidae* 13 (23%). Видов моллюсков, приуроченных только к водохранилищам нами не обнаружено.

4.2. Видовой состав и распределение моллюсков в озерах

В озерах нами было зарегистрировано 57 видов пресноводных моллюсков. Подавляющее большинство (36) относятся к классу брюхоногих и 21 вид – к классу двустворчатых.

В классе брюхоногих преобладали представители подкласса легочные (30), сем. Planorbidae (13). В классе двустворчатых – представители отряда Luciniformes (13), сем. Sphaeriidae (6).

Наибольшее число видов (39) было зарегистрировано в оз. Солдатском. Возможно, это связано с тем, что озеро имеет постоянную связь с Саратовским водохранилищем, и часть видов моллюсков может проникать из него. Это подтверждается и тем, что только в этом озере, из всех исследуемых, был обнаружен единственный представитель моллюсков-вселенцев *D. polymorpha*.

Число видов моллюсков, зарегистрированных нами в оз. Круглое несколько ниже (33). Этот водоем, так же как и предыдущий, расположен в пойме Саратовского водохранилища, и длительное время был соединен с ним через протоку. Оба озера имеют схожие абиотические и биотические условия.

В оз. Казачьем зарегистрировано 18 видов, оз. Машкино 1 – 14, Б. Васильевское – 4.

Во всех озерах доминируют представители класса брюхоногих моллюсков, предпочитающие стоячие или медленно текущие воды. Кроме того, в озерах значительны площади, покрытые макрофитами, в зарослях которых создаются специфические условия, благоприятные для развития представителей этого класса. Соотношение классов брюхоногих и двустворчатых моллюсков по числу видов показано на рисунке 8.

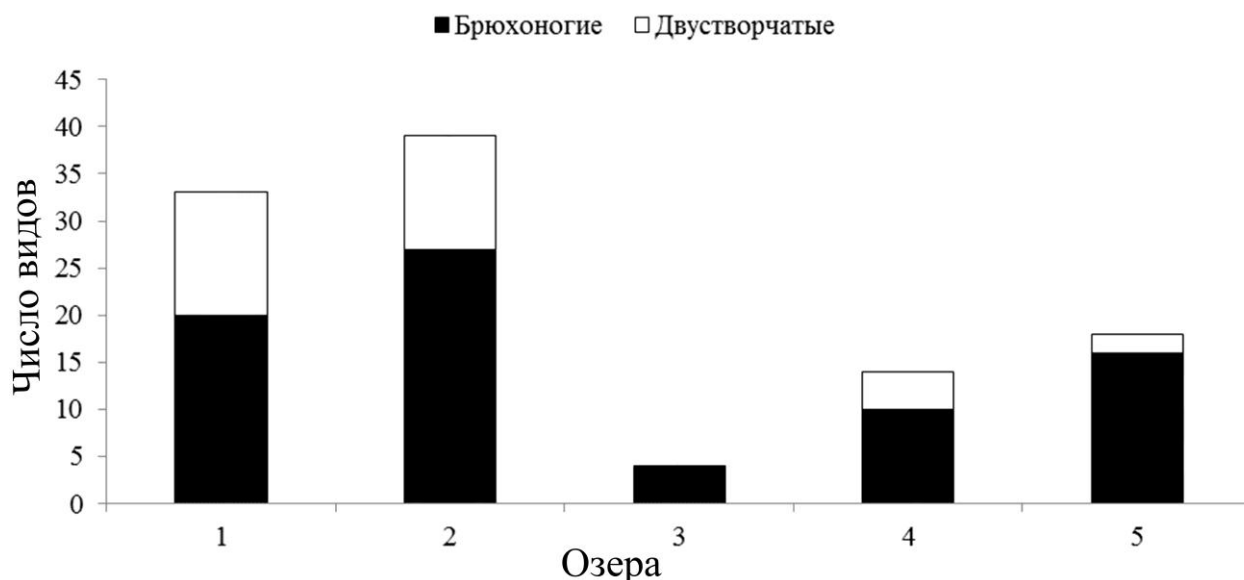


Рис. 8. Соотношение числа видов в классах моллюсков различных озер: 1. Круглое; 2. Солдатское; 3. Б. Васильевское; 4. Машкино 1; 5. Казачье.

Оз. Машкино 1 также имеет высокий уровень антропогенного воздействия, однако его соединение в половодье с водохранилищем способствует формированию здесь более высокого видового богатства моллюсков. В этом водоеме были обнаружены те же эврибионтные виды, что и на оз. Б. Васильевском (*L. stagnalis*, *L. auricularia*, *P. purpura*, *V. viviparus*), устойчивые к антропогенным факторам.

Только в озерах нами были встречены виды: *L. danubialis*, *A. septemgyratus*, *S. nitida*.

Во всех исследуемых озерах нами были зарегистрированы четыре вида моллюсков: *L. stagnalis*, *L. auricularia*, *P. purpura*, *V. viviparus*. Вероятно, эти виды предпочитают лентические экосистемы, и имеют высокую устойчивость к антропогенной нагрузке.

К редким для малакофауны озер относятся виды: *A. spirorbis*, *C. nitidum* (оз. Круглое); *A. vorticulus*, *C. contecta*, *M. hungaricum* (оз. Машкино 1); *M. ryckholti*, *P. amnicum*, *E. fossarina* (оз. Солдатское); *C. pulchella* (оз. Казачье).

В озерах наибольшим числом видов был представлен класс брюхоногих, подкласс легочных моллюсков (36 видов – 68% от всех встреченных в озерах

видов). Здесь создаются благоприятные условия для филофильных организмов, поселяющихся на различной прибрежной растительности из сем. Lymnaeidae (10 видов – 19%) и сем. Planorbidae (12 видов – 23%). Число видов двустворчатых моллюсков, по сравнению с брюхоногими, меньше. Наибольшее число видов у представителей этого класса отмечено в сем. Unionidae 7 (13%).

4.3. Видовой состав и распределение моллюсков в реках

Всего в составе исследованных рек нами было зарегистрировано 98 видов пресноводных моллюсков. Данные по фаунистическому составу отдельных рек приведены в наших работах (Михайлов, 2014 а; б; 2015 а).

В реках преобладали представители класса двустворчатых моллюсков (57 видов), видовое богатство класса брюхоногих несколько ниже – 41. В составе двустворчатых доминировали представители отряда Luciniformes (38), сем. Euglesidae (25), среди брюхоногих подкласса легочных (46), сем. Planorbidae (21).

Наибольшее число видов было найдено в р. Сок (56), наименьшее – р. Байтуган (16). Отличие в числе видов, зарегистрированных в различных реках, связано с разнообразием биотопов верхнего, среднего и нижнего течения, имеющих свои характерные черты, определяемые разнообразными факторами (Vannote et al., 1980).

В верховье реки, где скорость течения обычно максимальная (около 0.4 м/с), температура воды не высокая (в среднем 17 °С), вследствие питающих реку водных источников (Vannote et al., 1980), число видов моллюсков достаточно высоко и составляет для всех исследуемых рек 76.

В среднем участке рек скорость течения снижается (0.2 м/с), температура становится выше (20 °С) (Vannote et al., 1980), при этом число видов остается примерно на том же уровне – 74. Это связано с тем, что на реках большое значение в распределение видов зависит и от мелкомасштабной изменчивости факторов (Townsend, 1989). Наличие на участках рек рефугиумов, в которых сохраняются виды, вносит свои изменения в их распределение.

В нижнем участке реки течение замедляется еще сильнее (< 0.1 м/с), вода прогревается значительно (23 °С). Однако, ближе к устьевому участку происходит аккумуляция водных масс и подпора со стороны водоема-приемника, приводящая к развитию фауны обоих водоемов и вследствие чего увеличению видового богатства (число видов, зарегистрированных в низовьях всех изучаемых рек – 93).

В большинстве изучаемых водотоков доминируют представители класса двустворчатых моллюсков. Соотношение числа видов в классах брюхоногих и двустворчатых моллюсков в исследуемых реках показано на рисунке 9.

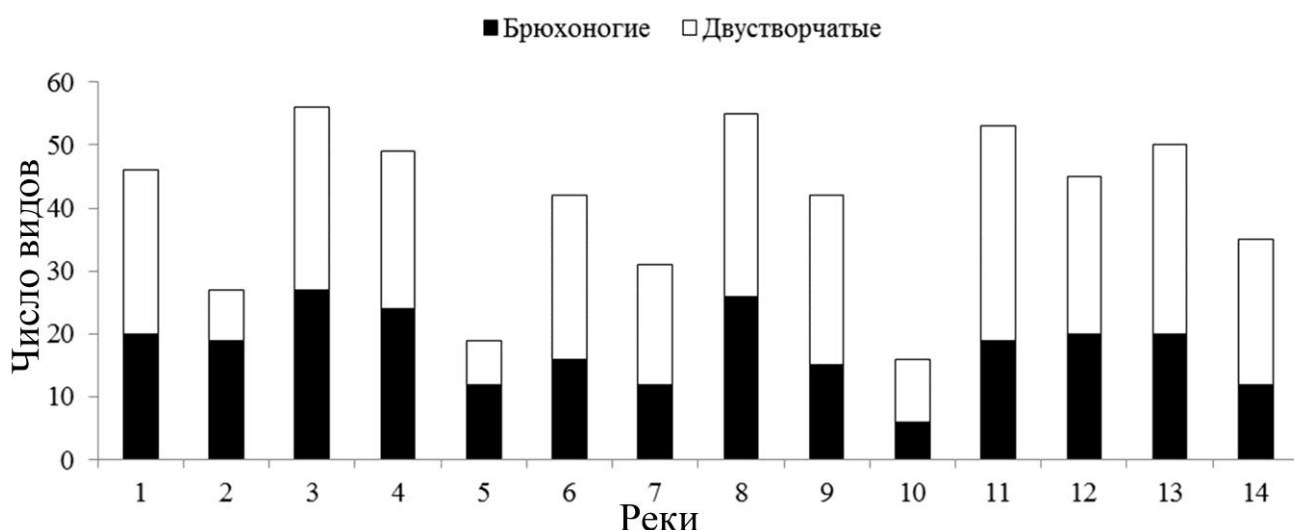


Рис. 9. Соотношение числа видов в классах моллюсков различных рек: 1. Б. Черемшан; 2. Уса; 3. Сок; 4. Самара; 5. Кубра; 6. Крымза; 7. Чагра; 8. Чапаевка; 9. Б. Иргиз; 10. Байтуган; 11. Кондурча; 12. Б. Кинель; 13. Съезжая; 14. Кутулук.

Только в реках нами были зарегистрированы следующие виды: *L. monnardi*, *L. peregra*, *L. patula*, *L. turricula*, *A. draparnaldi*, *A. acronicus*, *A. crista*, *H. diaphanella*, *P. banaticus*, *A. hypnorum*, *C. leachi*, *V. cristata*, *C. contecta*, *A. stagnalis*, *A. zellensis*, *P. complanata*, *P. elongata*, *U. limosus*, *U. protractus*, *T. tumida*, *C. nana*, *C. crassa*, *A. scaldiana*, *M. ryckholti*, *N. trigonum*, *E. tenuilineatum*, *E. alpinum*, *E. personata*, *Euglesa sp.1*, *Euglesa sp.2*, *H. hibernica*, *H. ostroumovi*,

C. fedderseni, *C. crassum*, *R. rosea*, *R. globularis*, *T. tetragona*. Что говорит о предпочтении этими видами лотических экосистем.

Видов, обитающих во всех реках, зарегистрировано не было. Наибольшую встречаемость имели: *L. auricularia*, *U. pictorum* (93%), *L. stagnalis*, *B. tentaculata*, *V. viviparous*, *U. rostratus*, *R. rivicola* (86%), *L. ovate*, *A. albus*, *C. piscinalis*, *C. piscinale*, *D. polymorpha*, *P. amnicum*, *P. inflatum*, *H. dupuiana* (79%). Возможно, это связано с эврибионтностью данных видов.

К редким для фауны рек относятся моллюски: *L. peregra*, *P. grandis*, *U. protractus*, *E. nitida* (Б. Черемшан); *A. colorata*, *E. alpinum* (Б. Иргиз); *L. monnardi* (Б. Кинель); *L. patula*, *V. cristata* (Кондурча); *A. acronicus* (Крымза); *L. lagotis*, *A. crista*, *T. astrachanicus* (Самара); *L. turricula* (Сок); *Euglesa sp.1*, *Euglesa sp.2*, *H. hibernica* (Съезжая); *T. tetragona* (Чагра); *H. diaphanella*, *S. clessini* (Чапаевка).

В речных экосистемах преобладали представители класса двустворчатых моллюсков (57 вида – 53% от общего числа видов). Среди них в реках часто встречаются представители реофильной фауны отряда Luciniformes (38 видов – 35%) сем. Euglesidae (23 вида – 21%). Представителей брюхоногих моллюсков зарегистрировано немного меньше 51 (47%), с преобладанием легочных моллюсков 41 (38%), сем. Planorbidae 18 (17%). Только в реках нами были зарегистрированы следующие виды: *L. monnardi*, *L. peregra*, *L. patula*, *L. turricula*, *A. draparnaldi*, *A. acronicus*, *A. crista*, *H. diaphanella*, *P. banaticus*, *A. hypnorum*, *C. leachi*, *V. cristata*, *C. contecta*, *A. stagnalis*, *A. zellensis*, *P. complanata*, *P. elongata*, *U. limosus*, *U. protractus*, *T. tumida*, *C. nana*, *C. crassa*, *A. scaldiana*, *M. ryckholti*, *N. trigonum*, *E. tenuilineatum*, *E. alpinum*, *E. personata*, *Euglesa sp.1*, *Euglesa sp.2*, *H. hibernica*, *H. ostroumovi*, *C. fedderseni*, *C. crassum*, *R. rosea*, *R. globularis*, *T. tetragona*.

4.4. Сравнительный анализ фауны моллюсков в различных водоемах

По результатам кластерного анализа фаунистического сходства, проведенного с использованием индекса Чекановского-Серъенсена (Czekanowski, 1909; Sørensen, 1948), в различных исследуемых водоемах Средней и Нижней Волги, выделены 3 пространственных группировки (рис. 10). Кластеры приурочены к отдельным экологическим группам водных объектов. Показатель индекса сходства исследованных водоемов изменялся в пределах от 0 до 73%.

По выделенным кластерам сходства, в первый (речной) входят все исследованные реки и Средний плес Саратовского водохранилища (рис. 10). Коэффициент видового сходства между водоемами этого кластера изменялось от 29 до 72%, с довольно высоким средним значением 51%, что является самым высоким показателем сходства в сравнении с другими кластерами. Это, вероятно, связано со сходными гидрологическими условиями, формирующимися в лотических водных системах. Наличие в этом кластере водохранилища можно объяснить тем, что Саратовское водохранилище – водоем транзитного типа, а в Среднем плесе сохраняются достаточно высокие скорости течения, и, соответственно, создающиеся здесь условия максимально приближены к речному режиму.

Наиболее близким к речному кластеру является второй (озерный), включающий все исследованные озера и реку Уса (рис. 10). Сходство между водоемами этого кластера изменялось от 12 до 60%, с довольно высоким средним значением 42%. Река Уса входит в этот кластер, однако имеет и высокое среднее сходство (45) и с первым кластером (речным). Нижнее течение реки затоплено водами Куйбышевского водохранилища и представляет собой залив. Здесь образовалось большое количество зон рефугиумов, где сохраняется лимнофильная фауна. На участках верхнего и среднего течения, гидрологические условия характерны для речной экосистемы, и зарегистрированная здесь малакофауна относится, в основном, к реофильной.

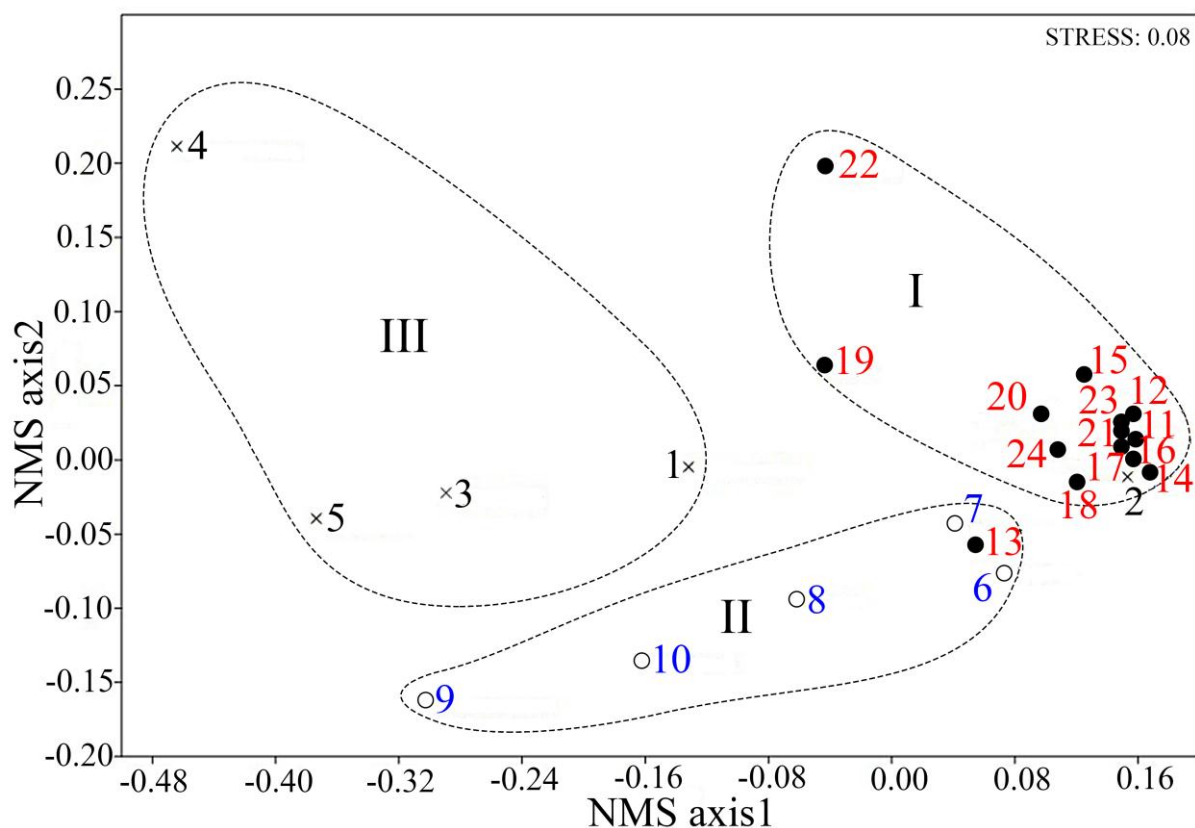


Рис. 10. Ординация методом неметрического многомерного шкалирования. Римские цифры – номера кластеров. ● – реки; x – водохранилища; о – озера. 1. Приплотинный плес Куйбышевского водохранилища; 2. Средний плес Саратовского водохранилища; 3. Кутулукское водохранилище; 4. Кондурчинское водохранилище; 5. Пестравское водохранилище; 6. оз. Круглое; 7. оз. Солдатское; 8. оз. Казачье; 9. оз. Б. Васильевское; 10. оз. Машкино 1; 11. р. Б. Черемшан; 12. р. Кондурча; 13. р. Уса; 14. р. Б. Кинель; 15. р. Кутулук; 16. р. Самара; 17. р. Съезжая; 18. р. Чагра; 19. р. Кубра; 20. р. Крымза; 21. р. Сок; 22. р. Байтуган; 23. р. Чапаевка; 24. р. Б. Иргиз.

Третий кластер (водохранилищный) включает Куйбышевское, Кутулукское, Пестравское и Кондурчинское водохранилища (рис. 10). В этом кластере отмечается наименьшее сходство между малакофауной отдельных водоемов. Коэффициент видового сходства изменялся от 0 до 40%, с низким средним значением 18%. Вероятно, это связано с невысоким видовым богатством моллюсков, и небольшим количеством разнородных биотопов в этих водоемах.

Исследование биоценотической структуры сообществ моллюсков, выполненной методом главных компонент на основе матрицы встречаемости видов в различных экосистемах, позволяет объединить эти сообщества в группировки, приуроченные к соответствующим абиотическим условиям (рис. 11).

Виды, встреченные в водохранилищах занимают на рис. 11 промежуточное положение между речными и озерными видами., т.е. показывают значительную вариабельность. Как известно, после создания водохранилищ, многие речные виды выпадают из экосистемы, и с течением времени часть водохранилища заселяется представителями лимнофильной фауны. В результате в водохранилищах обитает и реофильная и лимнофильная фауна. (Жадин, 1952). По видовому составу моллюсков исследованные водохранилища больше коррелируют с озерами, чем с реками. Это связано с тем, что большая часть исследованных станций на водохранилищах имеет условия, сходные с озерными. Рядом с векторами, обозначающие водохранилища, расположены виды и из класса двустворчатые (*D. bugensis*, *U. pictorum*, *C. nitidum*), и из класса брюхоногие (*C. piscinalis*, *B. tentaculata*, *O. elegans*, *L. naticoides*) моллюски. Однако, четкой приуроченности этих видов к водохранилищам нет и на рис. 11 они больше коррелируют с векторами характеризующие озерные условия, чем речные.

В связи с тем, что пойменные озера являются частью гидрологического комплекса реки, фауна в них изменилась, но по-прежнему содержит представителей речной фауны, но уже в значительно меньших количествах. Биоценозы малакофауны исследованных нами озер, четко выделяются в отдельный кластер, расположенный в верхней половине ординации (рис. 11). Рядом с векторами характеризующие озера, расположены в основном брюхоногие моллюски: *L. stagnalis*, *L. fragilis*, *L. auricularia*, *L. palustris*, *L. atra*, *A. vortex*, *A. albus*, *A. stroemi*, *A. crista*, *P. fontinalis*, *P. purpura*, *P. corneus*, *O. troscheli*, *V. viviparus*, *C. contecta* и др.; и некоторые двустворчатые: *A. cygnea*, *C. piscinale*, *C. nilssonii*, *C. ponderosum*, *S. corneum*, *M. hungaricum*. Моллюск-вселенец *T. astrachanicus* на ординации находится близко к озерным экосистемам и векторами характеризующим водохранилища, однако его близкое расположение к центру оси, говорит о незначительном предпочтении определенных условий характерных для этих экосистем, что возможно объясняется его низкой встречаемостью.

Реки имеют все градации скоростей течения – от бурного потока, до почти полного отсутствия движения воды, сопровождающегося образованием затяжных участков. При этом даже на участках с быстрой скоростью течения на прибрежных камнях (или других твердых предметах), малых участках, с единичными представителями макрофитов, можно обнаружить брюхоногих моллюсков (Жадин, 1952).

Биоценозы моллюсков речной экосистемы выделяются в отдельный кластер находящийся в нижней половине ординации (рис. 11). С речными векторами имеют низкую связь брюхоногие моллюски: *A. lacustris*, *L. truncatula*, *L. fontinalis*, *L. intermedia*, *A. bielzi*, *A. stelmachotius*, *C. leachi*, *C. pulchella*, *V. cristata* и др. Число видов моллюсков этого класса ниже в реках, по сравнению с озерами, и степень их корреляции с речными экосистемами ниже, чем с озерными. Представители крупных двустворчатых моллюсков: *A. stagnalis*, *P. complanata*, *P. elongata*, *U. limosus*, *U. protractus*, *C. musiva*, *C. nana* и др. тоже хуже

коррелируют с речными векторами. Основной состав выделенного речного биоценоза представлен таксонами отряда Luciniformes: *R. rivicola*, *A. solida*, *A. draparnaldi*, *M. ryckholti*, *P. amnicum*, *P. inflatum*, *N. moitessierianum*, *N. torquatum*, *E. tenuilineatum*, *E. alpinum*, *E. casertana*, *E. acuminata*, *E. fossarina*, *P. pulchella*, *P. subtruncata*, *H. dupuiana*, *H. conica*, *H. henslowana*, *H. ostroumovi*, *R. rosea*, *R. globularis* и др.

Показатель индекса сходства всех исследованных водоемов изменялся в широких пределах (от 0 до 73%). По результатам кластерного анализа нами выделено 3 пространственных группировки: речная, озерная и водохранилищная. Речной кластер имеет наибольшее сходство между малакофауной входящих в него объектов, средние значения имеет озерный кластер и минимальное водохранилищный.

По результатам исследований биоценотической структуры сообщества моллюсков, отдельные водоемы и водотоки объединены в группировки, приуроченные к соответствующим абиотическим условиям. При этом значительную вариабельность показали виды, приуроченные к экосистеме водохранилищ, расположенном на ординации между озерными и речными экосистемами. Виды расположенные рядом с векторами водохранилищ не имеют четкой биотопической приуроченности, что позволяет нам отнести их к эвриотопными, способными обитать в равных условиях в различных экосистемах. Рядом с векторами характеризующие озера, расположены в основном брюхоногие моллюски. К векторам речных экосистем в большей степени приурочены двустворчатые моллюски. Высокую корреляцию с ними имеет моллюск-вселенец *D. polymorpha*, что говорит о предпочтении им проточных условий. Другой вселенец этого рода *D. bugensis* больше тяготеет к условиям водохранилищ.

ГЛАВА 5. СЕЗОННАЯ И МЕЖГОДОВАЯ ДИНАМИКА ПОКАЗАТЕЛЕЙ КОЛИЧЕСТВЕННОГО РАЗВИТИЯ СООБЩЕСТВ МАЛАКОФАУНЫ РАЗНОТИПНЫХ ВОДНЫХ ОБЪЕКТОВ И ИХ СВЯЗЬ С ЭКОЛОГИЧЕСКИМИ ФАКТОРАМИ

Сезонная динамика малакофауны связана в основном с изменениями показателей ее количественного развития, обусловленными возрастными и размерными характеристиками популяции. Межгодовые различия зависят главным образом от времени появления новой генерации моллюсков, которое, в свою очередь, зависит от климатических и трофических условий.

В главе представлен сравнительный анализ количественного развития моллюсков в водных объектах разного типа, относящихся к бассейну Средней и Нижней Волги, установлены закономерности сезонной и многолетней динамики численности и биомассы сообществ моллюсков.

Для характеристики сообществ моллюсков использовали структурные показатели: численность, биомасса, встречаемость, а также рассчитанные на их основе индексы (доминирования Палия-Ковнацкого, индекс видового разнообразия Шеннона).

5.1. Сезонная и межгодовая динамика численности и биомассы моллюсков в Приплотинном плесе Куйбышевского водохранилища

Сезонную динамику количественного развития моллюсков в Приплотинном плесе Куйбышевского водохранилища наблюдали в 2012–2014 гг., в период с мая по октябрь.

Численность и биомасса моллюсков в различные месяцы вегетационного периода 2012 г. изменялись в пределах 272–8263 экз./м² и 40.09–580.01 г/м² соответственно (рис. 12). Минимальные показатели численности (272 экз./м²) отмечены весной при температуре 18 °С в момент появления новой генерации

моллюсков. Максимальные значения численности и биомассы (8263 экз./м² и 580.01 г/м² соответственно) регистрировались в августе при температуре 23 °С.

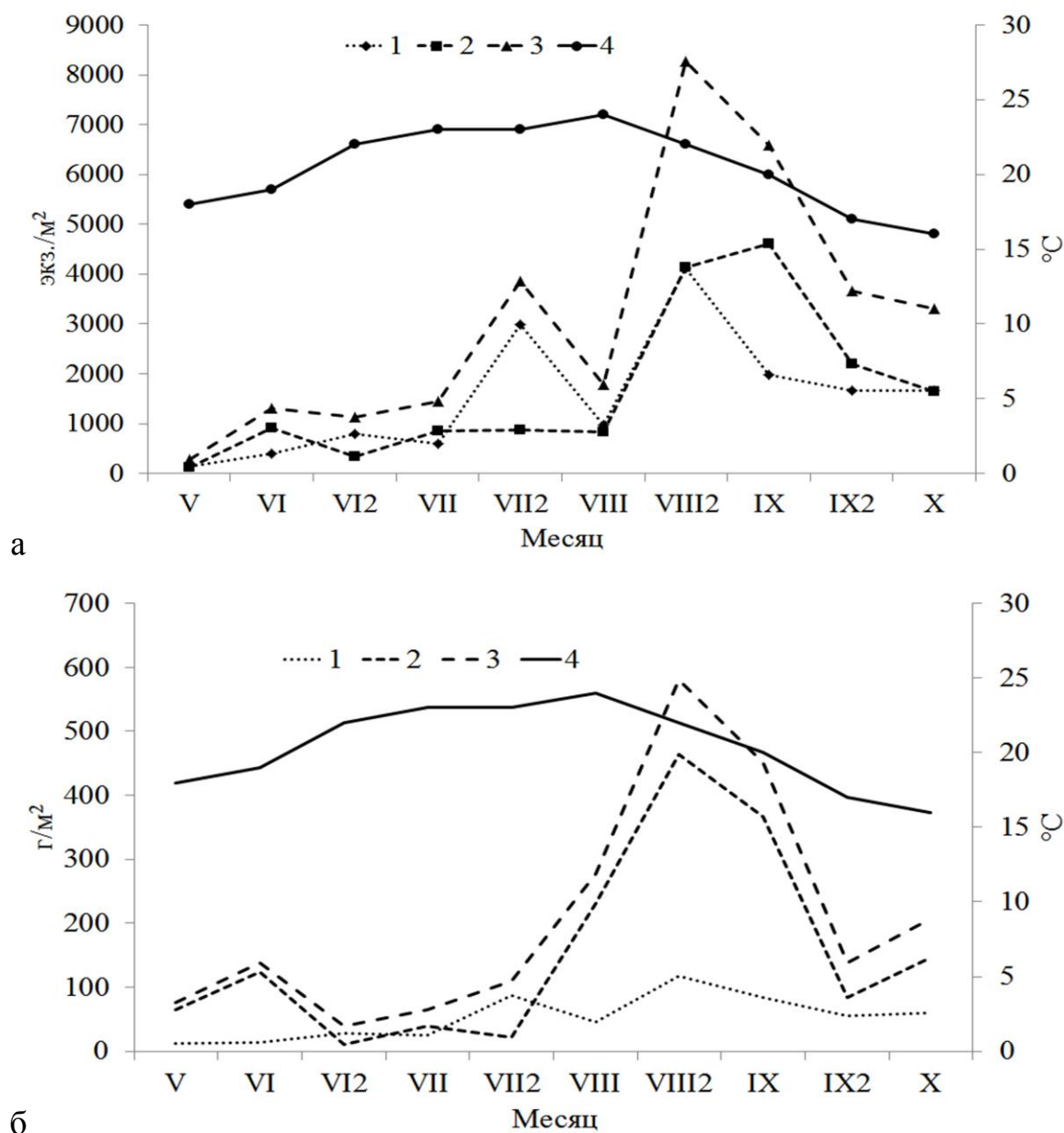


Рис. 12. Динамика численности (а) и биомассы (б) моллюсков в Приплотинном плесе Куйбышевского водохранилища 2012 г. 1 – брюхоногие; 2 – двустворчатые; 3 – общая; 4 – температура воды. V–X – месяц; VI2–IX2 – вторая половина месяца.

Количественные показатели сообществ моллюсков определяются развитием трех массовых видов, частота встречаемости которых достигала 100%: *L. naticoides*, *D. polymorpha*, *D. bugensis*. Степень доминирования этих видов в различные месяцы вегетационного периода существенно различалась (табл. 6).

Таблица 6

Состав доминирующего комплекса видов моллюсков в различные годы в Приплотинном плесе Куйбышевского водохранилища с указанием индекса доминирования (min и max)

Виды доминанты	Год		
	2012(май–октябрь)	2013(май–октябрь)	2014(май–октябрь)
<i>L. naticoides</i>	20–57%	16–41%	20–48%
<i>D. polymorpha</i>	11–39%	26–41%	14–35%
<i>D. bugensis</i>	17–39%	29–46%	19–48%

Как видно из рисунка 13, численность и биомасса каждого из доминирующих видов в период с мая по июль не превышала 700 экз./м² и 110 г/м² соответственно. Пик количественных показателей приходился на вторую половину августа, что обусловлено, по-видимому, длительным прогревом воды и накоплением сумм эффективных температур, благоприятных для развития моллюсков. Начиная со второй половины сентября численность и биомасса моллюсков *L. naticoides*, *D. polymorpha*, *D. bugensis* резко снижались в связи с падением температуры воды до 16 °С и, как следствие, прекращением появления новых генераций моллюсков.

Индексы видового разнообразия сообществ моллюсков, рассчитанные по численности и биомассе, имеют низкие значения в течение всего межлетнего периода, изменяясь в пределах 1.03–1.40 бит/экз. и 0.76–1.46 бит/г соответственно, что связано с ярко выраженным доминированием указанных видов.

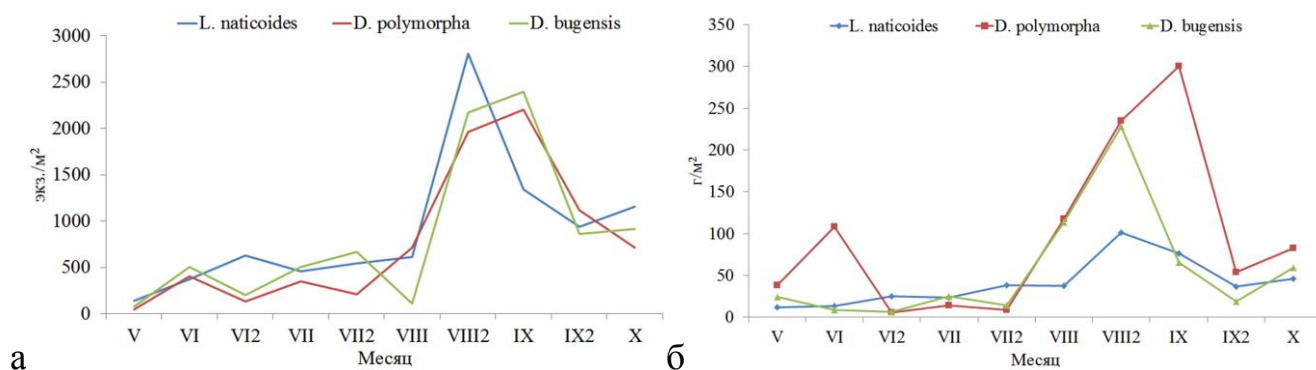


Рис. 13. Динамика численности (а) и биомассы (б) массовых видов моллюсков Приплотинного плеса Куйбышевского водохранилища в 2012 г. V–X – месяц; VI2–IX2 – вторая половина месяца.

Нами были установлены различия в сезонной динамике моллюсков в годы с разными температурными условиями. Так, температура воды в Приплотинном плесе Куйбышевского водохранилища в мае 2012 г. составляла 18 °С, что на 8 °С выше, чем в мае 2014 г. Несмотря на то, что состав доминирующего комплекса видов в 2012 и 2014 гг. был одинаковым и показатели количественного развития сообщества близки, пик развития моллюсков в 2012 г. отмечался в августе, тогда как в 2014 г. он приходился на сентябрь (рис. 14). Вероятно, это связано с более поздним появлением новых генераций моллюсков вследствие длительного прогревания воды до нормальных для начала размножения температур (16–18 °С) (Жадин, 1952).

Значения индекса видового разнообразия Шеннона в 2014 году мало отличались от показателей 2012 г., находясь в диапазоне 1.12–1.35 бит/экз. и 0.93–1.23 бит/г соответственно.

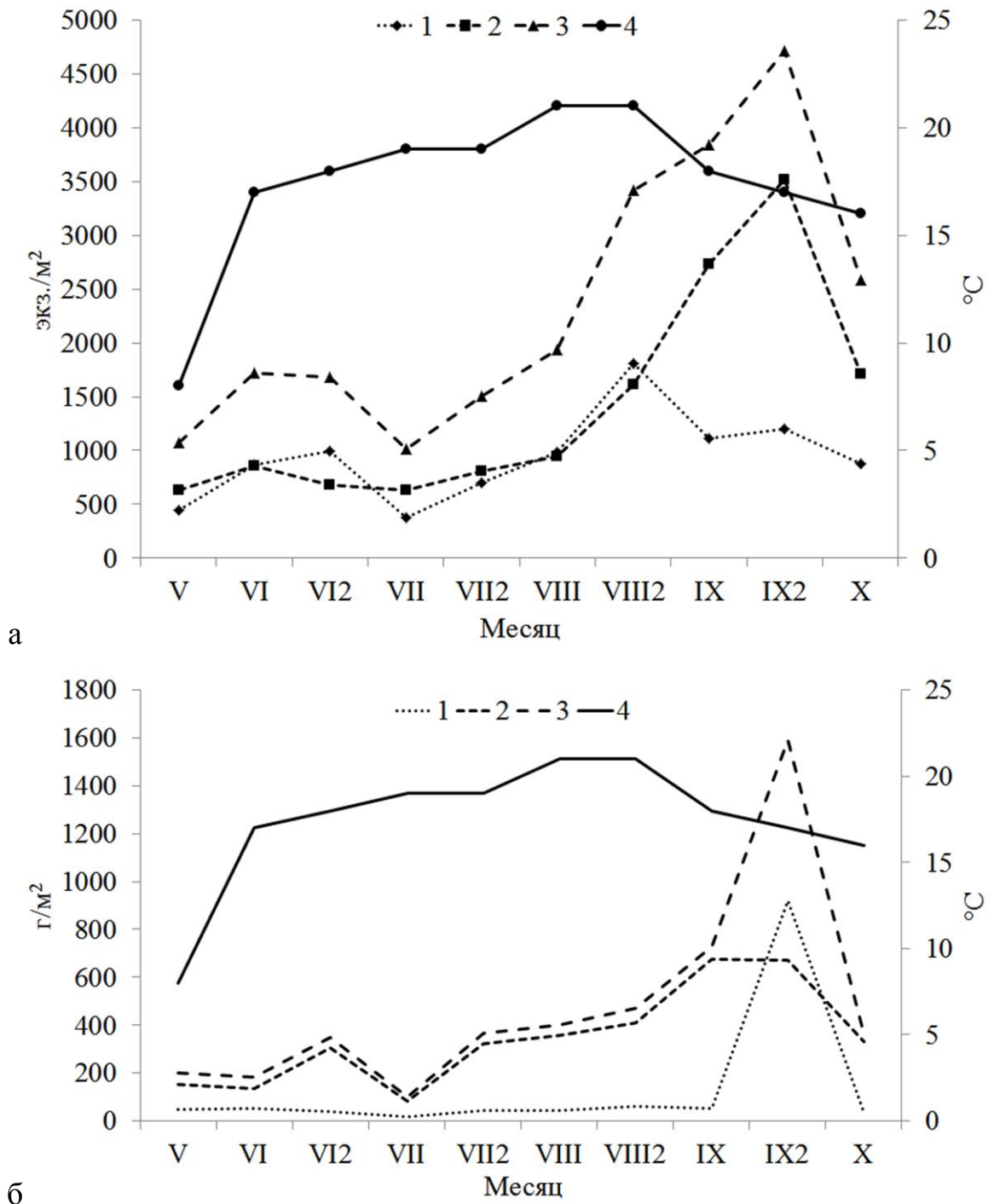


Рис. 14. Динамика численности (а) и биомассы (б) моллюсков в Приплотинном плесе Куйбышевского водохранилища 2014 г. 1 – брюхоногие; 2 – двустворчатые; 3 – общая; 4 – температура воды. V–X – месяц; VI2–IX2 – вторая половина месяца.

Межгодовая динамика сообществ моллюсков в Приплотинном плесе Куйбышевского водохранилища показана на примере 2012–2014 гг. Установлено, что в течение трех лет доминирующий комплекс видов не менялся и динамику количественных показателей определяли *L. naticoides*, *D. polymorpha*, *D. bugensis* (табл. 6). Среднегодовые показатели численности и биомассы малакофауны, несмотря на большой разброс максимальных и минимальных значений (272–8263 экз./м² и 39.478–1591.691 г/м² соответственно) в различные месяцы вегетационного периода, были достаточно близки (рис. 15). Средняя численность изменялась в пределах 1829–3796 экз./м², биомасса – 138.33 г/м²–363.93 г/м² (рис. 15), т.е. в многолетнем аспекте количественные показатели развития сообществ моллюсков Приплотинного плеса Куйбышевского водохранилища оставались достаточно стабильными.

Индекс видового разнообразия, рассчитанный по численности и биомассе, в течение всех трех лет имел низкие значения, не превышая 1.40 бит/экз. и 1.47 бит/г. соответственно.

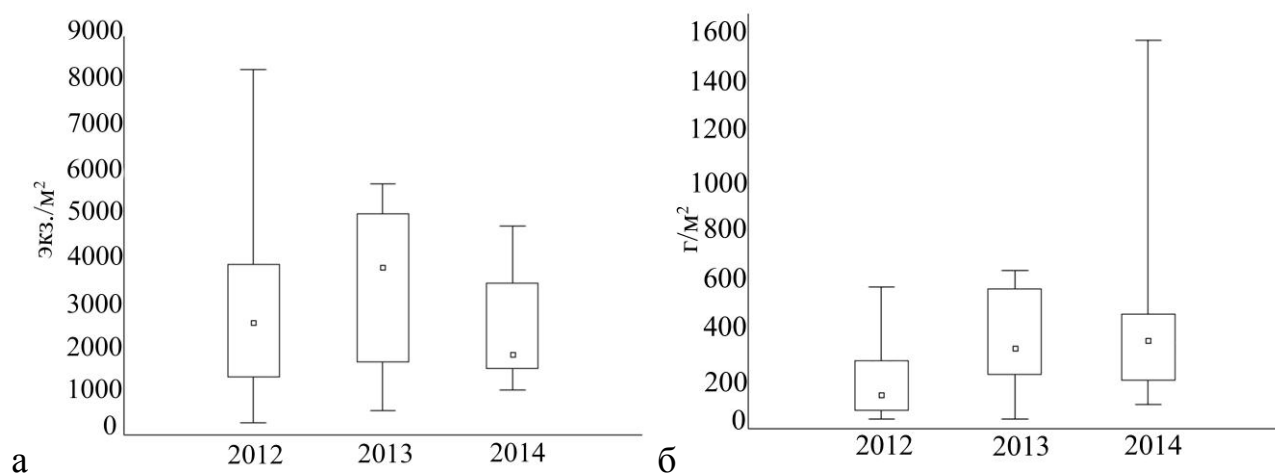


Рис. 15. Межгодовая динамика численности (а) и биомассы (б) моллюсков Приплотинного плеса Куйбышевского водохранилища 2012–2014 гг.

Для оценки связи количественных показателей сообществ моллюсков с экологическими факторами использованы гидрохимические и гидрофизические показатели, представленные в таблице 7. Такие факторы, как скорость течения, прозрачность, взвешенные вещества, электропроводность, азот аммонийный, азот нитритный и некоторые др. были исключены нами из расчетов, так как диапазон их изменений был незначителен и, следовательно, они не могли оказать существенного влияние на развитие моллюсков (табл. 7).

Таблица 7

Гидрохимические и гидрофизические показатели характеристики
исследованных участков волжских водохранилищ

Показатели	Приплотинный плес	Средний плес	Используемые сокращения
рН	7.7–8.1	7.7–8.2	рН
Электропроводность	295–397	345–443	–
Температура °С	16–24	13–24	Т
ХПК, мгО ₂ /л	26.7–34.6	17–22	COD
О ₂ мг/л	5.8–9.8	5.4–9.8	O2
Взвешенные в-ва, мг/л	н/о–3.4	н/о–8.3	SS
Азот аммонийный, мг/л	0.055–0.14	0.21–0.66	–
Азот нитритный, мг/л	0.004–0.02	0.003–0.01	–
Азот нитратный, мг/л	0.19–0.8	0.9–1.93	–
Кальций, мг/л	36–47	36–57	Ca
Фосфаты, мг/л	0.031–0.053	0.05–0.09	–
БПК ₅ , мгО ₂ /л	0.7–1.8	1.6–2.2	TDS
Железо, мг/л	0.032–0.149	0.09–0.22	–
Нефтепродукты, мг/л	0.024–0.032	0.02–0.06	Oil
Уровень воды, м	0–2	0–0.6	WL
Скорость течения, м/с	<0.01–0.02	0.1–0.3	V
Прозрачность, м	0.8–2.2	0.6–3.4	S

Примечание: «–» – не используемые в работе значения

Для анализа был использован канонический анализ соответствий (CCA) (ter Braak, Smilauer, 2002). Результаты показали значимую (49%) связь представленных канонических осей с развитием различных таксонов

малакофауны (рис. 16). На первой оси выявляется значительная нагрузка градиента дискриминанта между изучаемыми видами (0.639), вторая, третья и четвертая оси также имеют важное значение в градиенте дискриминанта – 0.524, 0.412 и 0.324 соответственно.

Основная часть векторов, в наибольшей степени (≥ 0.889) коррелирующих между собой, расположена в верхней правой части рисунка. Однако, малое число видов, находящихся рядом с этими переменными, характеризует данные гидрофизические и гидрохимические показатели как нейтральные, оказывающие незначительное влияние на развитие таксонов. Определяющим фактором для развития моллюсков, как видно из построенной ординационной диаграммы, является температура воды (рис. 16).

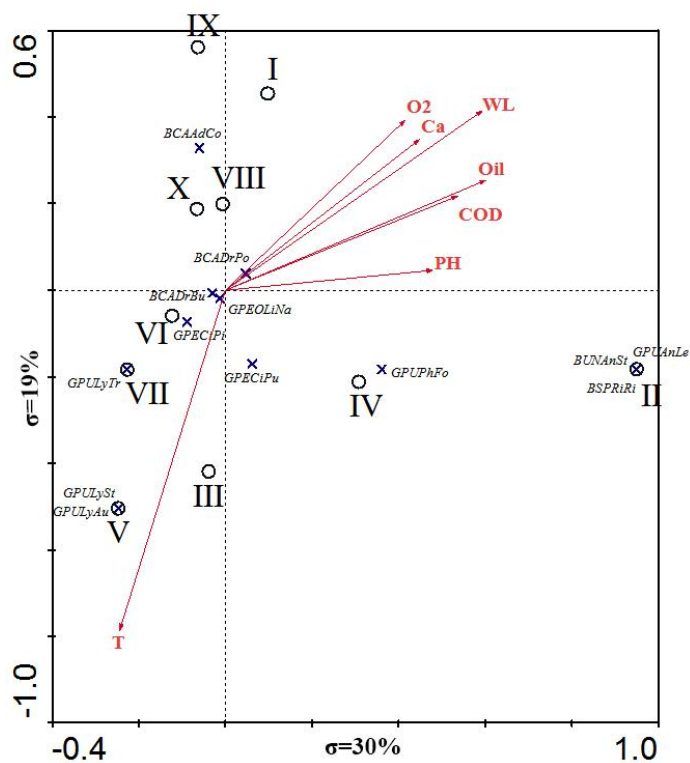


Рис. 16. Диаграмма ординации ССА (триплет) моллюсков Приплотинного плеса Куйбышевского водохранилища, вдоль экологических градиентов. Коды видов приведены в Приложение.

Установлено, что незначительные изменения таких факторов, как уровень воды, содержание нефтепродуктов, кальция, растворенного кислорода, ХПК и рН не способны оказать значимого влияния на развитие моллюсков. Основным фактором, влияющим на их развитие, является температура воды, что было убедительно показано при описании сезонной динамики сообществ и следует из построенной нами ординационной диаграммы.

Таким образом, в результате проведенных исследований показано, что сезонная динамика развития моллюсков определяется температурой воды. Снижение температуры воды плеса в весенний период приводит к смещению пика развития моллюсков с августа на сентябрь. Сезонную и межгодовую динамику моллюсков определяют три массовых вида: *L. naticoides*, *D. polymorpha*, *D. bugensis*. Индекс видового разнообразия Шеннона, рассчитанный и по численности и биомассе, в течение всех лет исследований имел низкие значения.

5.2. Сезонная и межгодовая динамика численности и биомассы моллюсков в Среднем плесе Саратовского водохранилища

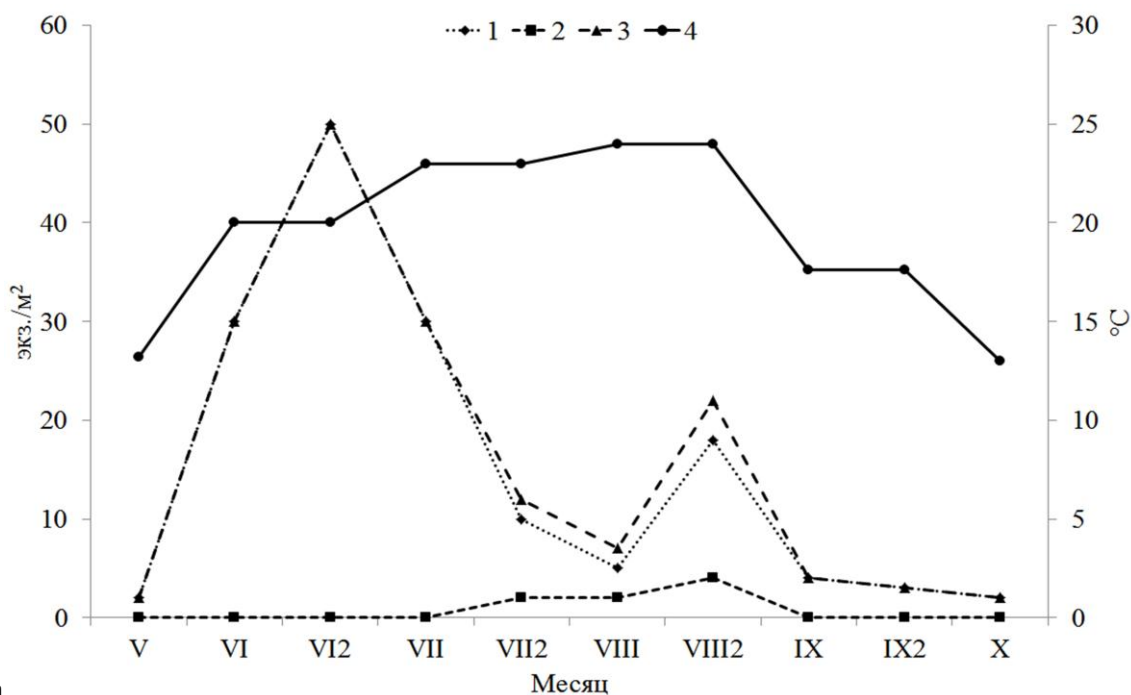
Изучение сезонной и межгодовой динамики количественного развития моллюсков проводилось в Среднем плесе Саратовского водохранилища с мая по октябрь 2012–2014 гг. Средний плес Саратовского водохранилища, по сравнению с Приплотинным плесом Куйбышевского водохранилища, подвержен меньшему антропогенному воздействию. Расположение этого участка Саратовского водохранилища на достаточно большом расстоянии от Жигулевской и Балаковской ГЭС приводит к тому, что воздействие зарегулирования стока реки здесь минимизировано, но эхом отдаются небольшие колебания уровня воды, связанные с работой Жигулевской ГЭС (Гидрометеорологический режим..., 1978).

Гидрохимический состав воды Среднего плеса Саратовского водохранилища во многом формируется под влиянием транзитного переноса загрязняющих веществ из Куйбышевского водохранилища. Так, в 2012 г.

загрязненность поверхностных вод в Приплотинном плесе Куйбышевского водохранилища соответствовала классу качества 3А – «загрязненная», а удельный комбинаторный индекс загрязненности воды (УКИЗВ) составил 2.83; в Среднем плесе Саратовского водохранилища вода соответствовала классу качества 3А – «загрязненная» и УКИЗВ составил 2.78 (Государственный доклад..., 2013)

Отбор проб был произведен на трех станциях: 1 – литораль левого берега Среднего плеса Саратовского водохранилища, 2 – русловой участок, 3 – литораль правого берега.

Левый берег. Сезонная динамика численности и биомассы моллюсков на левом берегу Среднего плеса в 2012 г. имеет следующие особенности. В различные месяцы вегетационного периода численность и биомасса моллюсков изменялись в пределах 2–50 экз./м², 0.057–118.61 г/м² соответственно (рис. 17). Наиболее высокие значения численности было зарегистрировано в июне, когда температура воды достигала 20 °С, биомассы – в августе при температуре 24 °С. Низкие показатели численности и биомассы отмечены весной и осенью и обусловлены низкой температурой воды (до 13 °С).



а

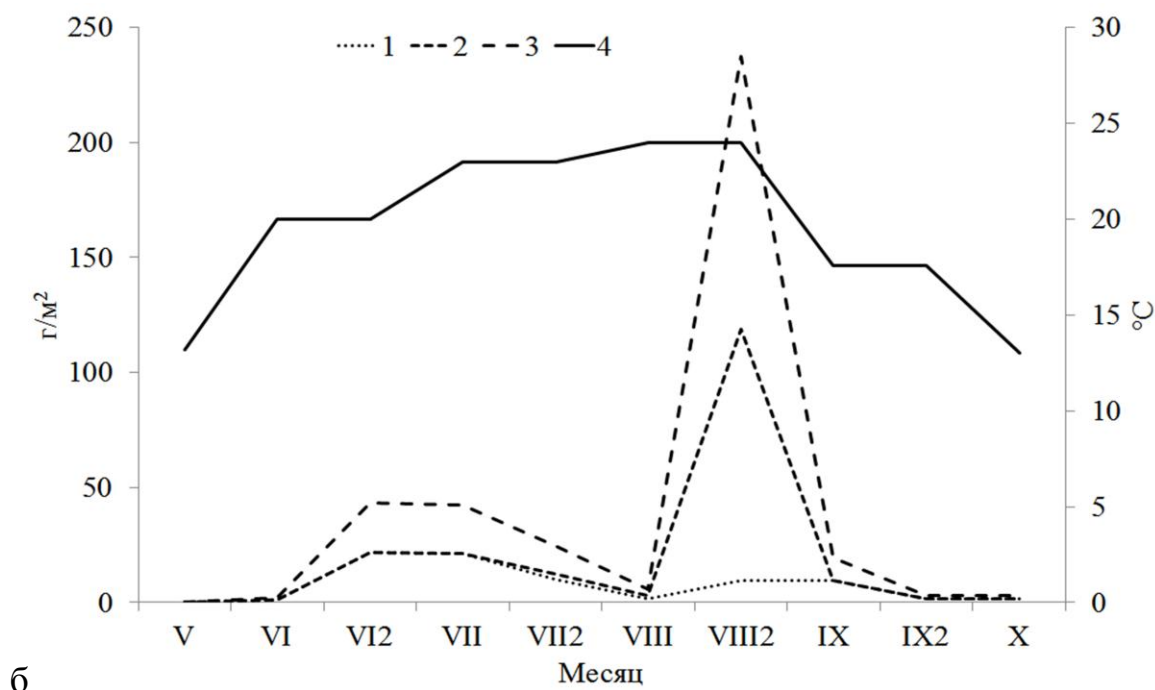


Рис. 17. Динамика численности (а) и биомассы (б) моллюсков на литорали левого берега Среднего плеса Саратовского водохранилища 2012 г. 1 – брюхоногие; 2 – двустворчатые; 3 – общая; 4 – температура воды. V–X – месяц; VI2–IX2 – вторая половина месяца.

Динамика показателей количественного развития сообществ малакофауны определяется тремя видами брюхоногих моллюсков *V. viviparus*, *L. auricularia*, *L. naticoides* (встречаемость в пробах 50, 30 и 20%, соответственно), имеющих различную степень доминирования в течение вегетационных периодов 2012–2014 гг. (табл. 8).

Таблица 8

Состав доминирующего комплекса видов моллюсков в различные годы в Среднем плесе (левый берег) с указанием индекса доминирования (min и max)

Виды доминанты	Левый берег		
	2012(май–октябрь)	2013(май–октябрь)	2014(май–октябрь)
<i>L. auricularia</i>	0–28%	0–17%	0–10%
<i>L. naticoides</i>	0–40%	0–33%	0–39%
<i>V. viviparus</i>	0–30%	0–20%	0–60%

Численность и биомасса доминирующих видов изменяются в пределах 0–40 экз./м² и 0–18.36 г/м² соответственно. Пик количественного развития наблюдается в середине лета, что связано с активным началом новых генерации моллюсков. Осенью количественные показатели развития моллюсков падают. Роль двустворчатых моллюсков в сообществах малакофауны левобережья Среднего плеса невелика, их встречаемость не превышала 10%.

Индексы видового разнообразия, рассчитанные по численности и биомассе, имеют низкие значения в течение всего межлетнего периода, изменяясь в пределах 0–1.24 бит/экз. и 0–1.35 бит/г соответственно. Это связано с резким доминированием указанных выше видов.

Установлено, что в течение всех трех лет исследования, с 2012 по 2014 гг., динамику количественных показателей развития моллюсков также определяли *L. auricularia*, *L. naticoides*, *V. viviparus* (табл. 8). Среднегодовые величины численности моллюсков были близки и изменялись в пределах 6 экз./м²–13 экз./м², биомассы 2.69 г/м²–6.35 г/м² (рис. 18), однако максимальные и минимальные их значения отличались более значимо: 0–69 экз./м² и 0–118.61 г/м² соответственно (рис. 18). Следует отметить, что в межгодовом аспекте количественные показатели развития сообществ моллюсков левого берега Среднего плеса, остаются достаточно стабильными.

Индекс видового разнообразия, рассчитанный по численности и биомассе, в течение всех трех лет имел низкие значения, и не превышал 2.17 бит/экз. и 1.46 бит/г.

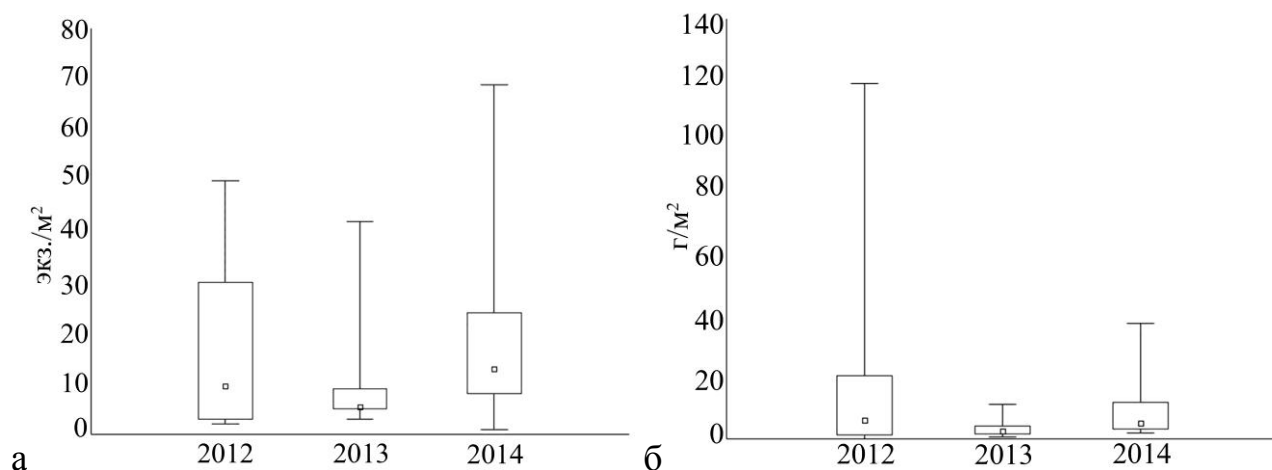


Рис. 18. Межгодовая динамика численности (а) и биомассы (б) моллюсков Среднего плеса Саратовского водохранилища (левый берег) 2012–2014 гг.

Результаты использования канонического анализа соответствий показывают значимую (42%) связь представленных канонических осей с различными таксонами малакофауны (рис. 19). На первой оси выявляется значительная нагрузка градиента дискриминанта между изучаемыми видами (0.454). Остальные оси также имеют важное значение в градиенте дискриминанта – 0.524, 0.412 и 0.324 соответственно.

Высокая изменчивость направления векторов свидетельствует о значительных взаимосвязях экологических градиентов.

Экологические векторы имеют разную длину, что говорит об их неоднозначном воздействии на развитие сообществ моллюсков. Кроме температуры, в число значимых факторов входит уровень воды, а к числу наименее значимых относится минерализация воды, оказывающая незначительное влияние на сообщество моллюсков.

Установлено, что литоральной зоне у левого берега Среднего плеса Саратовского водохранилища наибольшее влияние на развитие моллюсков оказывают температура и уровень воды. Прочие факторы (взвешенные вещества, скорость течения, концентрация кислорода и кальция в воде) не оказывают значимого влияния на формирование малакофауны.

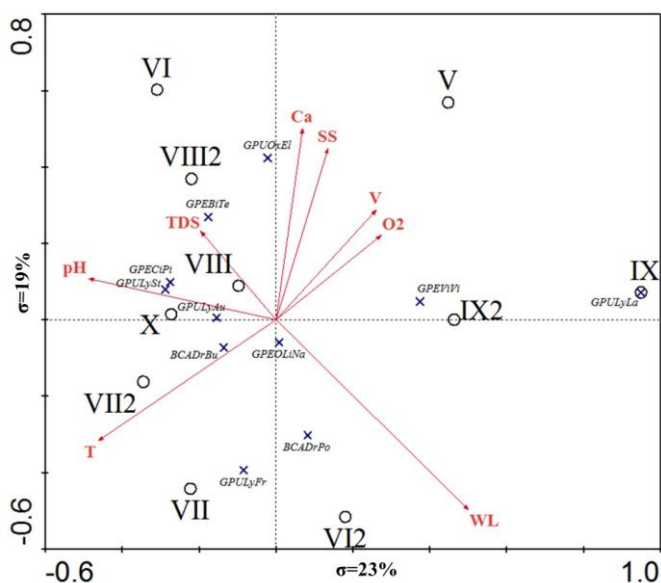


Рис. 19. Диаграмма ординации ССА (триплет) моллюсков Среднего плеса Саратовского водохранилища (левый берег), вдоль экологических градиентов. Коды видов приведены в Приложение.

Русло. Численность и биомасса моллюсков на русловом участке Среднего плеса Саратовского водохранилища в 2012 г. в различные месяцы вегетационного периода изменялась в пределах 123–574 экз./м² и 112.25–780.11 г/м² соответственно (рис. 20). Наиболее высокие показатели их количественного развития были зарегистрированы в июле при температуре 21 °С, минимальные отмечены осенью при температуре 12 °С (рис. 20).

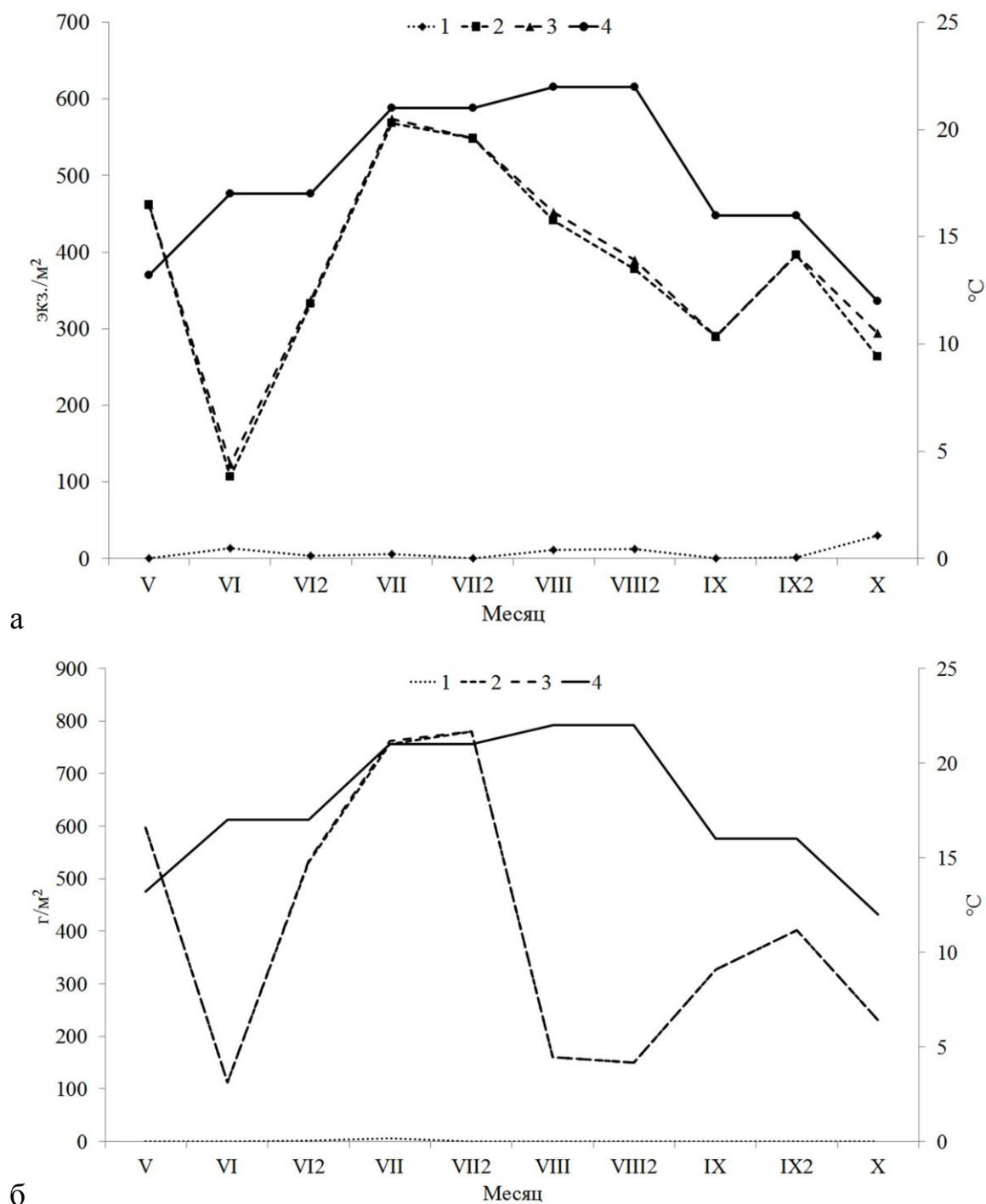


Рис. 20. Динамика численности (а) и биомассы (б) моллюсков на русле Среднего плеса Саратовского водохранилища 2012 г. 1 – брюхоногие; 2 – двустворчатые; 3 – общая; 4 – температура воды. V–X – месяц; VI2–IX2 – вторая половина месяца.

Изменение количественных показателей определяется в основном развитием двух представителей класса двустворчатых моллюсков *D. polymorpha* и *D. bugensis*. (частота встречаемости в пробах 100%), степень доминирования которых в различные месяцы вегетационного периода имела различные значения (табл. 9).

Таблица 9

Состав доминирующего комплекса видов моллюсков в различные годы в Среднем плесе (русло) с указанием индекса доминирования (min и max)

Виды доминанты	Русло		
	2012(май–октябрь)	2013(май–октябрь)	2014(май–октябрь)
<i>D. polymorpha</i>	13–45%	11–38%	10–16%
<i>D. bugensis</i>	51–76%	10–71%	52–80%

На рис. 21 показана динамика численности и биомассы доминирующих видов. Максимальные показатели численности и биомассы приходятся на середину лета, что обусловлено длительным прогревом воды и накоплением к этому времени сумм эффективных температур, благоприятных для развития моллюсков. Начиная с августа количественные показатели моллюсков *D. polymorpha* и *D. bugensis* постепенно снижаются в связи с уменьшением числа новых генераций в этот период (рис. 21).

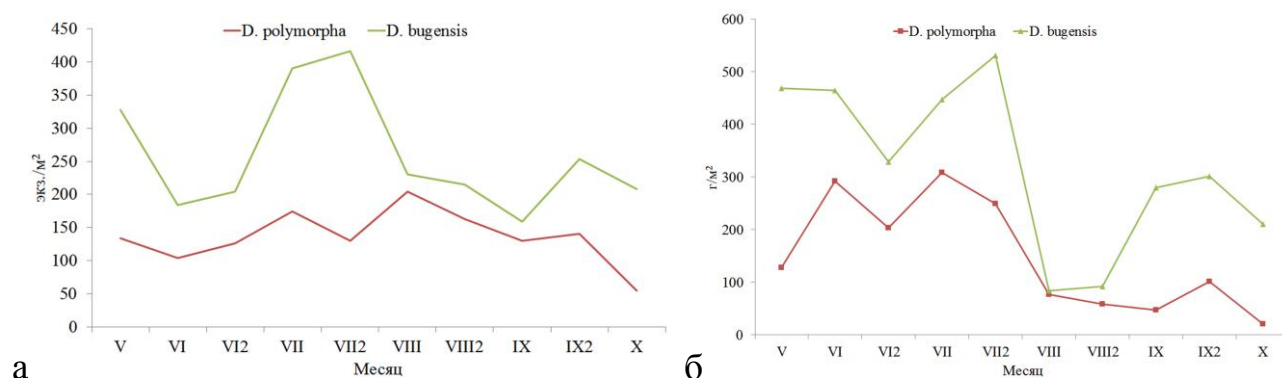


Рис. 21. Динамика численности (а) и биомассы (б) массовых видов моллюсков Среднего плеса Саратовского водохранилища (русло) 2012 г.

На русле количественные показатели брюхоногих моллюсков низкие, и их роль в развитие сообщества мала.

Индексы видового разнообразия, рассчитанные по численности и биомассе моллюсков, имеют низкие значения в течение всего меженного периода, изменяясь в пределах 0.6–0.9 бит/экз. и 0.13–0.7 бит/г соответственно.

В межгодовом аспекте, с 2012 по 2014 гг., динамику количественного развития моллюсков определяли два массовых вида: *D. polymorpha* и *D. bugensis*. Средняя численность моллюсков изменялась в пределах 201–393 экз./м², биомасса 238.97–365.12 г/м² (рис. 22). Границы колебания максимальных и минимальных показателей в различные месяцы вегетационного периода были достаточно велики (90–733 экз./м² и 60.75–997.84 г/м² соответственно) (рис. 22).

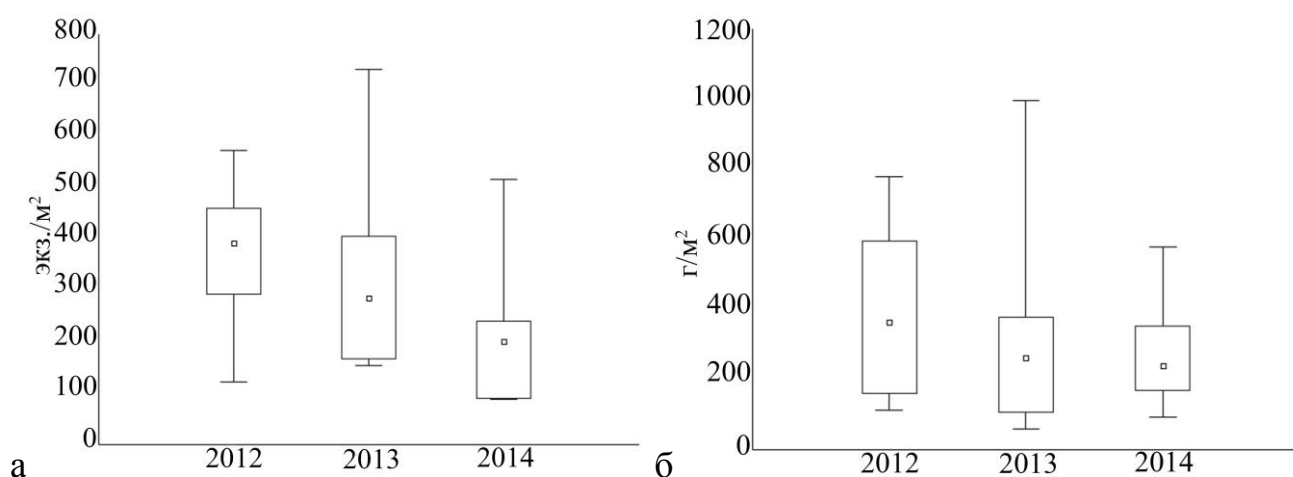


Рис. 22. Межгодовая динамика численности (а) и биомассы (б) моллюсков Среднего плеса Саратовского водохранилища (русло) 2012–2014 гг.

Индексы видового разнообразия, рассчитанные по численности и биомассе, имеют низкие значения в течение всех трех лет, изменяясь в пределах 0.65–1.30 бит/экз. и 0.37–1.50 бит/г соответственно.

Результаты канонического анализа соответствий (ССА) демонстрируют значимую связь (44%) представленных канонических осей между видами и градиентами факторов (рис. 23).

На первой оси выявляется значительная нагрузка градиента дискриминанта между изучаемыми видами (0.781). Вторая, третья и четвертая оси также имеют важное значение в градиенте дискриминанта – 0.571, 0.347 и 0.189 соответственно.

Самым длинным вектором является скорость течения и сообщество моллюсков, расположенное вдоль него испытывают значительное влияние этого фактора. Самый короткий вектор – концентрация кислорода в воде, т.е. расположенные вдоль него виды испытывают наименьшее влияние этого показателя (рис. 23).

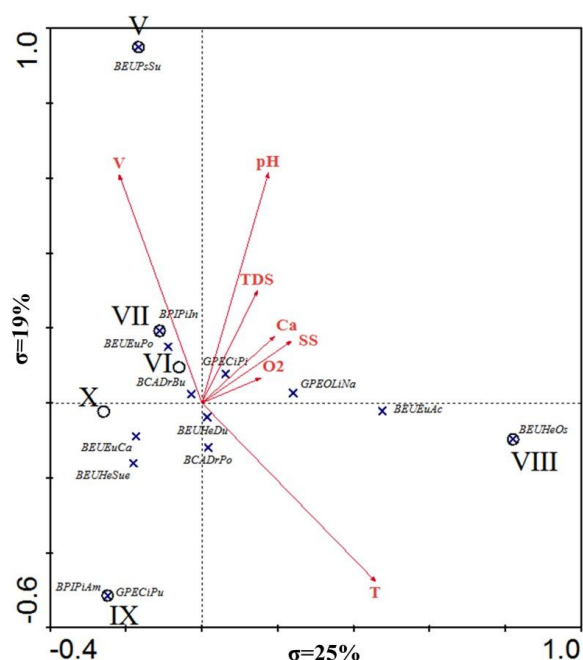
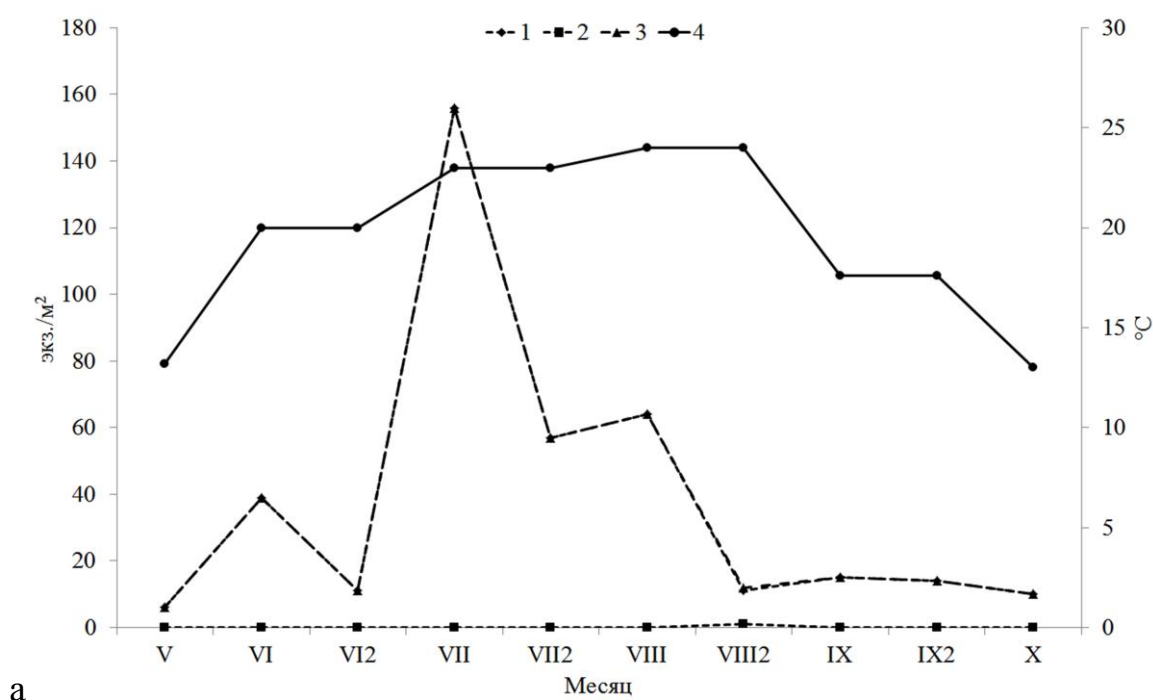


Рис. 23. Диаграмма ординации ССА (триплет) моллюсков Среднего плеса Саратовского водохранилища (русло), вдоль экологических градиентов. Коды видов приведены в Приложение.

Нами установлено, что определяющими факторами развития моллюсков на русловом участке Среднего плеса Саратовского водохранилища являются температура и скорость течения. Незначительные изменения таких факторов, как взвешенные вещества, минерализация, водородный показатель, концентрация

кислорода и кальция в воде, не оказывают значимого влияния на развитие моллюсков.

Правый берег. Численность и биомасса моллюсков в литоральной зоне правого берега Среднего плеса в 2012 г. в различные месяцы вегетационного периода изменялась в пределах 6–156 экз./м² и 0.98–72.85 г/м² (рис. 24). Наиболее высокое значение численности и биомассы было зарегистрировано в июле при температуре 23 °С. Минимальные показатели численности и биомассы отмечены весной и осенью при температуре 13 °С (рис. 24).



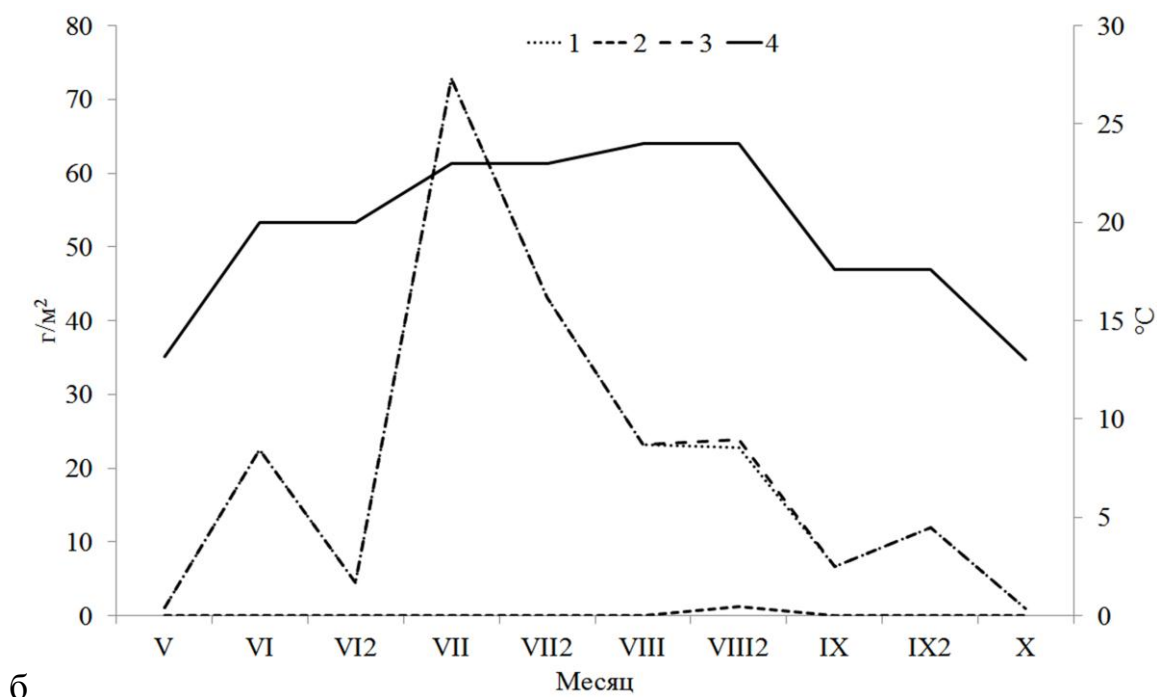


Рис. 24 Динамика численности (а) и биомассы (б) моллюсков на литорали правого берега Среднего плеса Саратовского водохранилища 2012 г. 1 – брюхоногие; 2 – двустворчатые; 3 – общая; 4 – температура воды. V–X – месяц; VI2–IX2 – вторая половина месяца.

Динамика количественных показателей малакофауны, также как и на левом берегу, обусловлена развитием наиболее массовых видов брюхоногих моллюсков *L. auricularia*, *L. intermedia*, *L. fragilis*, *L. fontinalis*, *V. viviparus* (частота встречаемости в пробах 50, 50, 50, 70, 60% соответственно), индексы доминирования которых представлен в таблице табл. 10.

Они формируют достаточно высокие численность и биомассу, значения которых изменяются в пределах 0–114 экз./м², 0–20.68 г/м² соответственно. Количественно показатели развития этих видов изменялись неравномерно и достигали максимума в начале лета, что связано с появлением новых генераций в этот период. Весной и осенью численность и биомасса моллюсков были более низкими. В этой части водохранилища двустворчатые моллюски регистрируются редко, их роль в развитие сообщества низкая ($\leq 10\%$).

Таблица 10

Состав доминирующего комплекса видов моллюсков в различные годы в Среднем плесе (правый берег) с указанием индекса доминирования (min и max)

Виды доминанты	Правый берег		
	2012(май–октябрь)	2013(май–октябрь)	2014(май–октябрь)
<i>L. auricularia</i>	0–53%	0–18%	0–14%
<i>L. intermedia</i>	0–30%	0–10%	0–13%
<i>L. fragilis</i>	0–43%	0–19%	0–21%
<i>L. fontinalis</i>	0–24%	0–16%	0–10%
<i>V. viviparus</i>	0–13%	0–40%	0–27%

Индексы видового разнообразия, рассчитанные по численности и биомассе моллюсков, имеют низкие значения в течение всего межлетнего периода, изменяясь в пределах 0.67–1.32 бит/экз. и 0.36–1.65 бит/г соответственно.

Как показал анализ межгодовой динамики показателей количественного развития сообществ моллюсков на пойменном участке правого берега Среднего плеса Саратовского водохранилища за период 2012–2014 гг., в течение всего времени исследования ее определяли 5 массовых видов: *L. auricularia*, *L. intermedia*, *L. fragilis*, *L. fontinalis*, *V. viviparus*. Средняя численность моллюсков изменялась в пределах 14–42 экз./м², биомасса 17.23–22.08 г/м² (рис. 25). Разброс количественных показателей развития моллюсков в этом районе были достаточно велики: пределы изменения численности составили 90–733 экз./м², биомассы – 60.75–997.84 г/м².

Надо отметить, что доминирование массовых видов из рода *Lymnaea* отмечается преимущественно в первой половине лета, тогда как во второй половине преобладает моллюск *V. viviparus*.

Индекс видового разнообразия, рассчитанный по численности и биомассе, в течение всех трех лет имел низкие значения, изменяясь в пределах 0.64–2.23 бит/экз. и 0.36–2.03 бит/г соответственно. Надо отметить, что данный показатель разнообразия был самым высоким в сравнении с другими биотопами Среднего плеса Саратовского водохранилища.

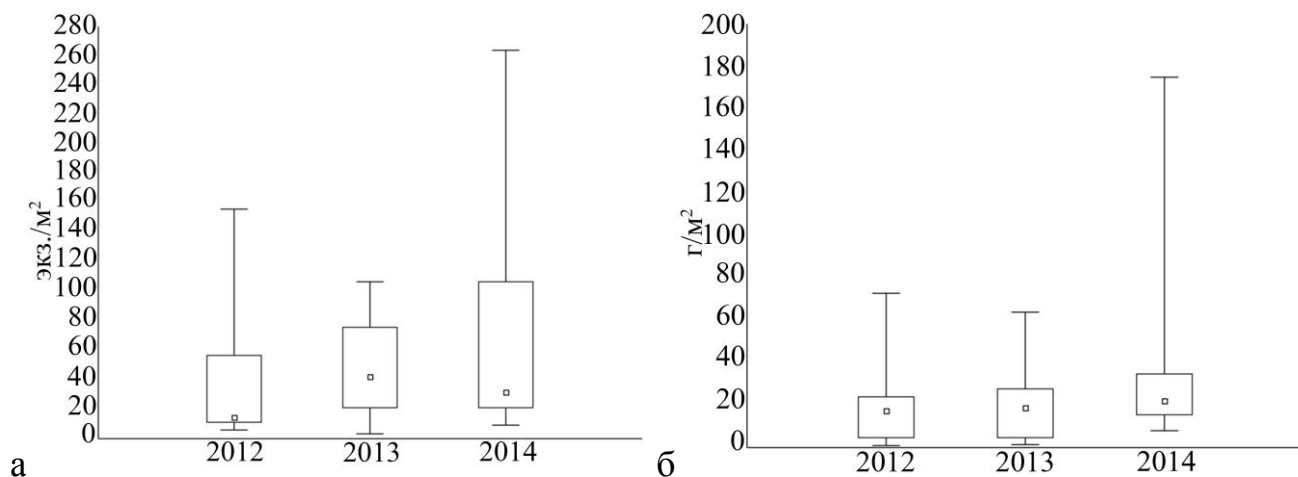


Рис. 25. Межгодовая динамика численности (а) и биомассы (б) моллюсков Среднего плеса Саратовского водохранилища (правый берег) 2012–2014 гг.

Результаты канонического анализа соответствий (ССА) демонстрируют значимую связь (42%) представленных канонических осей, между таксонами и градиентами факторов (рис. 26). На первой оси была значительная нагрузка градиента дискриминанта между изучаемыми видами (0.424). Вторая, третья и четвертая оси также имели важное значение в градиенте дискриминанта – 0.291, 0.221 и 0.127 соответственно.

Самый длинный вектор – температура воды, т.е. он оказывает наибольшее влияние на виды, расположенные вдоль него. Самый короткий вектор – водородный показатель, т.е. расположенные вдоль него виды испытывают наименьшее влияние этого фактора.

Определяющими факторами развития моллюсков являются температура и уровень воды. Такие факторы, как взвешенные вещества, минерализация, концентрации кислорода и кальция в воде не оказывают значимого влияния на развитие моллюсков (табл. 11).

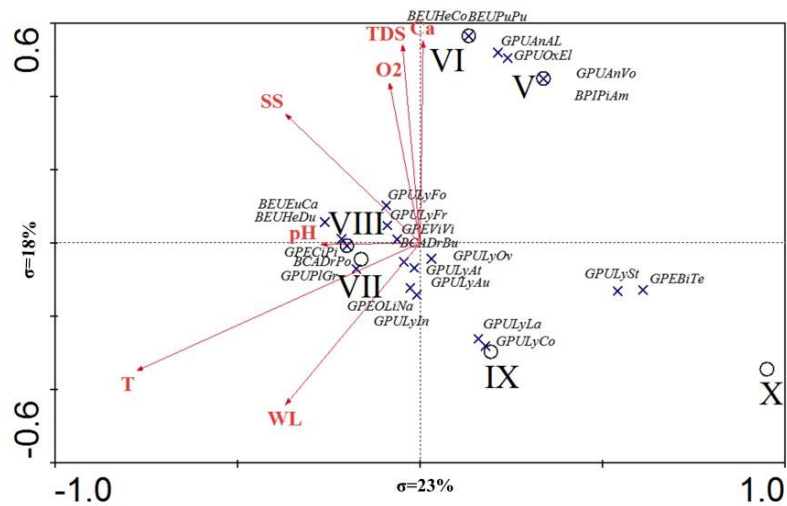


Рис. 26. Диаграмма ординации ССА (триплет) моллюсков Среднего плеса Саратовского водохранилища (правый берег), вдоль экологических градиентов. Коды видов приведены в Приложение.

В результате исследования было установлено, что сезонная динамика развития моллюсков Среднего плеса Саратовского водохранилища определяется температурой прогревания воды, и пики их развития отмечаются в летние месяцы. Сезонную и межгодовую динамику моллюсков на разных станциях плеса определяют различные виды. В районе левобережной литорали: *L. auricularia*, *L. naticoides*, *V. viviparus*; на русле: *D. polymorpha*, *D. bugensis*; в районе правобережной литорали: *L. auricularia*, *L. intermedia*, *L. fragilis*, *L. fontinalis*, *V. viviparus*.

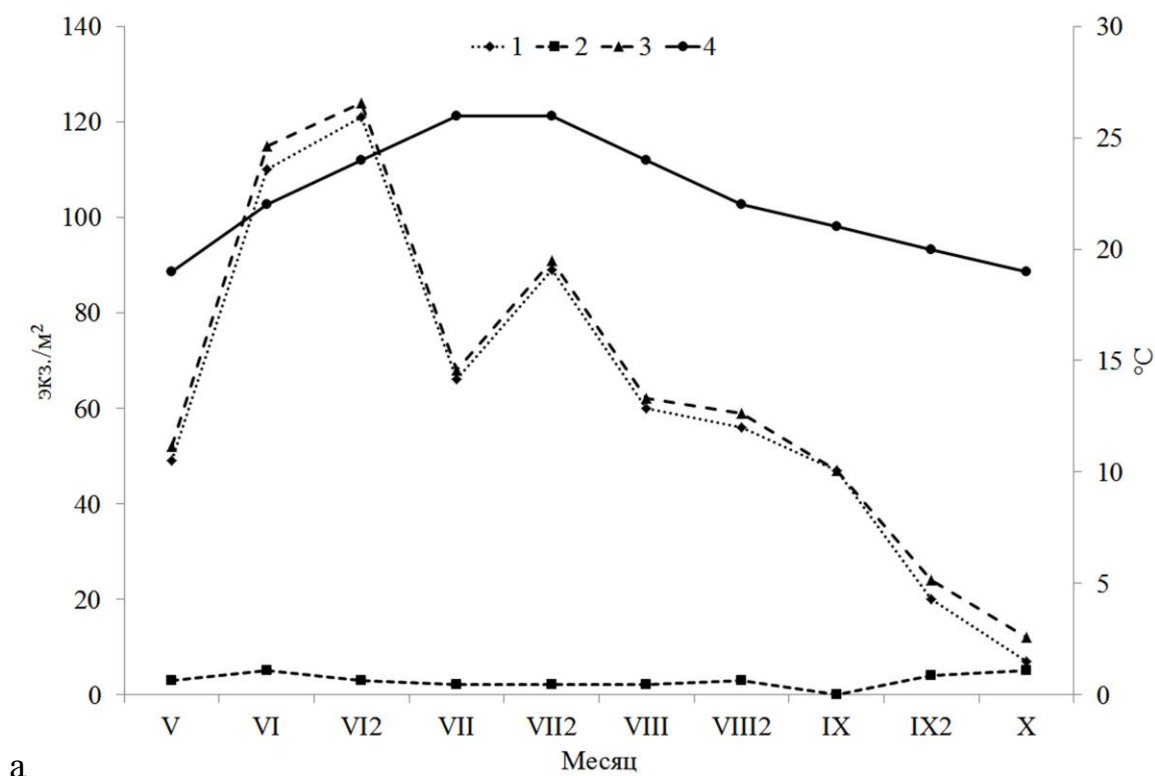
Формирование комплекса доминирующих видов на различных участках Среднего плеса Саратовского водохранилища связано с различиями абиотических и биотических условий. В затишных заросших участках прибрежной зоны преимущественное развитие получают представители брюхоногих моллюсков, тогда как на русле, на течении, преобладают двустворчатые. Индекс видового разнообразия Шеннона в течение всех лет имел низкие показатели во всех исследованных районах водоема. Наиболее значимыми факторами для развития

моллюсков на литоральных станциях являются температура и уровень воды, на русле – температура воды и скорость течения.

5.3. Сезонная и межгодовая динамика численности и биомассы моллюсков в озере Круглое

Озеро Круглое расположено на территории Мордовинской поймы национального парка (НП) Самарская Лука, т.е. интенсивного антропогенного воздействия на водоем не оказывается.

Численность и биомасса моллюсков в вегетационный период 2012 г. (с мая по октябрь) изменялись в пределах 12–124 экз./м² и 9.77–120.48 г/м² (рис. 27) соответственно. Наиболее высокие показатели количественного развития были зарегистрированы в июне, при температуре воды 24 °С. Минимальные показатели численности и биомассы моллюсков отмечались весной и осенью при температуре воды 19 °С.



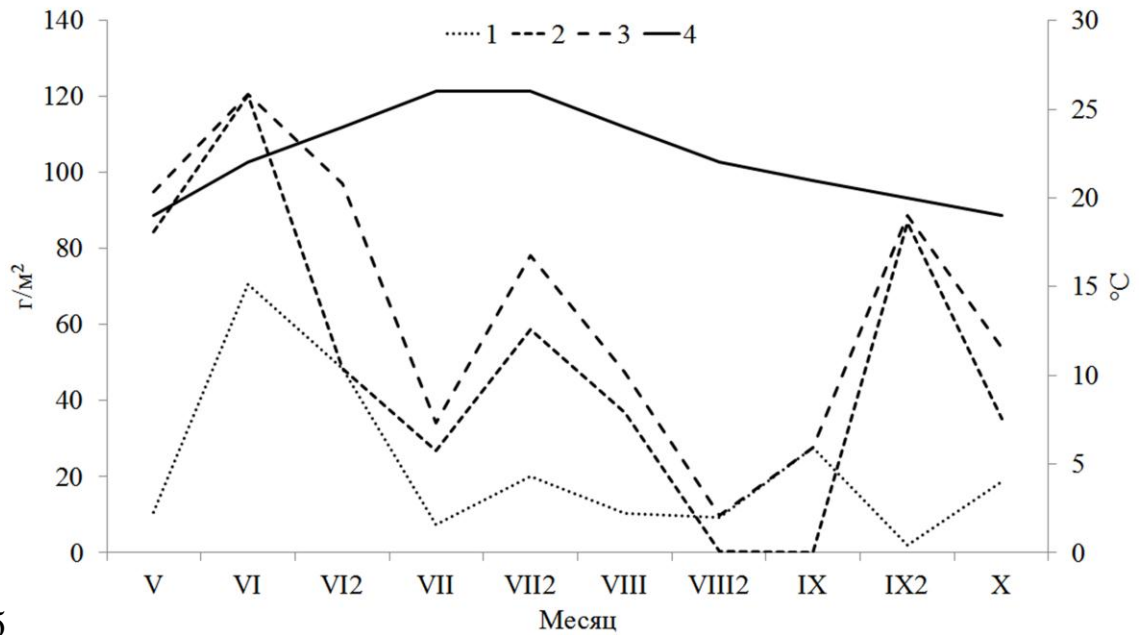


Рис. 27. Динамика численности (а) и биомассы (б) моллюсков оз. Круглое в 2012 г. 1 – брюхоногие; 2 – двустворчатые; 3 – общая; 4 – температура воды. V–X – месяц; VI2–IX2 – вторая половина месяца.

Динамика количественных показателей развития моллюсков определяется развитием шести видов (частота встречаемости в пробах 70, 50, 70, 70, 30, 30% соответственно): *P. planorbis*, *A. vortex*, *B. tentaculata*, *V. viviparus*, *C. piscinale*, *C. nilssonii*, индекс доминирования которых имел различные значения в разные периоды (табл. 11).

Таблица 11

Состав доминирующего комплекса видов моллюсков в различные годы в оз.

Круглое с указанием индекса доминирования (min и max)

Виды доминанты	Год		
	2012(май–октябрь)	2013(май–октябрь)	2014(май–октябрь)
<i>P. planorbis</i>	0–44%	0–19%	0–9%
<i>A. vortex</i>	0–20%	0–9%	0–8%
<i>B. tentaculata</i>	0–41%	0–33%	36–70%
<i>V. viviparus</i>	0–35%	0–27%	0–12%
<i>C. piscinale</i>	0–10%	0–10%	0–10%
<i>C. nilssonii</i>	0–10%	0–10%	0–10%

Максимальные количественные показатели указанных видов приходятся на первую половину лета (65 экз./м² и 67.61 г/м²). С первой половины августа численность и биомасса моллюсков постепенно снижались и их значения с этого момента до конца вегетационного периода изменялись в пределах 0–31 экз./м² и 0–32.67 г/м².

Индексы видового разнообразия, рассчитанные по численности и биомассе, имели низкие значения в течение всего межлетнего периода, изменяясь в пределах 0.99–1.81 бит/экз. и 0.26–1.47 бит/г соответственно. Низкие показатели разнообразия обусловлены резким доминированием указанных выше видов в сообществах моллюсков.

Как показал анализ межгодовой динамики развития моллюсков в оз. Круглое, в период 2012–2014 гг. состав доминирующего комплекса видов не изменялся и включал *P. planorbis*, *A. vortex*, *B. tentaculata*, *V. viviparus*, *C. piscinale*, *C. nilssonii*. Среднегодовые показатели численности и биомассы малакофауны, несмотря на большой разброс точек экстремумов (12–342 экз./м² и 9.77–429.04 г/м² соответственно), достаточно близки (рис. 28). Средняя численность изменялась в пределах 60–105 экз./м², биомасса 65.96–135.94 г/м².

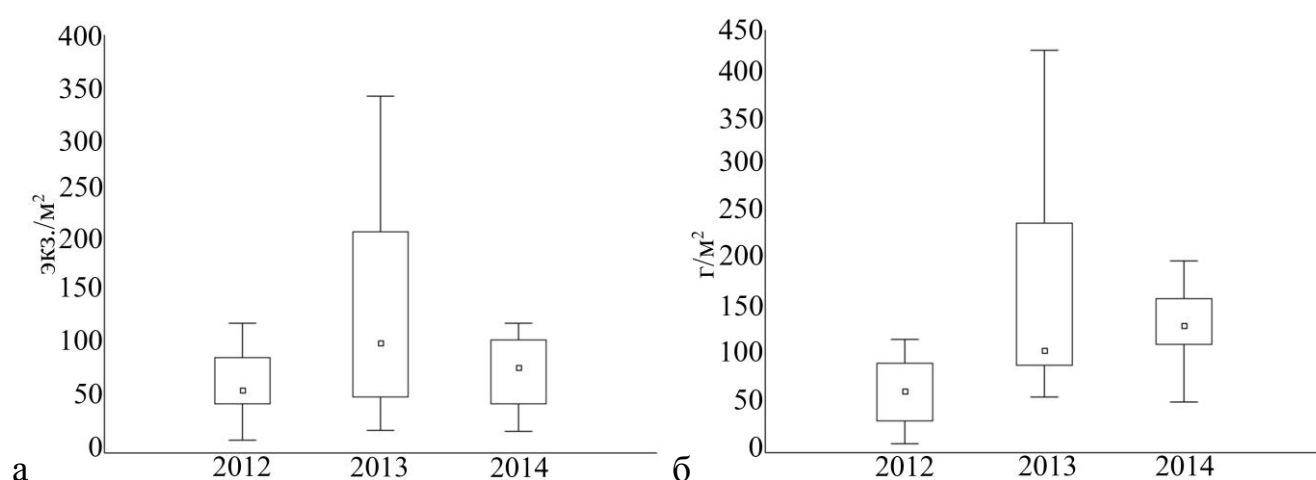


Рис. 28. Межгодовая динамика численности (а) и биомассы (б) моллюсков оз. Круглое 2012–2014 гг.

Индекс видового разнообразия, рассчитанный по численности и биомассе, в течение всех трех лет имел низкие значения, не превышая 2.28 бит/экз. и 1.53 бит/г соответственно.

В результате наших исследований было показано, что сезонная динамика развития моллюсков в оз. Круглое определяется температурой прогревания воды и пик их развития отмечается в первой половине лета. Сезонную и межгодовую динамику моллюсков определяют шесть массовых видов: *P. planorbis*, *A. vortex*, *B. tentaculata*, *V. viviparus*, *C. piscinale*, *C. nilssonii*. Индекс видового разнообразия Шеннона в течение всех лет изучения имел низкие показатели.

5.4. Сезонная и межгодовая динамика численности и биомассы моллюсков в озере Солдатское

Озеро Солдатское, как и оз. Круглое, расположено на Мордовинской пойме территории ООПТ НП Самарская Лука. Однако у этих озер есть кардинальное отличие: оз. Солдатское имеет постоянную связь с Саратовским водохранилищем, что оказывает влияние как на всю экосистему озера в целом, так и на исследуемое нами сообщество моллюсков.

Сезонная динамика численности и биомассы моллюсков в вегетационный период 2012 г. изменялась в пределах 23–191 экз./м² и 13.52–156.51 г/м² (рис. 29). Максимальные показатели развития моллюсков были зарегистрированы в июне, при температуре воды 24 °С, минимальные – весной и осенью при температуре воды 16 °С.

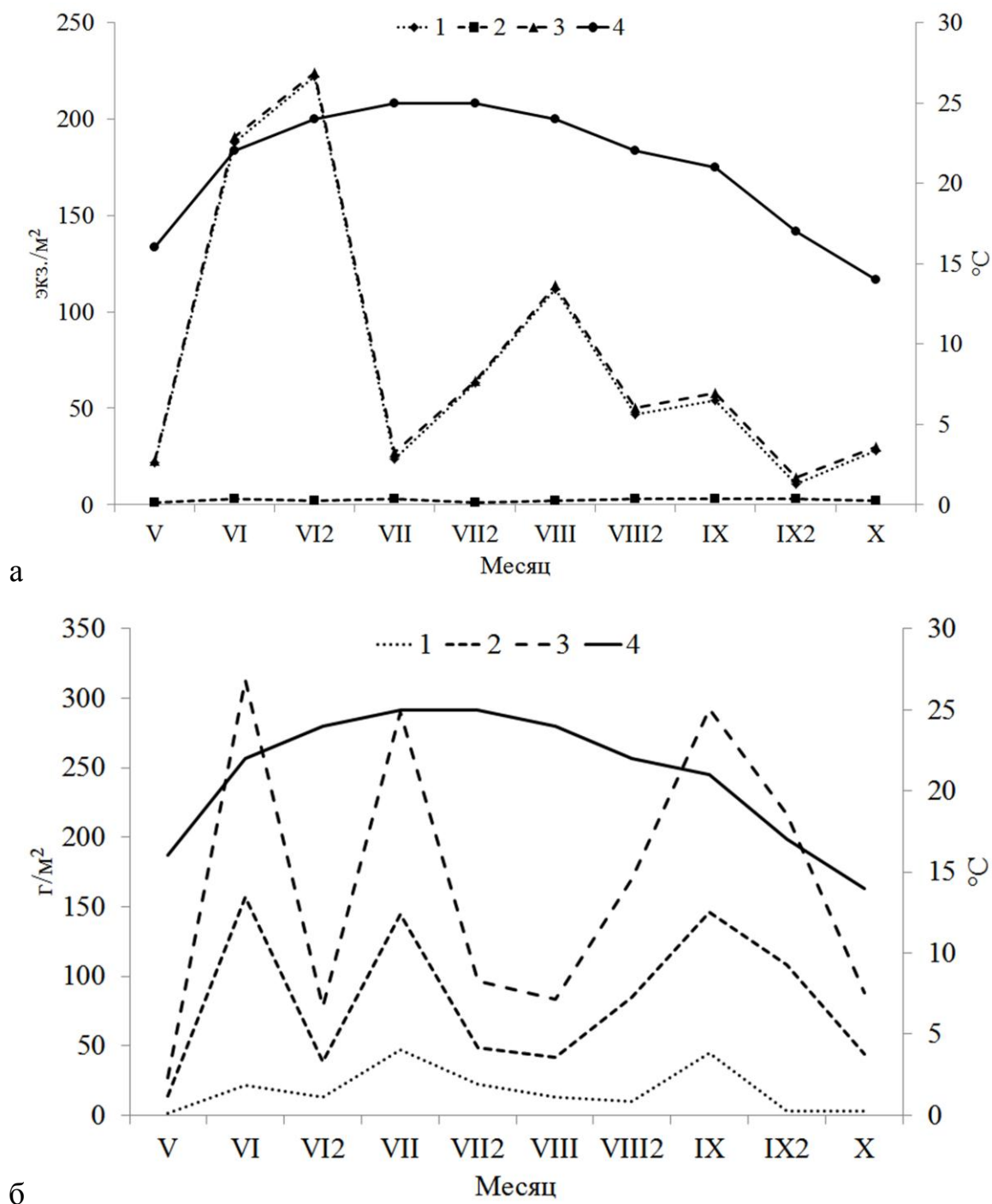


Рис. 29. Динамика численности (а) и биомассы (б) моллюсков оз. Солдатское 2012 г. 1 – брюхоногие; 2 – двусторчатые; 3 – общая; 4 – температура воды. V–X – месяц; VI2–IX2 – вторая половина месяца.

Динамика количественных показателей малакофауны определяются развитием семи видов (частота встречаемости пробах 60, 90, 70, 50, 40, 30, 50% соответственно): *L. auricularia*, *A. vortex*, *B. tentaculata*, *V. viviparus*, *U. pictorum*,

C. piscinale, *C. nilssonii*. Индекс доминирования видов имел различные значения (табл. 11).

Показатели численности и биомассы этих видов моллюсков, максимум которых приходится на первую половину лета, изменяются в широких пределах (0–108 экз./м² и 0–102.31 г/м²). С начала августа количественные показатели постепенно снижаются, и с этого времени до конца вегетационного сезона изменяются в пределах 0–56 экз./м² и 0–65.28 г/м².

Таблица 11

Состав доминирующего комплекса видов моллюсков в различные годы в оз.

Солдатское с указанием индекса доминирования (min и max)

Виды доминанты	2012(май–октябрь)	2013(май–октябрь)	2014(май–октябрь)
<i>L. auricularia</i>	0–21%	0–13%	0–26%
<i>A. vortex</i>	0–47%	0–55%	0–33%
<i>B. tentaculata</i>	0–41%	0–43%	0–30%
<i>V. viviparus</i>	0–21%	0–13%	0–49%
<i>U. pictorum</i>	0–10%	0–10%	0–10%
<i>C. piscinale</i>	0–10%	0–10%	0–10%
<i>C. nilssonii</i>	0–10%	0–10%	0–10%

Индексы видового разнообразия, рассчитанные по численности и биомассе моллюсков, имеют низкие значения в течение всего межлетнего периода, изменяясь в пределах 0.99–1.96 бит/экз. и 0.04–1.73 бит/г соответственно. Низкие показатели разнообразия обусловлены резким доминированием указанных выше видов в сообществе моллюсков.

Как показал анализ межгодовой динамики развития малакофауны в оз. Солдатское 2012–2014 гг., состав доминирующего комплекса видов в течение трехлетнего периода не изменялся. В него входили следующие виды: *L. auricularia*, *A. vortex*, *B. tentaculata*, *V. viviparus*, *U. pictorum*, *C. piscinale*, *C. nilssonii*. Численность и биомасса моллюсков изменялись в широких пределах (9–281 экз./м² и 3.73–203.04 г/м² соответственно) (рис. 30). Средние показатели

численности в зависимости от времени года колебались от 28 до 64 экз./м², биомассы – от 66.71 до 104.07 г/м² (рис. 30).

Индекс видового разнообразия, рассчитанный по численности и биомассе, в течение всех трех лет имел достаточно низкие значения, не превышая 2.44 бит/экз. и 1.73 бит/г соответственно.

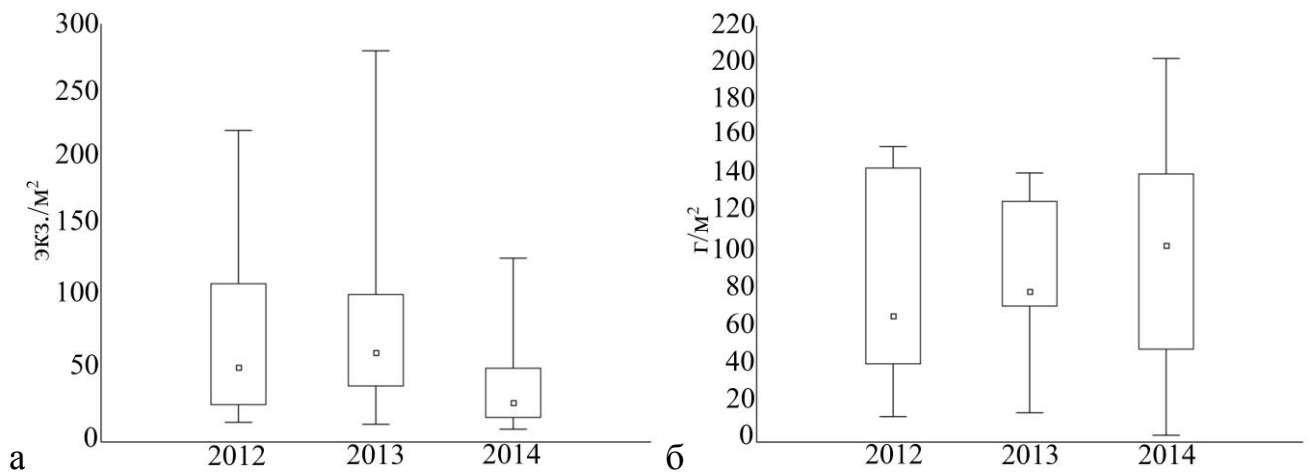


Рис. 30. Межгодовая динамика численности (а) и биомассы (б) моллюсков в оз. Солдатское, 2012–2014 гг.

Как показали наши исследования, сезонная динамика развития моллюсков в оз. Солдатское определялась температурой воды, и пик их развития отмечался в первой половине лета. Сезонную и межгодовую динамику моллюсков определяли семь массовых видов: *L. auricularia*, *A. vortex*, *B. tentaculata*, *V. viviparus*, *U. pictorum*, *C. piscinale*, *C. nilssonii*. Индекс видового разнообразия Шеннона в течение всех лет имел низкие показатели.

5.5. Пространственная динамика видового состава, численности и биомассы моллюсков в реке Сок и их связь с экологическими факторами

Анализ распределения фауны моллюсков по продольному профилю реки выполнен нами на примере р. Сок, выбранной в качестве наиболее показательной,

так как она отличается естественным режимом регулирования, низкой антропогенной нагрузкой и высокой гидродинамикой водных масс. Кроме того, из равнинных рек Волжского бассейна она является наиболее чистой (Особенности пресноводных экосистем..., 2011).

В результате исследования р. Сок от истока до устья в 2014 г. нами было зарегистрировано 56 видов моллюсков. Преобладали представители класса двустворчатых моллюсков – 29 видов (52%), брюхоногие немногим уступали им – 27 видов (48%).

В составе класса двустворчатых моллюсков преобладали представители отряда Luciniformes 12 (21%) видов. Среди брюхоногих моллюсков преобладали представители подкласса легочные – 20 (36%) видов. В реке обнаружено 11 видов моллюсков, не отмеченных ранее как по акватории реки, так и на территории изученного региона (Крикунова 2001; Особенности пресноводных экосистем..., 2011) (табл. 4), из которых 9 видов брюхоногие, и 2 двустворчатые. В составе малакофауны реки было отмечено 3 моллюска-вселенца (*L. naticoides*, *D. polymorpha*, *D. bugensis*). Наибольшая частота встречаемости в реке характерна для *P. inflatum* (67%).

В верховье река имеет высокую скорость течения (до 1 м/с) и низкую температуру воды (до 15 °С), характеризуется чередованием плесов и перекатов, разнообразием биотопических условий (Особенности пресноводных экосистем..., 2011). Здесь найдено 30 видов моллюсков. Наибольшее фаунистическое разнообразие определяют моллюски класса двустворчатых (19 видов), включающие реофильные виды отряда Luciniformes. В связи с высокой скоростью течения и малой площадью, занятой макрофитами, представители класса брюхоногих моллюсков зарегистрированы в основном в зонах рефугиумов, имеющих естественное и антропогенное происхождение. Высокую скорость течения и низкую температуру воды предпочитают моллюски *L. fontinalis*, *A. laevis*, *C. pulchella*, *N. nucleus*, *N. torquatum*, *N. moitessierianum*, *E. casertana*,

E. acuminata, *E. personata*, *H. conica*, *H. ostroumovi*, *P. subtruncata*, *C. nitidum*, *R. globularis*, отмеченные только в этом участке реки.

В среднем течении реки, в связи с уменьшением скорости течения воды (до 0.3 м/с) и увеличением температуры (до 18 °С), возрастает доля тонкодисперсных илистых фракций в донных отложениях, увеличиваются площади дна, занятые высшей водной растительностью (Особенности пресноводных экосистем..., 2011). В результате меняется и облик фауны моллюсков. Определяющими видами в ней становятся представители класса брюхоногих (15 видов), большую часть которых составляют моллюски из подкласса легочных (14). Всего в среднем течении нами найдено 28 видов. Значительно снижается, по сравнению с верхним участком, число реофильных видов отряда Luciniformes (9). Именно на этом участке регистрируются виды крупных моллюсков отряда Unioniformes (4 вида). Как и в верхнем течении, брюхоногие моллюски разнообразны в зонах рефугиумов. Число видов, характерных только для этого участка реки, снижается до четырех: *A. lacustris*, *L. intermedia*, *A. hypnorum*, *C. crassum*. Возможно, это связано с тем, что речное дно здесь сложено разнообразными биотопами, характерными как для верхнего, так и для среднего участка реки.

Нижнее течение реки (скорость течения 0.1 м/с, температура 21 °С) находится в зоне подпора Саратовского водохранилища, где преобладающим типом грунта становятся илы, и большие площади дна занимают макрофиты. В составе малакофауны нами обнаружен 31 вид. Ведущая роль класса брюхоногих моллюсков в этом районе реки увеличивается (18 видов). Однако, по сравнению со средним течением, в составе фауны снижается доля легочных моллюсков: соотношение числа видов легочных моллюсков к переднежаберным составляет 12:6. В составе класса двустворчатых моллюсков преобладают представители отряда Unioniformes (6 видов), тогда как число видов наиболее многочисленных в верхнем и среднем течении представителей отряда Luciniformes снижается до 5. В связи с влиянием вод Саратовского водохранилища в устьевом участке появляются виды-вселенцы: *L. naticoides*, *D. polymorpha*, *D. bugensis*, не

отмеченные в верхнем и среднем течении. Без учета этих видов, характерными только для нижнего течения являются 8 таксонов моллюсков: *L. fragilis*, *L. palustris*, *L. turricula*, *O. troscheli*, *C. leachi*, *V. viviparus*, *U. rostratus*, *C. piscinale*, предпочитающие медленно текущие участки рек.

Число зарегистрированных видов на изучаемых станциях изменялось в небольших пределах: от 7 на ст. 7 до 19 на ст. 6, причем, обе станции расположены в среднем течении реки (рис. 31). Низкое видовое богатство моллюсков на ст. 7 связано с особенностями биотопа: обрывистые берега, высокая скорость течения, малая площадь зарастания высшей водной растительностью, что послужило лимитирующими факторами для развития представителей класса брюхоногих моллюсков, которых было зарегистрировано всего 2 вида. Известно, что эти условия не столь значимы для двустворчатых моллюсков, однако число их видов здесь также невелико и составляет 5 видов. Только на 7 ст. станции зарегистрирован моллюск *L. intermedia*. Максимальное число видов на ст. 6, вероятно, связано с запруженностью этого участка реки, где создаются благоприятные условия для развития представителей двух классов моллюсков. Отмечается видовое богатство как двустворчатых (10 видов), так и брюхоногих (9 видов) моллюсков. Только на этой станции зарегистрированы 3 вида: *A. lacustris*, *A. hypnorum*, *C. crassum*.

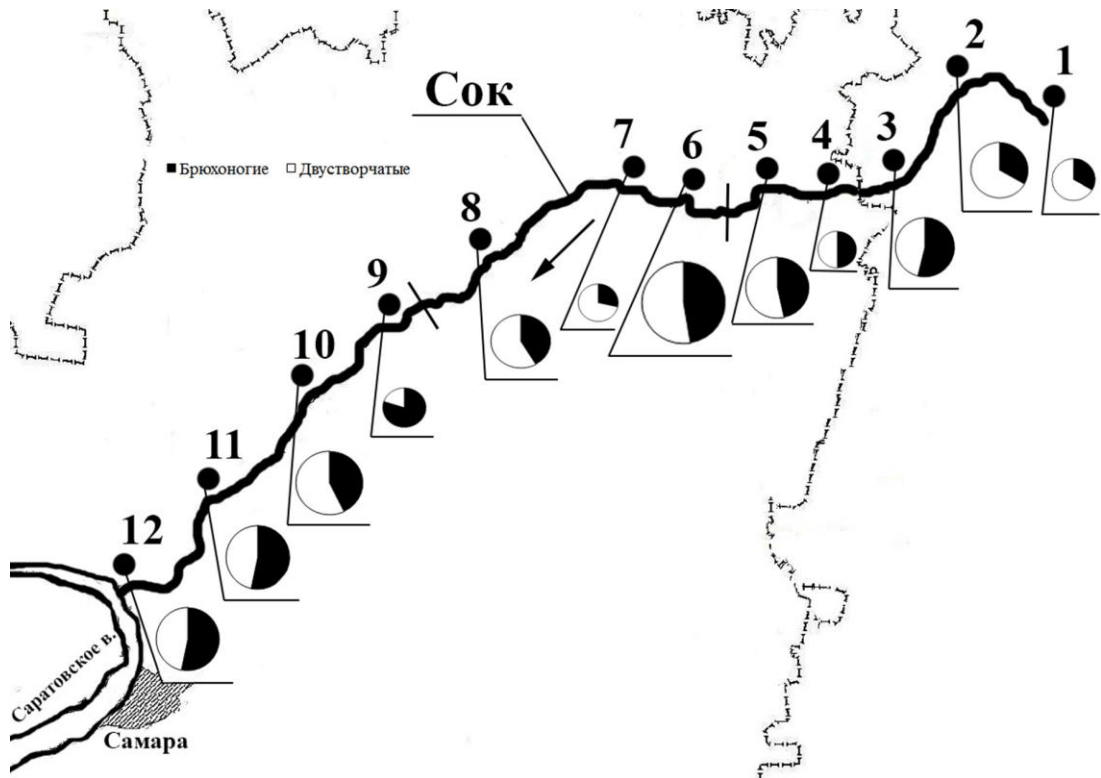


Рис. 31. Карта-схема района исследований с указанием соотношения видов двух классов моллюсков и станций сбора проб: 1 – с. Курская Васильевка; 2 – с. Стародомосейкино; 3 – с. Соковка; 4 – с. Новое Усманово; 5 – с. Камышла; 6 – с. Новое Ермаково; 7 – с. Старое Вечканово; 8 – с. Сургут; 9 – с. Большая Чесноковка; 10 – п. Соколинка; 11 – с. Красный Яр; 12 – п. Волжский. | – границы между верхним, средним и нижним течением реки; → – направление течения.

По результатам кластерного анализа малакофауны р. Сок, выделены 3 пространственные группировки (кластера) (рис. 32). Кластеры приурочены к отдельным участкам реки.

Наибольшим сходством малакофауны характеризуются станции, вошедшие в состав третьего кластера (16–74%). С другими кластерами этот район реки также имеет достаточно высокую степень сходства – 0–74%. В первом кластере, куда вошли станции верхнего течения реки, отмечается несколько меньшее сходство между станциями как внутри кластера (26–56%), так и с другими кластерами (0–

56%). Во второй входят станции среднего течения, с минимальным сходством как внутри кластера (31%) так и с другими кластерами (0–45%).

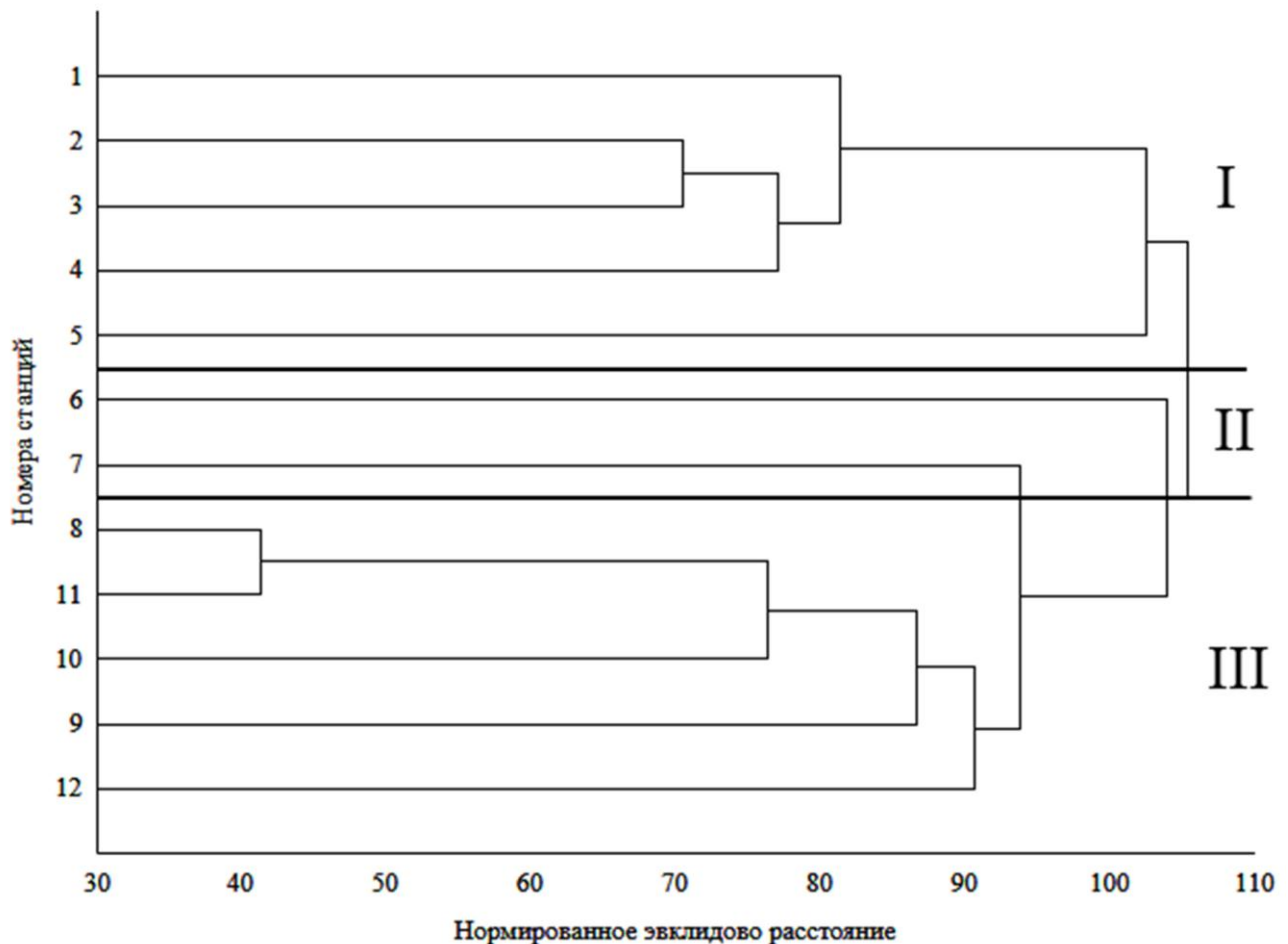


Рис. 32. Дендрограмма сходства малакофауны станций реки Сок методом ближайшего соседа. Римские цифры – номера кластеров. Название станций те же, что и на рис. 31.

Пространственная динамика количественных показателей малакофауны рассмотрена нами на примере исследований р. Сок, проведенных от истока до устья в июне 2014 г.

В верховье реки (ст. 1–5) средняя численность и биомасса моллюсков составляла 287 экз./м² и 26.534 г/м² соответственно (рис. 33).

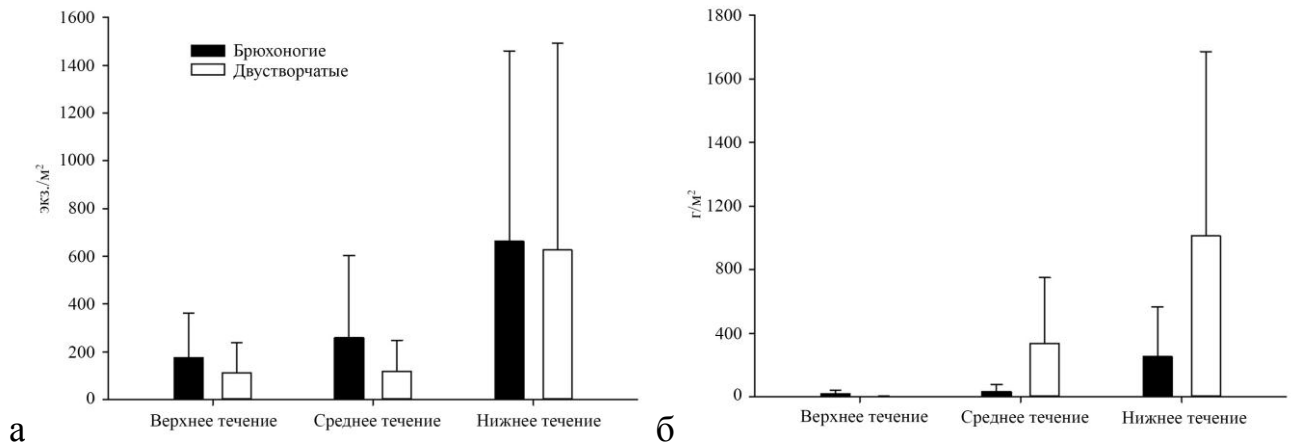
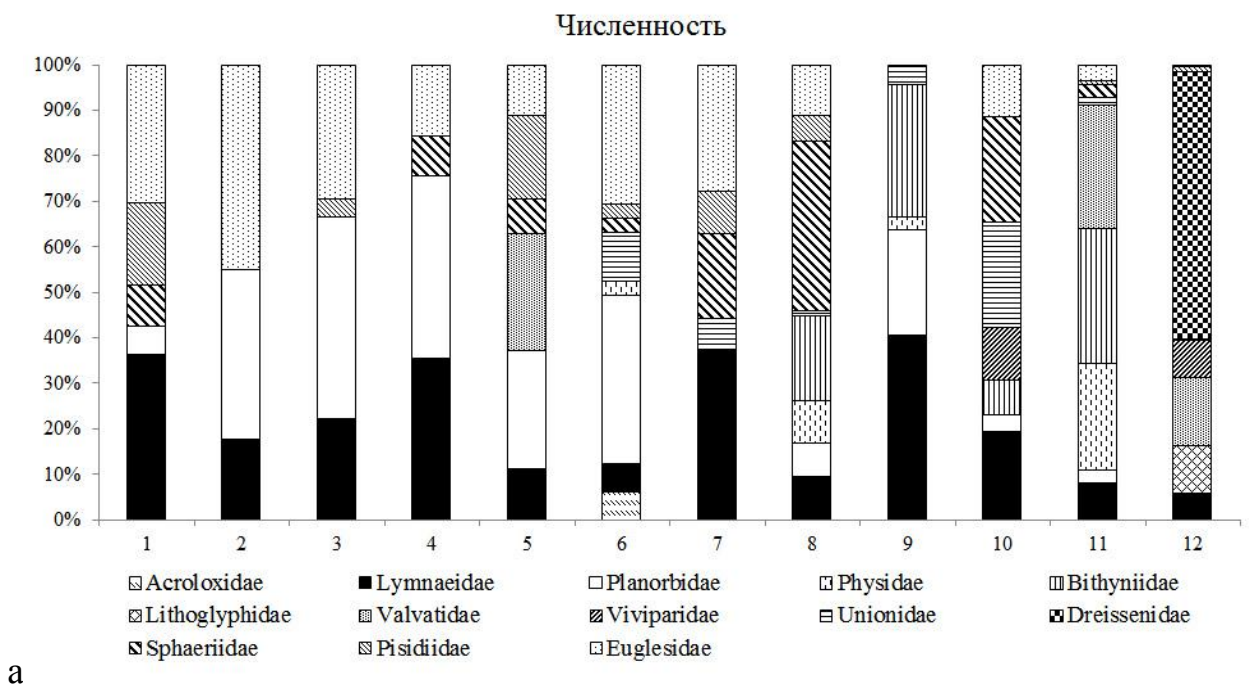


Рис. 33. Численность (а) и биомасса (б) моллюсков на отдельных участках р. Сок в 2014 г.

Количественные показатели развития моллюсков на этом участке определяли представители класса брюхоногих, составляющие 61%, от общей численности. В их составе преобладают представители сем. Planorbidae (65% от численности класса). В формировании общей биомассы ведущая роль также принадлежала классу брюхоногих (91%), в составе которых доминируют представители сем. Lymnaeidae – 87% (рис. 34).



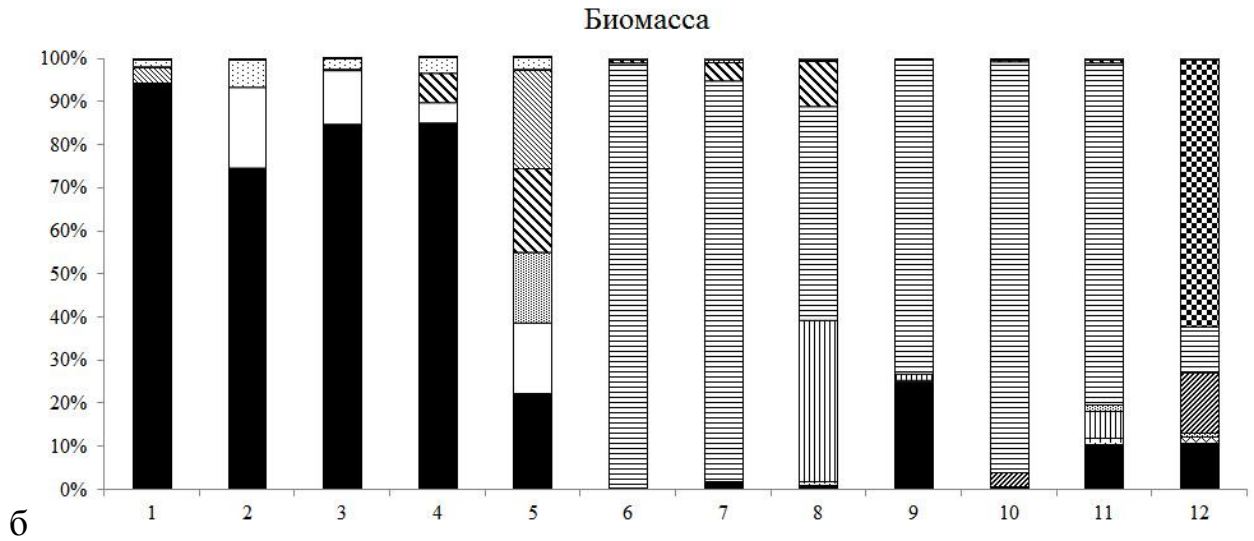
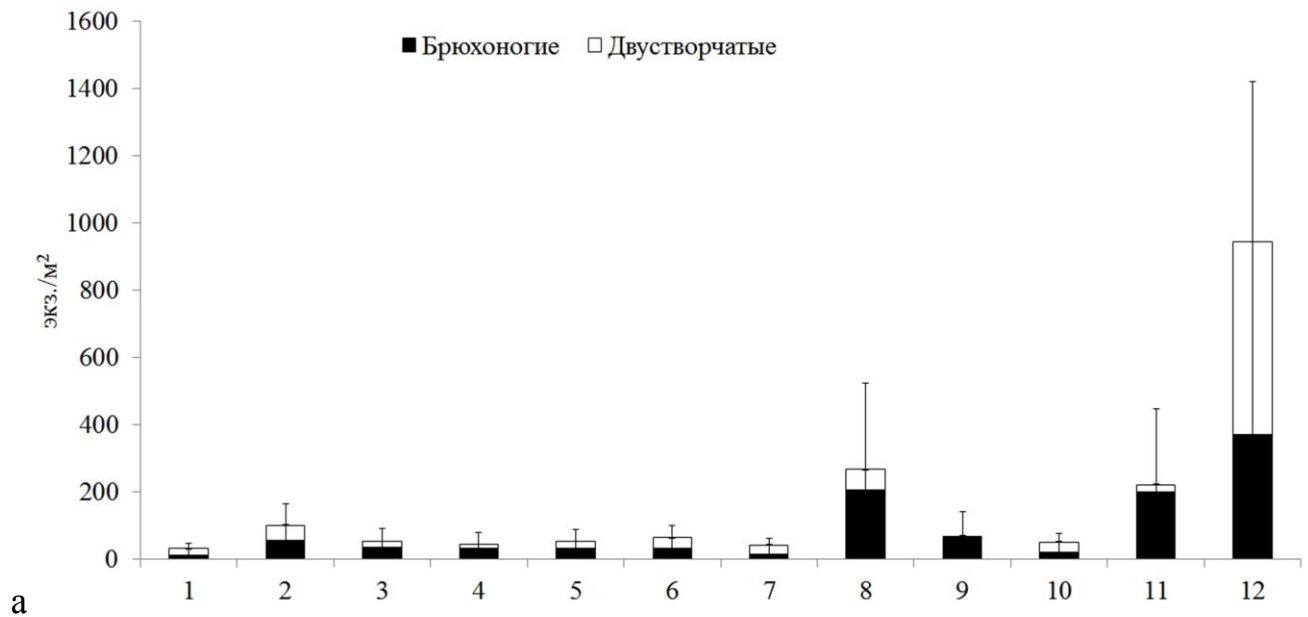


Рис. 34. Соотношение семейств в формировании общей численности (а) и биомассы (б) моллюсков на отдельных станциях р. Сок.

На рис. 35 показано распределение численности отдельных классов моллюсков на станциях р. Сок. На станциях верхнего течения реки количественное распределение отдельных классов моллюсков неравномерно.



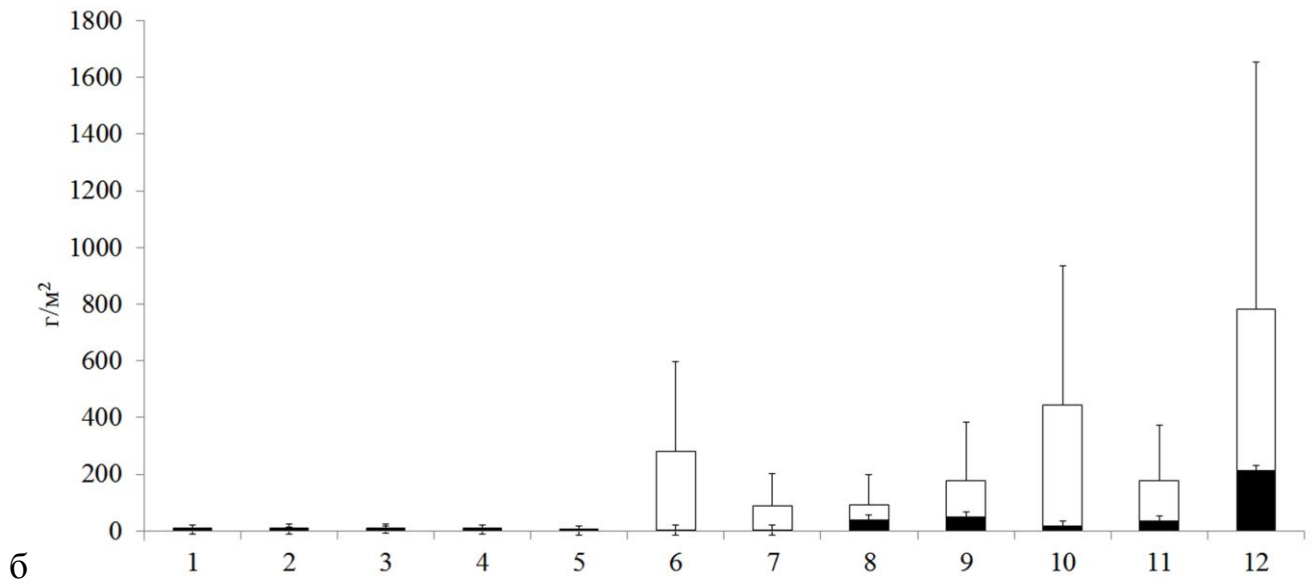


Рис. 35. Изменение численности (а) и биомассы (б) моллюсков на отдельных станциях р. Сок.

Максимальная численность малакофауны отмечалась на ст. 2 (102 экз./м²) за счет развития брюхоногих моллюсков, из которых наиболее массовым является представитель сем. Planorbidae – *A. albus* (30 экз./м²), минимальная – на ст. 1 (32 экз./м²). Максимум биомассы отмечен на ст. 3 (8.06 г/м²), что связано с развитием здесь брюхоногих моллюсков, массовыми из которых были представители сем. Lymnaeidae – *L. fontinalis* (5.92 г/м²), минимум – на ст. 5 (2.33 г/м²) (рис. 35).

Как видно из рис. 35 на большинстве исследованных станций основу численности (от 44 до 76% от общей) составляют представители класса брюхоногих моллюсков. В их составе наиболее массовыми являются представители сем. Planorbidae, из которых преобладает *A. albus*. Только у истока реки (ст. 1), численность двустворчатых была выше, чем брюхоногих (57%), и наиболее массовым был представитель класса Bivalvia – *E. fossarina*. Основу биомассы на всех станциях верхнего течения составляют представители брюхоногих (от 49 до 94% от общей биомассы). Наиболее массовыми являются представители сем. Lymnaeidae, из которых можно выделить *L. fontinalis*.

На состав доминирующего комплекса видов влияет разнообразие условий. Состав доминирующего комплекса видов моллюсков различных участков реки, представлен в табл. 12.

Таблица 12

Состав доминирующего комплекса видов моллюсков с указанием индекса доминирования (d) на различных участках р. Сок

Виды доминанты					
Верхнее течение		Среднее течение		Нижнее течение	
Численность	Биомасса	Численность	Биомасса	Численность	Биомасса
<i>L. ovata</i> (d=11%), <i>A. albus</i> (d=14%)	<i>L. fontinalis</i> (d= 33%), <i>L. ovata</i> (d=38%)	<i>L. auricularia</i> (d= 11%), <i>B. tentaculata</i> (d= 23%), <i>R. rivicola</i> (d=23%), <i>H. dupuiana</i> (d=14%)	<i>B. tentaculata</i> (d=13%), <i>U. pictorum</i> (d=16%), <i>C. nana</i> (d=39%), <i>C. crassa</i> (d=17%)	<i>B. tentaculata</i> (d=15%), <i>C. piscinalis</i> (d=11%), <i>D. polymorpha</i> (d=11%)	<i>U. pictorum</i> (d=21%), <i>C. nana</i> (d=15%), <i>C. crassa</i> (d=10%), <i>D. polymorpha</i> (d=11%)

Низкое значение (2.21 бит/экз.) индекса видового разнообразия Шеннона, рассчитанного по численности видов, связано с явным доминированием отдельных видов на станциях.

В среднем течении реки (ст. 6–8) численность и биомасса моллюсков, в сравнении с верхним течением, увеличиваются соответственно до 375 экз./м² и 459.45 г/м² (рис. 33).

Количественное развитие малакофауны среднего течения реки определяется брюхоногими моллюсками, составляющими до 69% от общей численности. В их

составе преобладают представители сем. Bithyniidae – 70% от численности класса. По биомассе преобладали представители класса двустворчатых – 83%. В их составе доминируют представители сем. Unionidae – 96% (рис. 34).

Как видно из рис. 35, количественное распределение различных классов моллюсков на отдельных станциях среднего течения неравномерно. Максимальная численность отмечена на ст. 8 (267 экз./м²) за счет развития моллюсков класса брюхоногих, из которых наиболее массовым является представитель сем. Bithyniidae – *B. tentaculata* (180 экз./м²). Максимальная биомассы отмечена на ст. 6 (279.80 г/м²) за счет развития двустворчатых моллюсков сем. Unionidae – *C. crassa* (145.26 г/м²).

На большинстве исследованных станций основу численности (от 37 до 78% от общей) составляют представители класса брюхоногих моллюсков (рис. 35). Наиболее массовыми являются представители сем. Bithyniidae, из которых особенно часто встречается *B. tentaculata*. На среднем течении выделяется ст. 7, где численность двустворчатых была выше (63%), чем брюхоногих. Наиболее массовым был *H. dupuiana*. По биомассе на всех станциях среднего течения (от 59 до 99% от общей биомассы) преобладали представители двустворчатых моллюсков сем. Unionidae – *C. nana*.

Более низкое, по сравнению с верхним участком реки, значение индекса видового разнообразия (1.91 бит/экз.) обусловлено большей антропогенной нагрузкой в этом районе (Особенности пресноводных экосистем..., 2011).

В нижнем течении реки (ст. 9–12) показатели численности и биомассы увеличиваются, достигая 1288 экз./м² и 1578.48 г/м² соответственно (рис. 33). Увеличение количественных показателей развития моллюсков на этом участке, возможно, связано с проникновением организмов из Саратовского водохранилища.

Количественное развитие малакофауны в нижнем течении, как и на всем протяжении реки, определяется брюхоногими моллюсками, составляющими 52%, от общей численности. В их составе преобладают представители сем. Valvatidae

(31%, от численности класса). По биомассе лидируют двустворчатые – 80% от общей биомассы, из которых преобладают представители сем. Unionidae – 51% (рис. 34).

Количественное распределение представителей классов на отдельных станциях нижнего течения неравномерно (рис. 35). Максимальная численность отмечена на ст. 12, расположенной в устье реки (945 экз./м²), в зоне подпора водами Саратовского водохранилища. Высокая численность обусловлена развитием представителей класса двустворчатых моллюсков, из которых наиболее массовым является *D. polymorpha* (406 экз./м²) – типичный обитатель водохранилищ. Максимальная биомасса отмечена на ст. 12 (781.63 г/м²) также за счет развития двустворчатых моллюсков *D. polymorpha* (342.93 г/м²).

Роль отдельных классов малакофауны в формировании общей численности сообществ моллюсков на различных станциях изменяется для брюхоногих от 40 до 91%, для двустворчатых – от 5 до 61% (рис. 35). В составе брюхоногих массовыми являются представители сем. Valvatidae, из которых можно выделить *C. piscinalis*, в составе двустворчатых сем. Dreissenidae – *D. polymorpha*. Определяющими по биомассе в нижнем течении (от 73 до 96%) являются двустворчатые моллюски сем. Dreissenidae – *D. polymorpha*.

Индекс видового разнообразия, рассчитанный по численности видов, близок к значению, рассчитанному для среднего течения реки (1.99 бит/экз.).

Результаты канонического анализа соответствий (ССА) демонстрируют значимую связь (54%) представленных канонических осей, между видами и градиентами факторов (рис. 36). На первой оси была значительная нагрузка градиента дискриминанта между изучаемыми видами (0.773). Значения второй, третьей и четвертой оси в градиенте дискриминанта (0.642; 0.400 и 0.303) были также высоки. В результате перестановок теста Монте-Карло показали значимость ($p \leq 0.05$) всего лишь 2 (ширина участка реки, температура) из 7 используемых экологических переменных.

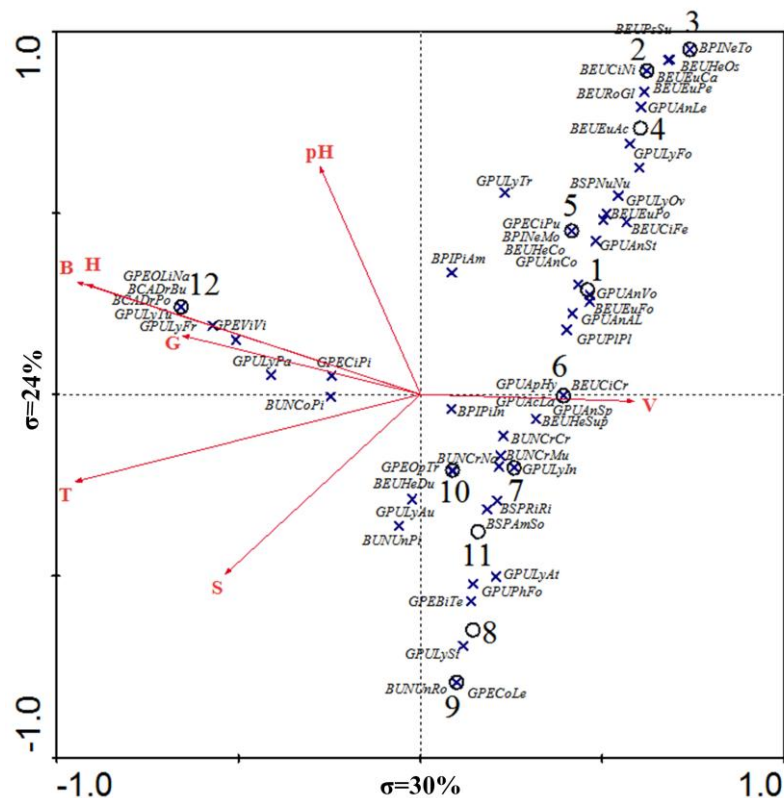


Рис. 36. Диаграмма ординации ССА (триплет) моллюсков р. Сок, вдоль экологических градиентов. Коды видов приведены в Приложении.

Высокая изменчивость направления векторов свидетельствует о значительных взаимосвязях градиентов среди исследованных факторов. Определяющим фактором для развития малакофауны является скорость течения реки, которая коррелирует с большинством зарегистрированных видов моллюсков.

Экологические векторы имеют разную длину, что показывает различное воздействие факторов на развитие моллюсков. Самый длинный вектор – температура воды и виды, расположенные вдоль него, имеют наибольшее влияние этого фактора. Самый короткий вектор – тип грунта и расположенные вдоль него виды имеют наименьшее влияние этого фактора.

На различных участках реки сообщества моллюсков имеют различную корреляцию с факторами среды. Виды, преобладающие в верхнем течении имеют наибольшую связь со скоростью течения. Доминирующий комплекс среднего

течения коррелирует с двумя экологическими векторами: прозрачность и скорость течения. Доминирующие виды нижнего участка реки коррелируют с такими переменными, как скорость течения, тип грунта и ширина участка реки.

На ординационной диаграмме выделяется ст. 12, расположенная отдельно от других станций. Это связано с тем, что она находится в зоне подпора Саратовского водохранилища и виды, расположенные рядом с ней на ординации, предпочитают условия, характерные для водохранилищ.

Таким образом, в результате исследования р. Сок нами зарегистрировано 56 видов моллюсков. В составе фауны верхнего течения реки преобладают двустворчатые моллюски из отряда *Luciniformes*. В среднем течении облик фауны меняется, ее определяют брюхоногие моллюски, большую часть которых составляют представители подкласса легочных. В нижнем течении ведущая роль класса брюхоногих моллюсков увеличивается. По результатам кластерного анализа малакофауна р. Сок разделяется на три пространственные группировки, соответствующие верхнему среднему и нижнему течению. Видовое сходство малакофауны на различных станциях изменялось в пределах 0–74%.

Динамика показателей количественного развития и структурные особенности моллюсков от истока до устья реки Сок в первую очередь обусловлены различиями гидрологических характеристик и степенью антропогенной нагрузки. Верхнее течение характеризуется низкими показателями численности и биомассы моллюсков, характерными для чистых рек с быстрым течением. Определяющим фактором развития малакофауны здесь является скоростью течения реки. В среднем участке происходит изменение гидрологических условий, связанных с уменьшением скорости течения и увеличением температуры воды. Данные изменения благоприятно сказываются на развитии моллюсков, численность и биомасса которых увеличиваются. Определяющими факторами развития малакофауны на этом участке реки являются прозрачность и скорость течения. В нижнем участке течение еще больше замедляется, а температура воды возрастает, что приводит к дальнейшему

увеличению численности и биомассы моллюсков. В устьевом участке доминируют виды, характерные для нижнего течения равнинных рек (Богатов, 1994) и Саратовского водохранилища. Факторы, определяющие развития малакофауны на этом отрезке реки – скорость течения, тип грунта, и ширина водотока.

ГЛАВА 6. РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ЧУЖЕРОДНЫХ ВИДОВ МОЛЛЮСКОВ В РАЗНОТИПНЫХ ВОДОЕМАХ

К концу XX - началу XXI века биологические инвазии стали одной из наиболее значительных составляющих в эволюции биосферы (Сон, 2007). В числе последствий этого явления можно назвать стирание границ биогеографических областей, снижение роли аборигенных и переход доминирования к чужеродным видам, что ведет к структурным и функциональным перестройкам сообществ (Жадин, Герд, 1961; Mills et al., 1993; Karatayev et al., 2007 и мн. др.). Прогнозирование возможных последствий от вселения чужеродных видов остается одной из актуальных проблем современной гидроэкологической науки (Vanderploeg et al., 2002; Биологические инвазии..., 2004; Орлова, 2011 и др.).

Изучение биологических инвазий является относительно молодым направлением. Отмечается два потока естественного расселения видов в Волге – северный (из бассейнов Белого и Балтийского морей) и южный, понто-каспийский (из бассейнов Каспийского и Черных морей). При этом северный поток представлен небольшим количеством видов (и только пресноводными формами). Понто-каспийский поток значительно богаче в видовом отношении, и среди этих видов высока доля типично морских видов. Различия северного и южного потоков обусловлено тремя основными факторами: повышением температуры водных масс, изменение минерализации и нарастающей эвтрофикации (Биологические инвазии..., 2004; Экологические проблемы..., 2001).

Среди водоемов наиболее подвержены (восприимчивы) инвазиям каскады водохранилищ, эстуарии и др., сохранившие естественный режим, но вовлеченные либо в мировую транспортную систему, либо в масштабные рыбохозяйственные мероприятия (Жадин, Герд, 1961; Цееб, Алмазов, Владимиров, 1966; Карпевич, 1975; Mills et al., 1993; Орлова, 2010 и мн. др.).

Наиболее распространенными способами проникновения чужеродных видов являются акклиматизация, судоходство и расселение, связанное с гидростроительством (Орлова, Щербина, 2001; Орлова, 2011). Моллюски, в связи с большим числом видов, разнообразием жизненных стратегий и важной ролью в экосистемах являются одной из наиболее активно расселяющихся за пределы нативных ареалов групп гидробионтов (Сон, 2007).

В водоемах и водотоках Средней и Нижней Волги, как было сказано выше, в разное время было зарегистрировано пять чужеродных видов моллюсков: *L. naticoides*, *D. polymorpha*, *D. bugensis*, *A. colorata*, *T. astrachanicus* (Паллас, 1773; Бенинг, 1924; Антонов, 1993; Зинченко, Антонов, 2005 и др.)

Данные о распространении моллюсков-вселенцев вверх по течению рек Средней и Нижней Волги немногочисленны, и представлены в работах ряда авторов (Беннинг, 1913; Антонов, 2001; 2008; Козловский и др., 2003). Из всех вселенцев только представители рода *Dreissena* были зарегистрированы в притоках р. Волги. *D. polymorpha* была обнаружена А.Л. Бенингом в р. Б. Иргиз в 1913 г. В дальнейшем ее обитание в реке подтвердил П.И. Антонов в 2001 г. Этот вселенец был зарегистрирован П.И. Антоновым (2001) и в некоторых других реках региона (Самара, Б. Кинель, Б. Иргиз, Чагра, Безенчук, Чапаевка). В р. Самара и ее правом притоке р. Б. Кинель (устьевом участке) совместно с *D. polymorpha* была найдена и *D. bugensis*.

Наши исследования подтвердили обитание всех видов чужеродных моллюсков в водоемах региона, также нами отмечены некоторые изменения в их распределении по отдельным водотокам и приводятся современные сведения по их количественному развитию.

В реках Кондурча, Сок, Байтуган, Кубра, Крымза и Кондурчинском водохранилище моллюски-вселенцы нами не обнаружены.

6.1. Особенности распределения моллюска *L. naticoides*

Проникновение *L. naticoides* в бассейн Волги связывают с созданием в 1952 г. Волго-Донского канала (Тютин, Слынько, 2008). В 1971 г. моллюск был отмечен в дельте Волги (Пирогов, 1972). С этого времени началось его распространение вверх по реке. Через пару десятков лет вид регистрировался в Волгоградском, Саратовском, Куйбышевском и Горьковском водохранилищах (Белявская, Вьюшкова, 1971; Пирогов и др., 1990; Ахметзянова, Махнин, 2000; Головатюк, 2001; Даирова, 2002; Зинченко, Антонов, 2005; Зинченко, Зинченко, Головатюк, Загорская, 2007; Зинченко и др., 2008; Тютин, Слынько, 2008), а в начале XXI в. он стал обычным для этих водоемов видом (Яковлев, Яковлева, 2004; Яковлева, Яковлев, Сабиров, 2005).

В Приплотинном плесе Куйбышевского водохранилища, в период наших исследований, этот вид имел высокую встречаемость – 100% (рис. 36). Его численность и биомасса в 2012–2014 гг. в различные месяцы вегетационного периода изменялись в пределах 142–2810 экз./м² и 9.57–916.76 г/м² соответственно (рис. 37 а, б). По данным некоторых авторов, за последние десять лет количественное развитие моллюска значительно увеличилось (Курина, 2014 а). Минимальные показатели численности и биомассы *L. naticoides* отмечались весной, при средней температуре за три года исследования 14 °С (рис. 37 а). Максимальные – в конце лета, начале осени, при температуре 19–22 °С (рис. 37 б).

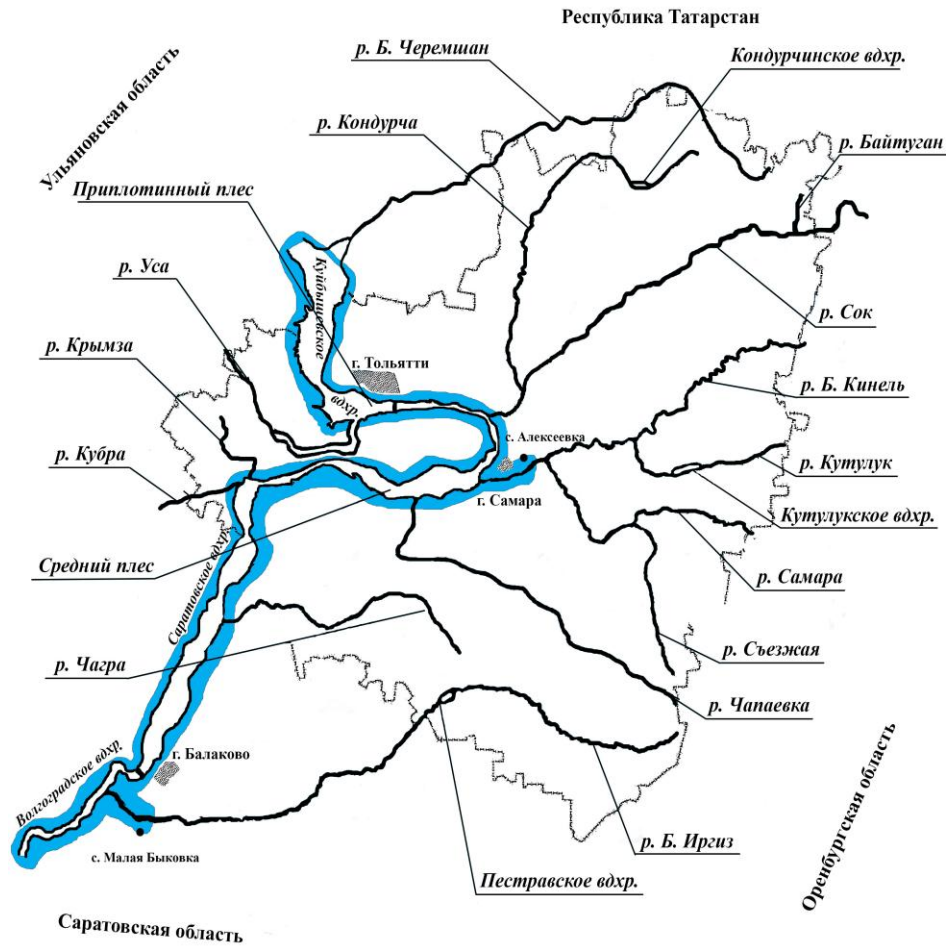


Рис. 36. Распределение чужеродного моллюска *L. naticoides* в водоемах региона. █ – область распространения.

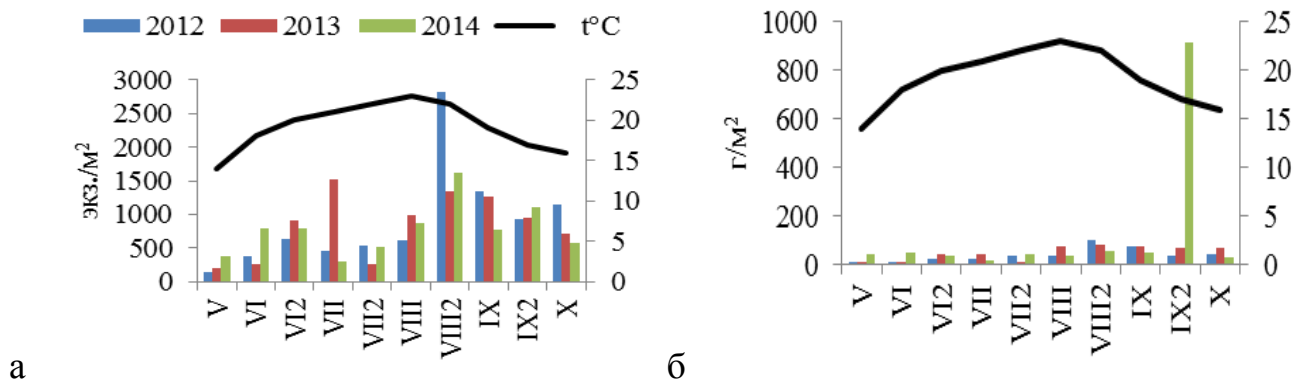


Рис. 37. Сезонная и межгодовая динамика численности (а) и биомассы (б) моллюска *L. naticoides* в Приплотинном плесе Куйбышевского водохранилища. V–X – месяц; VI2–IX2 – вторая половина месяца.

На различных участках Среднего плеса (левом берегу, правом берегу и русле) Саратовского водохранилища нами обнаружены различия в показателях количественного развития *L. naticoides*.

У левого берега Среднего плеса Саратовского водохранилища моллюск *L. naticoides* в пробах встречается реже (частота встречаемости 46%), чем в Приплотинном плесе. Показатели его численности и биомассы в 2012–2014 гг. в различные месяцы вегетационного периода имели низкие значения и изменялась в пределах 0–26 экз./м² и 0–3.99 г/м² соответственно (рис. 38 а, б). Минимальные показатели количественного развития отмечаются весной, при температуре 13 °С (рис. 38 а). Максимальное – летом, при температуре 24 °С (рис. 38 б).

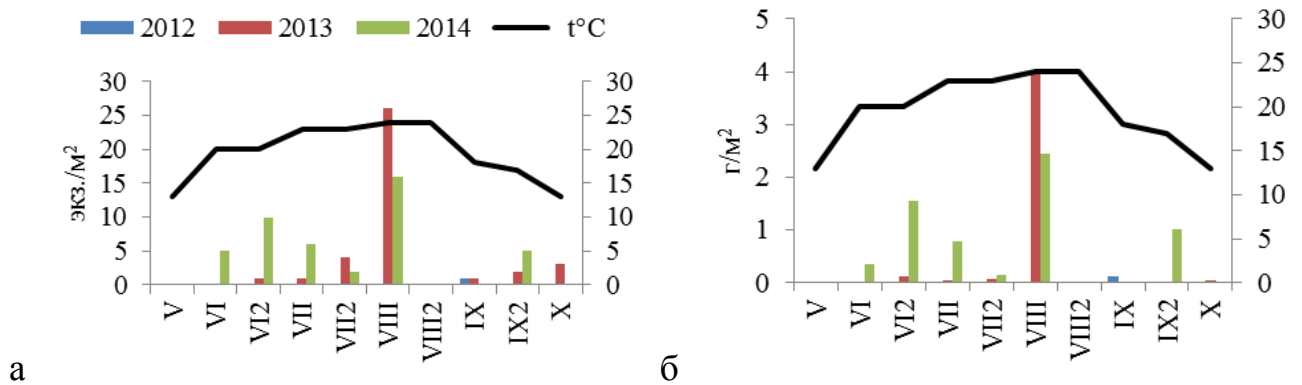


Рис. 38. Сезонная и межгодовая динамика численности (а) и биомассы (б) моллюска *L. naticoides* у левого берега в Среднем плесе Саратовского водохранилища. V–X – месяц; VI2–IX2 – вторая половина месяца.

На русловой станции Среднего плеса моллюск *L. naticoides* имеет такую же встречаемость в пробах, как и у левого берега (46%). Его численность и биомасса в 2012–2014 гг. в различные месяцы вегетационного периода изменялась в пределах 0–229 экз./м² и 0–18.48 г/м² соответственно (рис. 39 а, б).

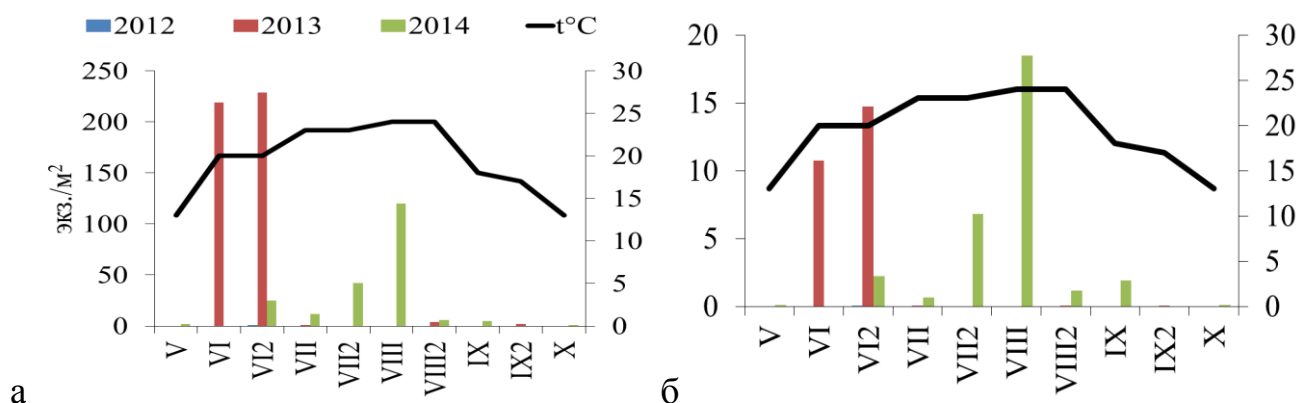


Рис. 39. Сезонная и межгодовая динамика численности (а) и биомассы (б) моллюска *L. naticoides* на русле в Среднем плесе Саратовского водохранилища. V–X – месяц; VI2–IX2 – вторая половина месяца.

У правого берега Среднего плеса моллюск *L. naticoides* имеет самый низкий показатель встречаемости в пробах (17%). Его численность и биомасса в 2012–2014 гг. были так же низки и изменялись в пределах 0–14 экз./м² и 0–2.02 г/м² соответственно. В связи с низкой встречаемостью тенденций в количественном развитии этого моллюска не выявлено.

В р. Самара моллюск *L. naticoides* был отмечен в районе с. Алексеевка, расположенном в 44 км от ее устья, в зоне подпора Саратовского водохранилища (табл. 13). В работах предыдущих лет, этот вид не регистрировался на таком расстоянии от устья реки (Козловский и др., 2003; Курина, 2014 а; б).

Нами моллюск был обнаружен на илистом грунте; участке, со скоростью течения 0.3 м/с; в зарослях макрофитов. Его численность составила 2 экз./м², биомасса – 0.23 г/м², высота раковины – 7.9 мм.

В р. Б. Иргиз моллюск *L. naticoides* был обнаружен нами на станции, в районе с. Малая Быковка в 50 км от устья (табл. 13). (Михайлов, 2014 в). Показатели его количественного развития были не высоки и составляли соответственно 10 экз./м² (численность) и 1.53 г/м² (биомасса), высота раковины – 5.5–7.2 мм. Однако, эти значения значительно ниже, чем в волжских

водохранилищах. Следует помнить, что этот вид, как и другие вселенцы, в благоприятных условиях за короткое время может стать массовым.

Вид ранее встречался лишь в устьевых участках притоков водохранилищ, выше по течению рек не регистрировался (Курина, 2014 а; б).

Моллюск *L. naticoides* в Приплотинном плесе Куйбышевского водохранилища имел 100% встречаемость. В Среднем плесе Саратовского водохранилища его средняя встречаемость составила 36%. За последние десять лет количественное развитие вида в водохранилищах значительно увеличилось.

В реках Самара и Б. Иргиз моллюск расширил свой ареал на 44 и 50 км от устья, соответственно.

Современный ареал чужеродных моллюсков
водоемов и водотоков Средней и Нижней Волги

Водоемы и водотоки	Виды вселенцы	Расстояние от устья	Год исследования	Возраст (max)	Предположительный год проникновения (по max возрасту моллюсков)
Кутулукское вдхр.	<i>D. polymorpha</i>	50 км	2013	6+	2007
Пестравское вдхр.	<i>D. polymorpha</i>	500 км	2014	5+	2009
р. Б. Черемшан (Черемшанский залив)	<i>D. polymorpha</i> **	–	1960	–	–
	<i>D. bugensis</i>	45 км	2012	4+	2008
р. Уса (Усинский залив)	<i>D. polymorpha</i>	40 км	2012	4+	2009
р. Самара	<i>D. polymorpha</i> *	50 км	2001	4+	1999
	<i>D. bugensis</i> *	50 км	2001	–	–
	<i>L. naticoides</i>	44 км	2012	–	–
р. Чапаевка	<i>D. polymorpha</i>	160 км	2014	6+	2008
р. Чагра	<i>D. polymorpha</i>	120 км	2013	5+	2008
р. Б. Иргиз	<i>D. polymorpha</i>	590 км	2014	5+	1999
	<i>D. bugensis</i>	315 км	2014	3+	2011
	<i>A. colorata</i>	150 км	2014	–	–
	<i>L. naticoides</i>	50 км	2014	–	–
р. Б. Кинель	<i>D. polymorpha</i>	25 км	2012	4+	2008
	<i>D. bugensis</i> *	устье	2001	–	–
р. Съезжая	<i>D. polymorpha</i>	60 км	2013	6+	2007
р. Кутулук	<i>D. polymorpha</i>	28 км	2013	6+	2007

Примечание: * – данные (по: Антонов, 2001); ** – данные (по: Аристовская, 1964); «–» – отсутствие данных.

6.2. Особенности распределения моллюска *D. polymorpha*

Моллюск *D. polymorpha* является одним из древних Понто-Каспийских гидробионтов (Колесников, 1950). Вид впервые был описан П.С. Палласом (Паллас, 1773) на реках Урал (Яик) и Волга. До зарегулирования Волги и образования каскада водохранилищ, *D. polymorpha* являлась обычным компонентом донных биоценозов (Волга и ее жизнь, 1978). При этом показатели количественного развития вида в Волге были не велики, а в Верхней Волге он совершенно отсутствовал. После создания каскада водохранилищ условия для существования *D. polymorpha* улучшились и вид в огромных количествах начала развиваться на затопленных лесах и кустарниках (Ляхов, Михеев, 1964).

В Куйбышевском водохранилище массовое развитие вида началось через 3–4 года после его создания (Кирпиченко, Антонов, 1977). На седьмом году существования водоема численность *D. polymorpha* достигала до 3150 экз./м², биомасса около 2 тыс. г/м² (Ляхов, Михеев, 1964; Волга и ее жизнь, 1978) К началу XXI века численность вида в волжских водохранилищах снизилась в 10 раз (Яковлева, Яковлев, 2010).

В Приплотинном плесе Куйбышевского водохранилища, за период исследования, *D. polymorpha* имеет 100% встречаемость в пробах (рис. 40). Ее численность и биомасса в различные месяцы 2012–2014 гг. изменялись в пределах 48–2200 экз./м² и 5.23–325.74 г/м² соответственно (рис. 41 а, б). Минимальные показатели отмечались весной, при средней температуре 14 °С (рис. 41 а), максимальные – в конце лета начале осени, при температуре 19–22 °С (рис. 41 б).

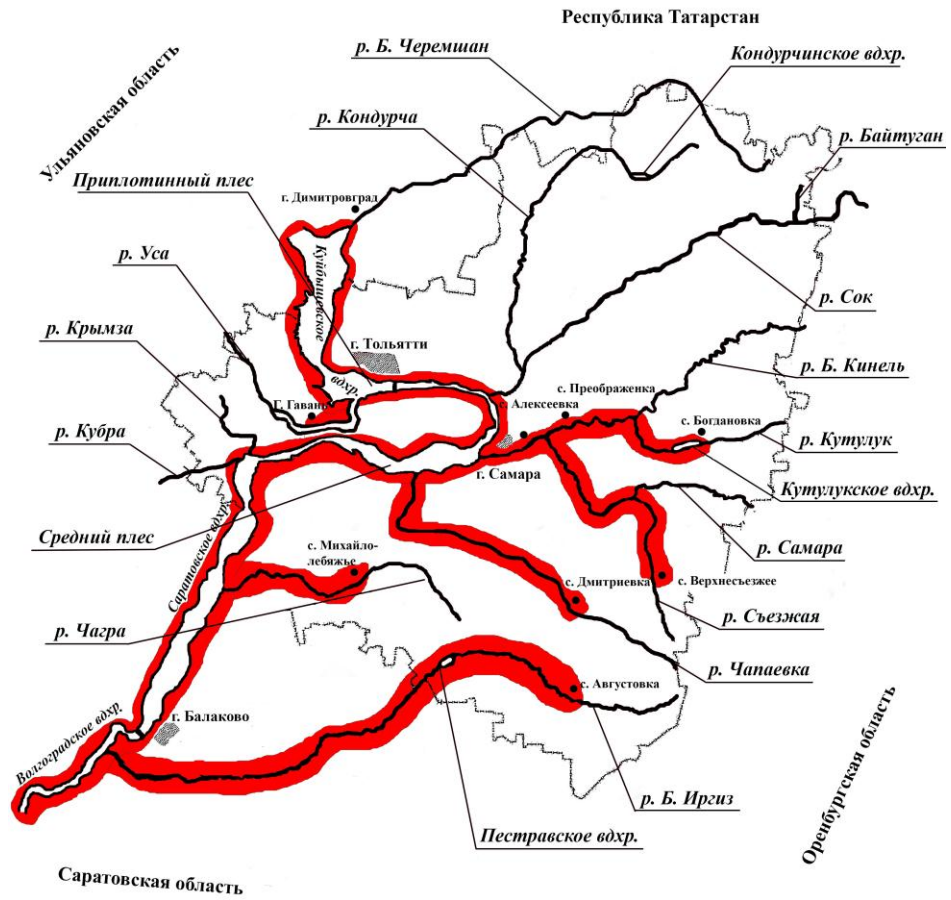


Рис. 40. Распределение чужеродного моллюска *D. polymorpha* в водоемах региона. ■ – область распространения

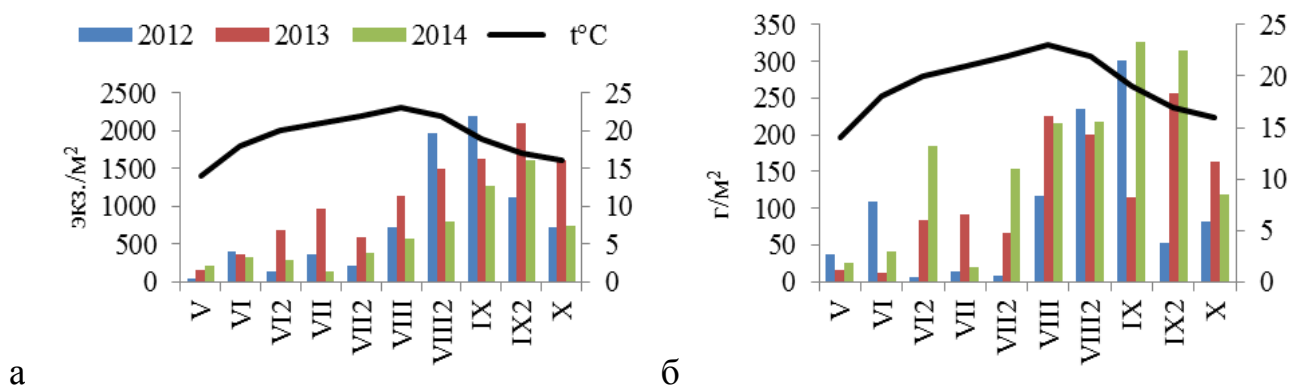


Рис. 41. Сезонная и межгодовая динамика численности (а) и биомассы (б) моллюска *D. polymorpha* в Прилотинном плесе Куйбышевского водохранилища. V–X – месяц; VI2–IX2 – вторая половина месяца.

У левого берега Среднего плеса Саратовского водохранилища показатель встречаемости моллюска *D. polymorpha* значительно ниже, чем в Приплотинном плесе (частота встречаемости 23%). Ее численность и биомасса в 2012–2014 гг. были низки и изменялись в пределах 0–5 экз./м² и 0–6.33 г/м² соответственно. В связи с низкой встречаемостью тенденций количественного развития этого моллюска выявлено не было.

На русле Среднего плеса Саратовского водохранилища за период исследования *D. polymorpha* имеет 100% встречаемость. Его численность и биомасса в 2012–2014 гг. в различные месяцы вегетационного периода изменялись в пределах 2–204 экз./м² и 0.48–308.72 г/м² соответственно (рис. 42 а, б). Минимальные показатели количественного развития моллюска отмечаются весной и осенью, при температуре 13 °С (рис. 42 а), максимальное – в конце лета, при температуре 24 °С (рис. 42 б).

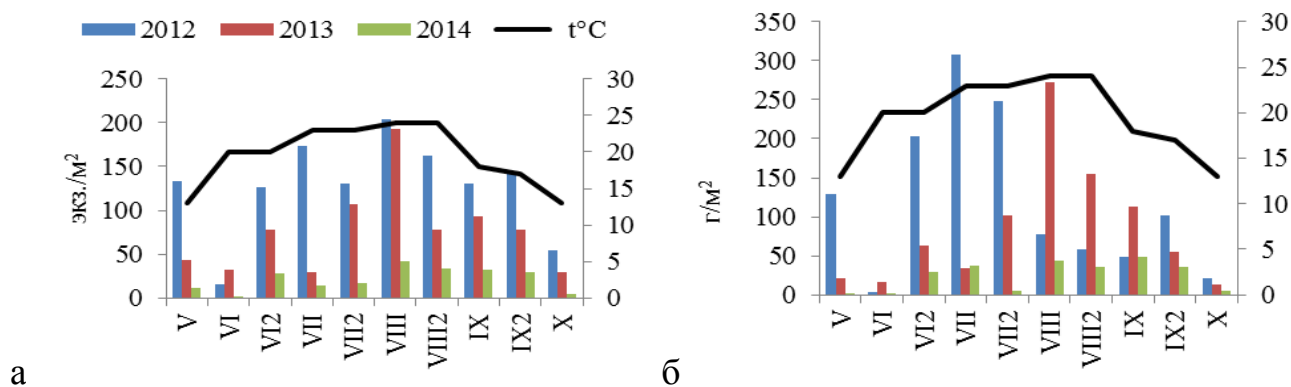


Рис. 42. Сезонная и межгодовая динамика численности (а) и биомассы (б) моллюска *D. polymorpha* на русле Среднего плеса Саратовского водохранилища. V–X – месяц; VI2–IX2 – вторая половина месяца.

У правого берега моллюск *D. polymorpha* имеет самую низкую встречаемость (13%) в сравнении со всеми Волжскими водохранилищами. Его численность и биомасса в 2012–2014 гг. были низки и изменялись в пределах 0–10

экз./м² и 0–4.32 г/м² соответственно. В связи с низкой встречаемостью тенденций в количественном развитии этого моллюска не наблюдалось.

В р. Кутулук в 2013 г. в среднем течении, на станции, находящейся на верхнем участке Кутулукского водохранилища в 50 км от ее впадения в р. Б. Кинель, в районе с. Богдановка (табл. 13) был обнаружен моллюск *D. polymorpha*. В качестве субстрата *D. polymorpha* использовал раковины моллюсков семейства Unionidae, а так же живые и мертвые раковины представителей своего вида, образуя друзы (табл. 13). Численность *D. polymorpha* составляла 382 экз./м², биомасса – 893.5 г/м². Длина раковин моллюсков изменялась от 15 до 30.1 мм, а возраст от 2+ до 6+. В момент исследования макрофиты располагались на расстоянии 20 м от кромки воды. При этом берег был покрыт раковинами дрейссены и моллюсков семейством Unionidae на расстоянии от уреза воды более чем 10 м. Это позволяет нам сделать предположение о значительном колебании уровня воды в водохранилище.

В Пестравском водохранилище моллюск нами был обнаружен в районе с. Пестравка с численностью 191 экз./м² и биомассой 86.66 г/м². Максимальный возраст особей был 5+. Субстратом для прикрепления служили моллюски семейства Unionidae, а так же живые и мертвые раковины представителей своего вида, образуя друзы (Михайлов, 2014 в).

В р. Б. Черемшан, а именно в Черемшанском заливе моллюск *D. polymorpha* впервые был зарегистрирован на второй год после создания Куйбышевского водохранилища. Встречался он очень редко, его биомасса не превышала 1 г/м² (Мордухай-Болтовской, 1961). Однако, уже через год, в сентябре 1960 г., численность *Dreissena* значительно увеличилась (до 147 экз./м², а биомасса составила 104.3 г/м²) (Аристовская, 1964). Нами река исследована от истока до верхнего участка Черемшанского залива (до г. Димитровград). *D. polymorpha* найдена в самом верхнем участке, в количестве 85 экз./м², биомасса составила при этом 18.4 г/м², возраст – от 1+ до 5+, длиной раковин от 9.4 до 20.9 мм.

В р. Уса *D. polymorpha* впервые была зарегистрирована в массовом количестве С.М. Ляховым в 1959 в месте впадения реки в Куйбышевское водохранилище. Численность вида была практически такой же, как и в водохранилище – около 5 тыс. экз./м² (Ляхов, Михеев, 1964). Нами *D. polymorpha* была зарегистрирована в зоне подпора – в Усинском заливе Куйбышевского водохранилища, в 40 км от устья (табл. 13) в районе базы отдыха «Голубая гавань». Вид был встречен на песчано-илистом грунте. Численность моллюска составила 3 экз./м², биомасса – 0.3 г/м², возраст – от 1+ до 3+, длина раковин – от 10.8 до 14.2 мм.

В р. Самара *D. polymorpha* регистрировался П.И. Антоновым (2008) в 50 км от устья. Нами вид был встречен в районе с. Алексеевка, расположенном в 44 км от устья реки, в зоне подпора Саратовского водохранилища (табл. 13). Моллюск был прикреплен к древесным остаткам, образуя друзы и имел невысокую численность 26 экз./м² и биомассу – 4.72 г/м², возраст от 1+ до 3+, длина раковины от 9.5 до 18.5 мм.

В р. Чапаевка *D. polymorpha* впервые был найден П.И. Антоновым (2001). Он был зарегистрирован в нижнем течении, на станции, расположенной в 91 км от устья реки.

По результатам наших исследований можно сделать заключение, что вид расширил свое распространение по акватории реки. Он был найден в среднем течении, на станции возле с. Дмитриевка, в 160 км от устья, т.е. за 20 лет вид проник вверх по течению на 69 км. Тот факт, что река в верхнем ее течении представляет собой цепь прудов, вероятно, не позволит расселиться этому моллюску еще выше. Он был найден нами на песчанистом иле прикрепленным к раковинам моллюска сем. Unionidae и древесным остаткам, образуя друзы. На участке, где скорость течения была минимальная (<0.1 м/с), численность вида составляла 94 экз./м², биомасса 226.35 г/м², возраст от 1+ до 6+, длина раковин от 9.8 до 30.2 мм.

В р. Чагра *D. polymorpha* впервые была найдена П.И. Антоновым в 1997 г. в 100 км от ее устья (табл. 13) (Антонов, 2001). Нами вид был обнаружен на станции, расположенной в 120 км от устья, в районе с. Михайло-Лебяжье. Субстратом для моллюсков служили древесные остатки, а также основания макрофитов. Численность дрейссены составляла 28 экз./м², биомасса – 21.6 г/м². Найденные моллюски имели возраст от 3+ до 5+, длину раковин от 15.2 до 25.4 мм. В месте его регистрации отмечалось снижение скорости течения воды до <0.1 м/с. вследствие создания насыпной дамбы ниже по течению. Выше с. Михайло-Лебяжье река летом частично пересыхает, образуя цепь прудов. Вероятно, именно этот факт мешает распространению моллюска *D. polymorpha* выше по течению.

В р. Б. Иргиз моллюск *D. polymorpha* впервые был найден А.Л. Бенингом в 1913 г. (Беннинг, 1913). В дальнейшем вид регистрировал П.И. Антонов в 1999 г. на расстоянии 438 км от устья реки в районе с. Канаевка (Антонов, 2001). По результатам наших исследований вид распространился вверх по течению реки и был найден в 590 км от устья в районе с. Августовка. (Михайлов, 2014 в). Полученные данные позволяют сделать предположение о расширении ареала *D. polymorpha* в реке. Показатели количественного развития моллюска на этом участке были не высоки: численность вида составляла 38 экз./м², биомасса 6.42 г/м². Максимальный возраст моллюсков – 5+, длина раковин от 7.5 до 24.2 мм. Это позволяет говорить о том, что вид проник в верхнее течение реки еще в конце 2000 гг. Субстратом для их прикрепления служили древесные остатки. Ниже по течению *D. polymorpha* отмечалась на всех исследуемых нами станциях.

В р. Б. Кинель моллюск *D. polymorpha* регистрировался ранее в устье П.И. Антоновым в 2001 г. (Антонов, 2008). По результатам проведенных нами исследований, моллюск *D. polymorpha* расширил свой ареал и был обнаружен в 25 км от устья, в районе с. Преображенка (табл. 13). Моллюск был прикреплен к раковине живого моллюска семейства Unionidae. Всего было найдено 2 экз./м², биомасса составила 1.7 г/м², возраст зарегистрированных экземпляров – 4+, длина раковин – 18.3 и 19.2 мм.

В р. Съезжая моллюск *D. polymorpha* был найден нами, на станции, расположенной в 60 км от устья, в районе с. Верхнесъезжее (табл. 13). Моллюск обнаружен на раковинах представителей семейства Unionidae и древесных остатков. Численность вида составляла 6 экз./м², а биомасса – 5.3 г/м², возраст от 1+ до 4+, длина раковин от 8.6 до 19.9 мм.

В р. Кутулк моллюск *D. polymorpha* был найден нами в районе, расположенном ниже Кутулукского водохранилища, возле с. Пустовалово, в 28 км от устья (табл. 13). Его численность здесь была значительно ниже, чем в водохранилище (см. ранее) и составляла 6 экз./м², с биомассой 18.3 г/м², возраст – от 4+ до 6+, длина раковин от 20.3 до 26.1 мм. Субстратом для моллюсков служили раковины моллюсков семейства Unionidae. Более низкая численность моллюска в реке. По сравнению с водохранилищем, связана с тем, что в водотоке складывались менее благоприятные гидрологические условия для обитания моллюска.

В Приплотинном плесе Куйбышевского водохранилища встречаемость моллюска *D. polymorpha* была высока (100%). В Среднем плесе Саратовского водохранилища вид имеет среднюю встречаемость (45%). Минимальные количественные показатели развития моллюска отмечаются весной и осенью, максимальные – в конце лета.

Вид был впервые найден нами в реках: Кутулук и Съезжая; в водохранилищах: Пестравское и Кутулукское. В реках Б. Черемшан, Уса, Самара, Чапаевка, Чагра, Б. Иргиз, Б. Кинель моллюск расширил свое распространение.

6.3. Особенности распределения моллюска *D. bugensis*

Моллюск Понто-Каспийского происхождения *D. bugensis*, за пределами своего исторического ареала впервые был отмечен в низовье р. Волга в 1980-х гг. в канале «Волга-Дон» (Zhulidov et al., 2004). В Куйбышевском водохранилище впервые этот вид был зарегистрирован в 1992 г. П.И. Антоновым (Антонов, 1993), а с 1996 г. отмечался и в водоемах Верхней Волги (Орлова, Щербина, 2001).

В Приплотинном плесе Куйбышевского водохранилища *D. bugensis* имеет 100% встречаемость (рис. 43). Его численность и биомасса 2012–2014 гг. в различные месяцы вегетационного периода изменялись в пределах 81–2400 экз./м² и 6.07–347.99 г/м² соответственно (рис. 44 а, б). Минимальные показатели количественного развития отмечаются весной, при температуре 14 °С (рис. 44 а), максимальные – в конце лета начале осени, при температуре 19–22 °С (рис. 44 б).

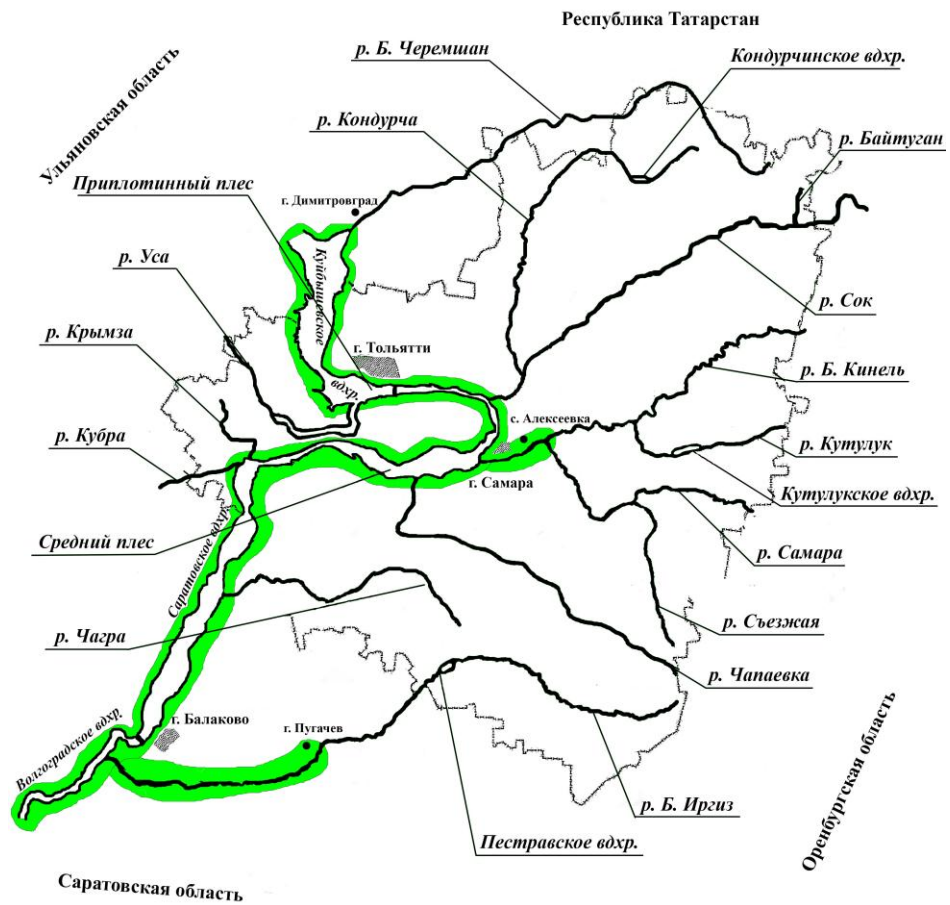


Рис. 43. Распределение чужеродного моллюска *D. bugensis* в водоемах региона. ■ – область распространения.

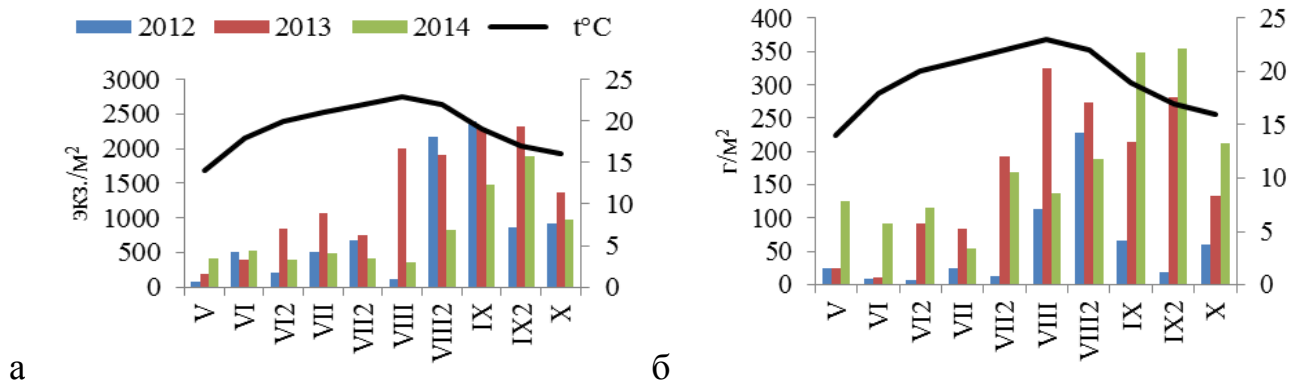


Рис. 44. Сезонная и межгодовая динамика численности (а) и биомассы (б) моллюска *D. bugensis* в Приплотинном плесе Куйбышевского водохранилища. V–X – месяц; VI2–IX2 – вторая половина месяца.

У левого берега Среднего плеса Саратовского водохранилища моллюск *D. bugensis* имеет низкий показатель встречаемости (20%). Его численность и биомасса в 2012–2014 гг. были не высоки и изменялись в пределах 0–6 экз./м² и 0–16.26 г/м² соответственно. В связи с низкой встречаемостью тенденции количественного развития моллюска не отмечались.

На русле Среднего плеса за период исследования моллюск *D. bugensis* имеет 100% встречаемость. Его численность и биомасса в 2012–2014 гг. в различные месяцы изменялись в пределах 24–522 экз./м² и 23.49–725.44 г/м² соответственно (рис. 45 а, б). Минимальные показатели количественного развития моллюска отмечались весной и осенью, при температуре 13 °С (рис. 45 а), максимальные – в конце лета, при температуре 24 °С (рис. 45 б).

У правого берега Среднего плеса Саратовского водохранилища моллюск *D. bugensis* встречен только в одной пробе, с численностью 4 экз./м² и биомассой 1.98 г/м².

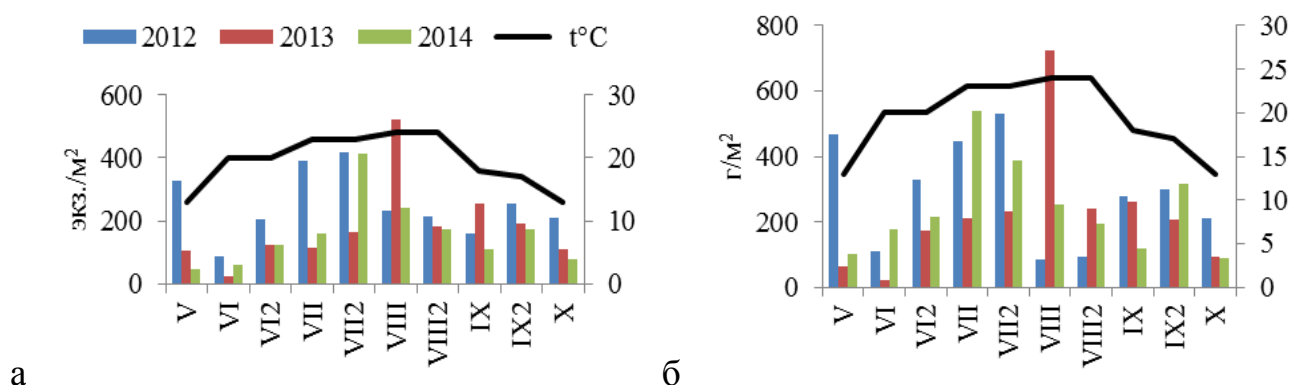


Рис. 45. Сезонная и межгодовая динамика численности (а) и биомассы (б) моллюска *D. bugensis* на русле Среднего плеса Саратовского водохранилища. V–X – месяц; VI2–IX2 – вторая половина месяца.

В р. Б. Черемшан, а именно в Черемшанском заливе Куйбышевского водохранилища, *D. bugensis* найдена в районе г. Димитровграда. Ее численность составила 46 экз./м², биомасса 12.9 г/м², возраст от 1+ до 4+, длина раковин от 8.8 до 17.8 мм (табл. 13).

В р. Б. Иргиз моллюск *D. bugensis* обнаружен в районе г. Пугачев (табл. 13), в среднем течении, в 315 км от устья. Его численность составляла 86 экз./м², биомасса 7.75 г/м². Возраст особей был от 1+ до 3+, с длиной раковин от 8.4 до 13.8 мм. В реку, предположительно, вид проник вначале 2010 гг. Субстратом для прикрепления служили камни. Ниже по течению реки *D. bugensis* отмечалась на всех исследуемых нами станциях.

В Приплотинном плесе Куйбышевского водохранилища моллюск *D. bugensis* был встречен во всех пробах. В Среднем плесе Саратовского водохранилища вид имеет среднюю встречаемость (40%). Минимальные количественные показатели развития моллюска отмечаются весной и осенью, максимальные – в конце лета. Вид расширил свой ареал на территории региона и был впервые найден нами в реках: Б. Черемшан и Б. Иргиз.

6.4. Особенности распределения моллюска *A. colorata*

Двустворчатый моллюск Понто-Каспийского происхождения *A. colorata* в дельте р. Волги был впервые обнаружен в 1963 г. А.А. Косовой (Атлас беспозвоночных, 1968). С 1965 по 1970 гг. его специально выпускали в Куйбышевское водохранилище для улучшения кормовой базы рыб (Иоффе, 1968; Миловидов, Егерова, 1985). Однако моллюск так и не натурализовался в Куйбышевском водохранилище, однако он сам вселилась в Волгоградское, а затем и в Саратовское водохранилища из Каспия (Волга и ее жизнь, 1978). С начала XXI века встречался в небольших количествах на песчаных биотопах Куйбышевского водохранилища (Калайда, 2003; Зинченко, Антонов, 2005; Зинченко и др., 2007; Яковлева, 2010; Курина, 2011).

В Приплотинном плесе Куйбышевского водохранилища за период исследования *A. colorata* имел более низкую встречаемость (50%), в отличие от других вселенцев, встреченных здесь (рис. 46). Его численность и биомасса в 2012–2014 гг. в различные месяцы вегетационного периода, по сравнению с другими чужеродными видами, имела низкие значения и изменялась в пределах 0–24 экз./м² и 0–15.77 г/м² соответственно (рис. 47 а, б). Минимальные показатели количественного развития отмечаются весной, при температуре воды 14 °С (рис. 47 а), максимальные – летом, при температуре 21–22 °С (рис. 47 б).

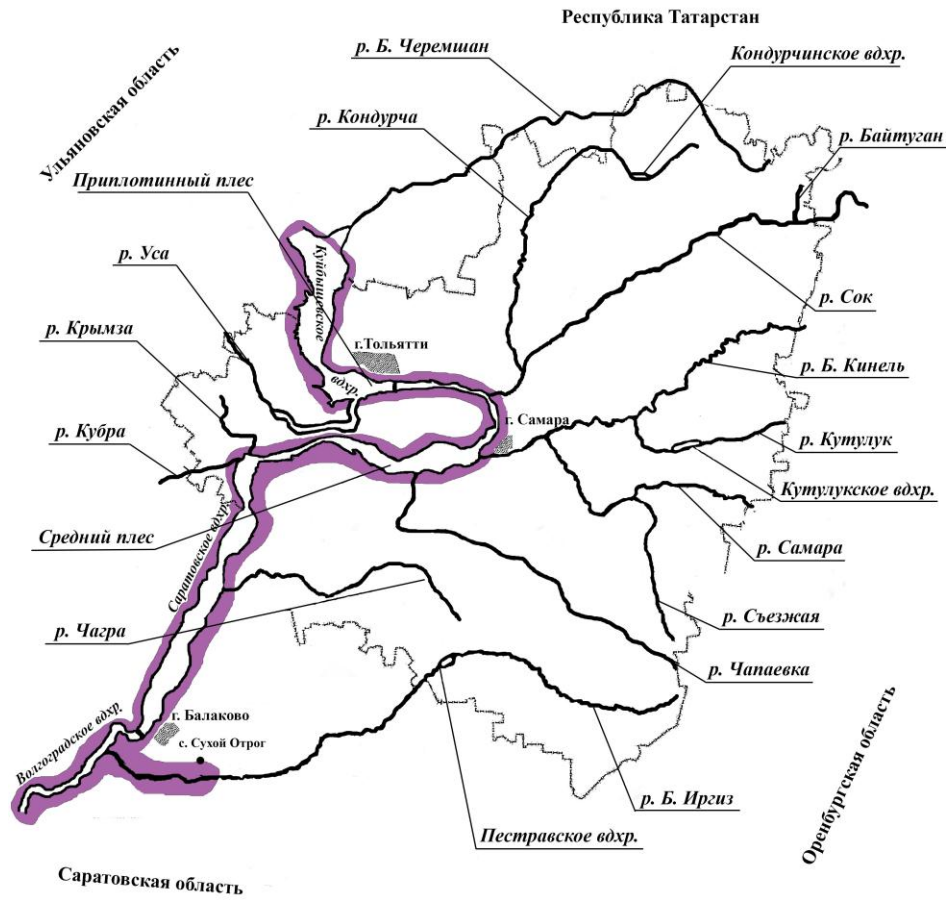


Рис. 46. Распределение чужеродного моллюска *A. colorata* в водоемах региона. ■ – область распространения.

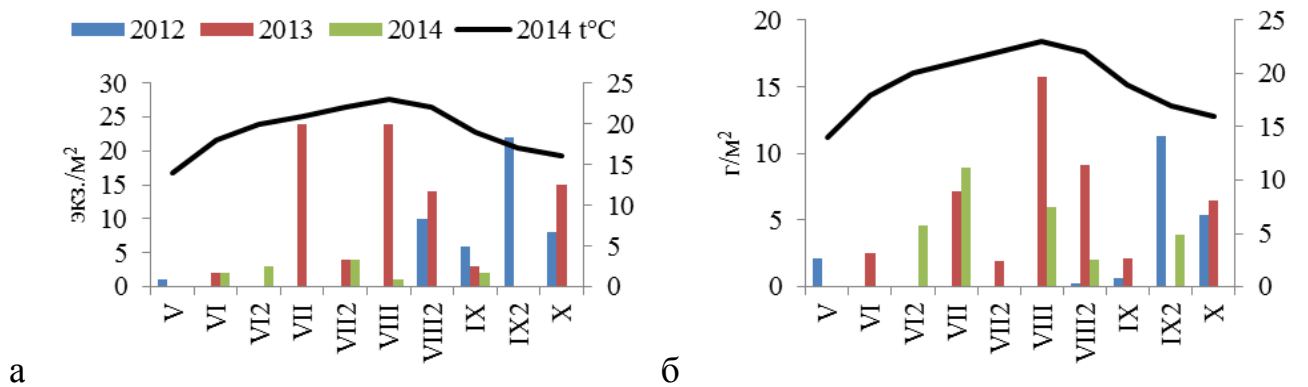


Рис. 47. Сезонная и межгодовая динамика численности (а) и биомассы (б) моллюска *A. colorata* в Приплотинном плесе Куйбышевского водохранилища. V–X – месяц; VI2–IX2 – вторая половина месяца.

В р. Б. Иргиз вид *A. colorata* был зарегистрирован нами на станции в районе с. Сухой Отрог, в нижнем течении реки, в 150 км от устья (табл. 13) (Михайлов, 2014 в). Его численность составляла 6 экз./м², биомасса 38.92 г/м² (показатель сопоставим с данными, зарегистрированными в водохранилищах – до 60 г/м² до 1996 г.). Однако, по современным данным показатели биомассы вида Волгоградском водохранилище снизились до 11 г/м². В настоящее время моллюск встречается в водохранилищах единично (Филинова, 2010). Раковины зарегистрированных нами организмов имели максимальную длину 26 мм, что больше, чем в Волжских водохранилищах в современный период. Однако, попадает в размерный диапазон по данным до 1996 г. (Филинова, 2010). Это говорит о том, что в р. Б. Иргиз для развития вида складываются более благоприятные, чем в водохранилищах условия. Ранее *A. colorata* не проникал в притоки Волжских водохранилищ и практически не обнаруживался в устьевых участках рек впадающих в них. Эта находка позволяет сделать предположение, что условия в р. Большой Иргиз стали более сходными с водохранилищными в результате ее зарегулирования. Возможно, это и стало причиной проникновения *A. colorata* в водоток.

В Приплотинном плесе Куйбышевского водохранилища моллюск *A. colorata* был встречен в половине всех отобранных пробах. Минимальные количественные показатели развития моллюска отмечаются весной и осенью, максимальные – в конце лета. Моллюск не зарегистрирован нами в Среднем плесе Саратовского водохранилища. Вид расширил свой ареал и был впервые зарегистрирован нами в реке Б. Иргиз.

6.5. Особенности распределения моллюска *T. astrachanicus*

С 50-х годов XX века из дельты р. Волги в водохранилища Нижней Волги начал вселяться моллюск *T. astrachanicus* (Кирпиченко, Ляхов, 1963; Пирогов и др., 1990). В конце XX столетия вид регистрируется в прибрежье Саратовского и

Куйбышевского водохранилища при его естественном расселении (Зинченко, Антонов, 2005).

У левого берега Среднего плеса Саратовского водохранилища моллюск *T. astrachanicus* за время исследования в 2012–2014 гг. встречен нами в одной пробе с численностью 1 экз./м² и биомассой 0.08 г/м² (рис. 48).

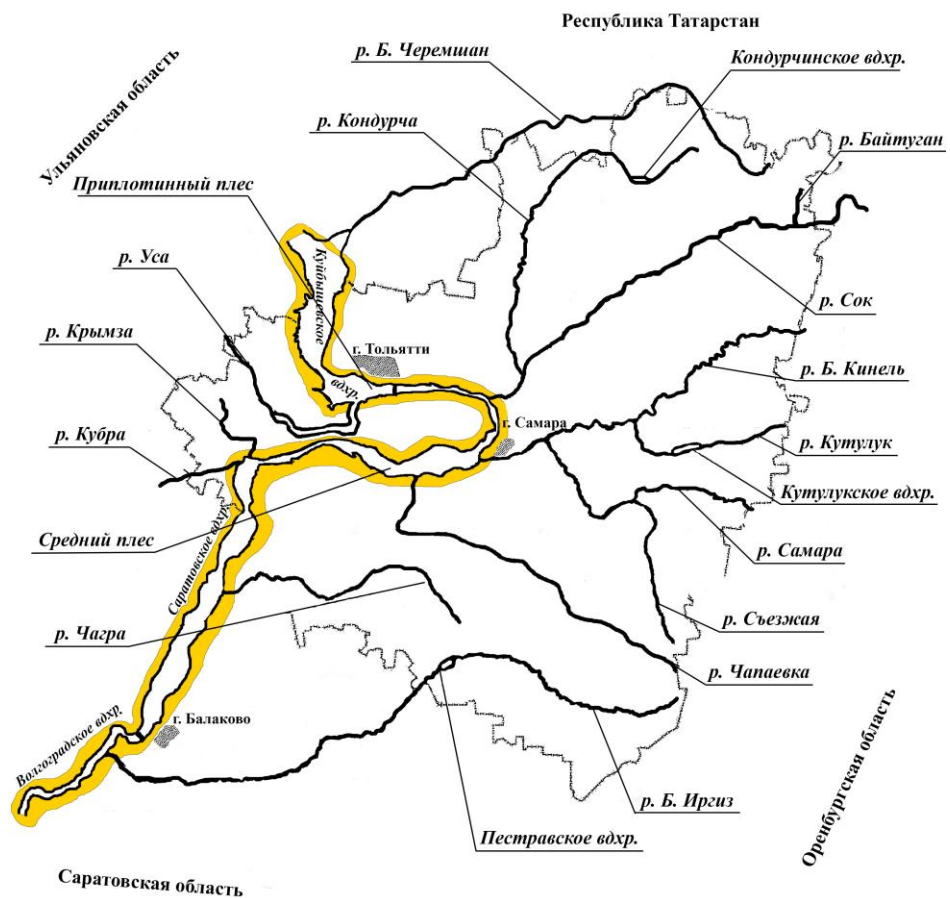


Рис. 48. Распределение чужеродного моллюска *T. astrachanicus* в водоемах региона. – область распространения

На русле Среднего плеса Саратовского водохранилища моллюск *T. astrachanicus* за время исследования 2012-2014 гг. имел встречаемость (10%). Показатель его численности изменялся от 0 до 7 экз./м², биомассы от 0 до 0.38 г/м².

По результатам наших исследований в Среднем плесе Саратовского водохранилища моллюск *T. astrachanicus* имел низкую встречаемость (5%). Вид не зарегистрирован в Приплотинном плесе Куйбышевского водохранилища и не найден ни в одном притоке р. Волги, что в настоящее время позволяет говорить о отсутствии расширения его ареала.

6.6. Соотношение чужеродных и аборигенных моллюсков в водоемах и водотоках Средней и Нижней Волги

Роль аборигенных и чужеродных видов моллюсков в формировании общей численности и биомассы малакофауны Приплотинного плеса Куйбышевского водохранилища показана на рис. 49 а, б.

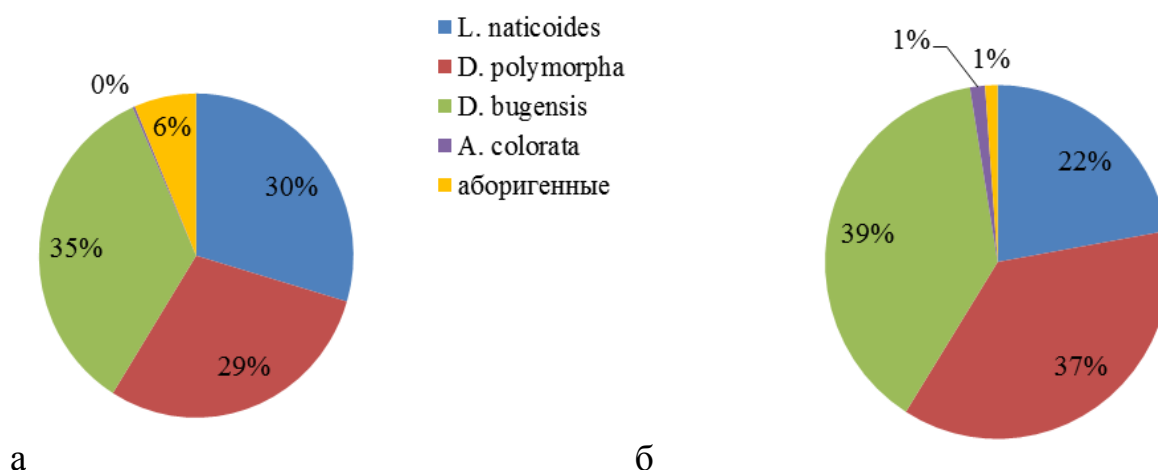


Рис. 49. Соотношение численности (а) и биомассы (б) чужеродных и аборигенных видов моллюсков в Приплотинном плесе Куйбышевского водохранилища

Все встреченные нами в составе малакофауны вселенцы устойчиво входят в состав доминирующего и по численности и по биомассе комплекса видов моллюсков с разными долями. Так, численность *L. naticoides* составляла 30% от общей, биомасса – 22%; численность *D. polymorpha* составляла соответственно 29%, биомасса – 37%; численность *D. bugensis* – 35%, биомасса – 39%.

Численность *A. colorata* в Куйбышевском водохранилище была невысока, и составляла всего 0.25% от общей, роль вида в формировании общей биомассы несколько выше – 1%, в связи с большими размерами особей.

В Среднем плесе Саратовского водохранилища у левого берега и правого берега доля аборигенных видов в формировании показателей количественного развития малакофауны значительно выше, чем в Приплотинном плесе Куйбышевского водохранилища (рис. 50). На русловом участке соотношение численности и биомассы моллюсков-вселенцев и коренных обитателей водохранилища такое же, как и в выше лежащем водоеме (Куйбышевском водохранилище). Всего в Саратовском водохранилище было встречено 4 вида-вселенца. Их роль в формировании общей численности и биомассы малакофауны у левого берега была следующей: *L. naticoides*, составляла 28% от общей численности и 5% от общей биомассы; *D. polymorpha* соответственно 11 и 12%; *D. bugensis* – 9 и 14%; *T. astrachanicus* играл мизерную роль в формировании показателей количественного развития моллюсков.

На русле Среднего плеса доля чужеродных видов в формировании показателей количественного развития малакофауны была следующей: *L. naticoides* составлял 11% от общей численности и 1% от общей биомассы; *D. polymorpha* соответственно 15 и 23%; *D. bugensis* – 69 и 75%; доля *T. astrachanicus* в формировании численности и биомассы была менее 1% (рис. 50).

У правого берега Среднего плеса Саратовского водохранилища роль видов-вселенцев в общей численности и биомассе моллюсков составляла: *L. naticoides* 3% по численности и 1% по биомассе; *D. polymorpha* соответственно 4 и 8%; *D. bugensis* 1 и 3%.

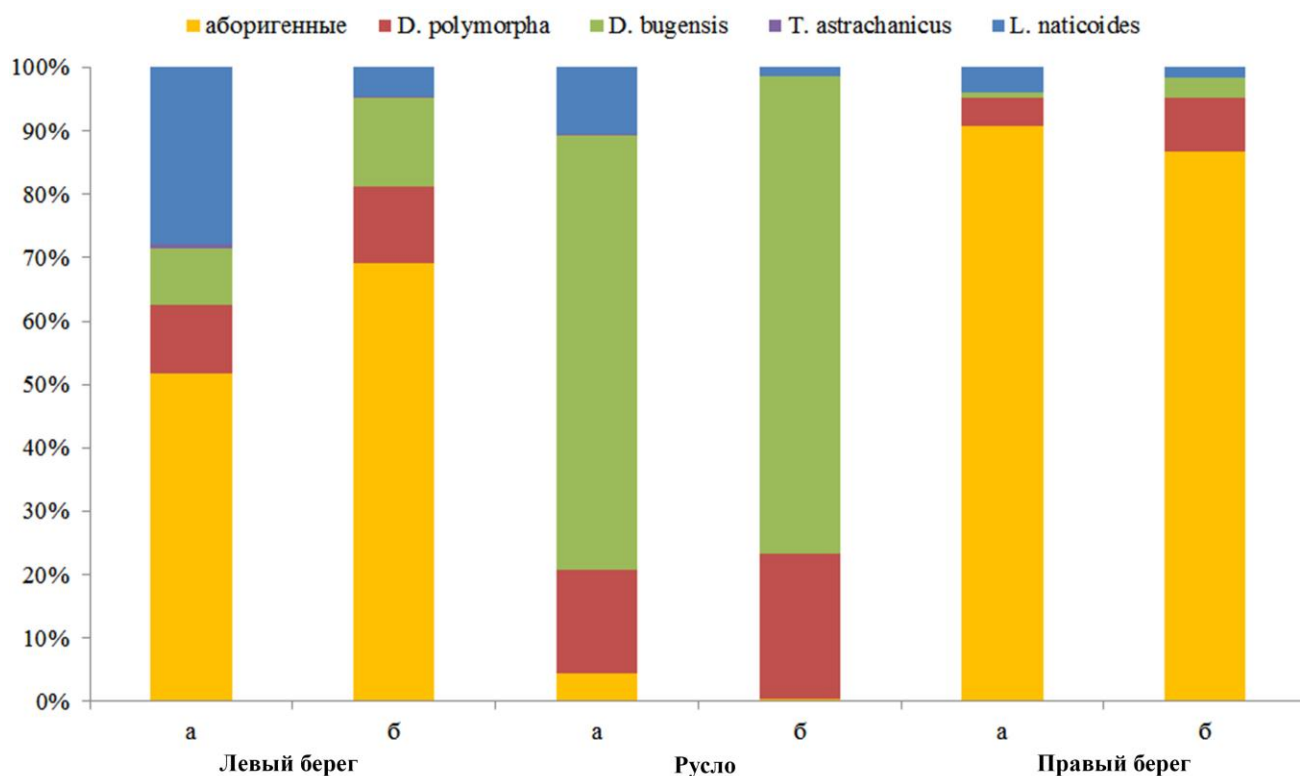


Рис. 50. Соотношение численности (а) и биомассы (б) чужеродных и аборигенных видов моллюсков в Среднем плесе Саратовского водохранилища.

Доля вселенцев, найденных в реках, значительно ниже, чем в Волжских водохранилищах. Так в р. Самара на станции в районе с. Алексеевка, где было зарегистрировано 2 вида чужеродных моллюска, их численность была ниже показателей аборигенной фауны и составляла 19%, а биомасса 0.08% (рис. 51) от общей.

В р. Б. Иргиз, в районе с. Сухой Отрог, где найдено было 3 вида вселенца, выше устьевое участка, их роль в формировании показателей количественного развития была несколько выше, чем в р. Самара (89 и 68% соответственно) и близка к показателями, зарегистрированными в волжских водохранилищах (рис. 51). На станции расположенной, на большем расстоянии от устья, в районе г. Пугачев, было найдено совместное обитание двух видов из рода *Dreissena*. Соотношение численности и биомассы этих видов, в сравнении с аборигенной фауной было ниже (74 и 28%) (рис. 51). Далее вверх по течению реки происходит

постепенное снижение роли чужеродных моллюсков в формировании общей численности и биомассы малакофауны.

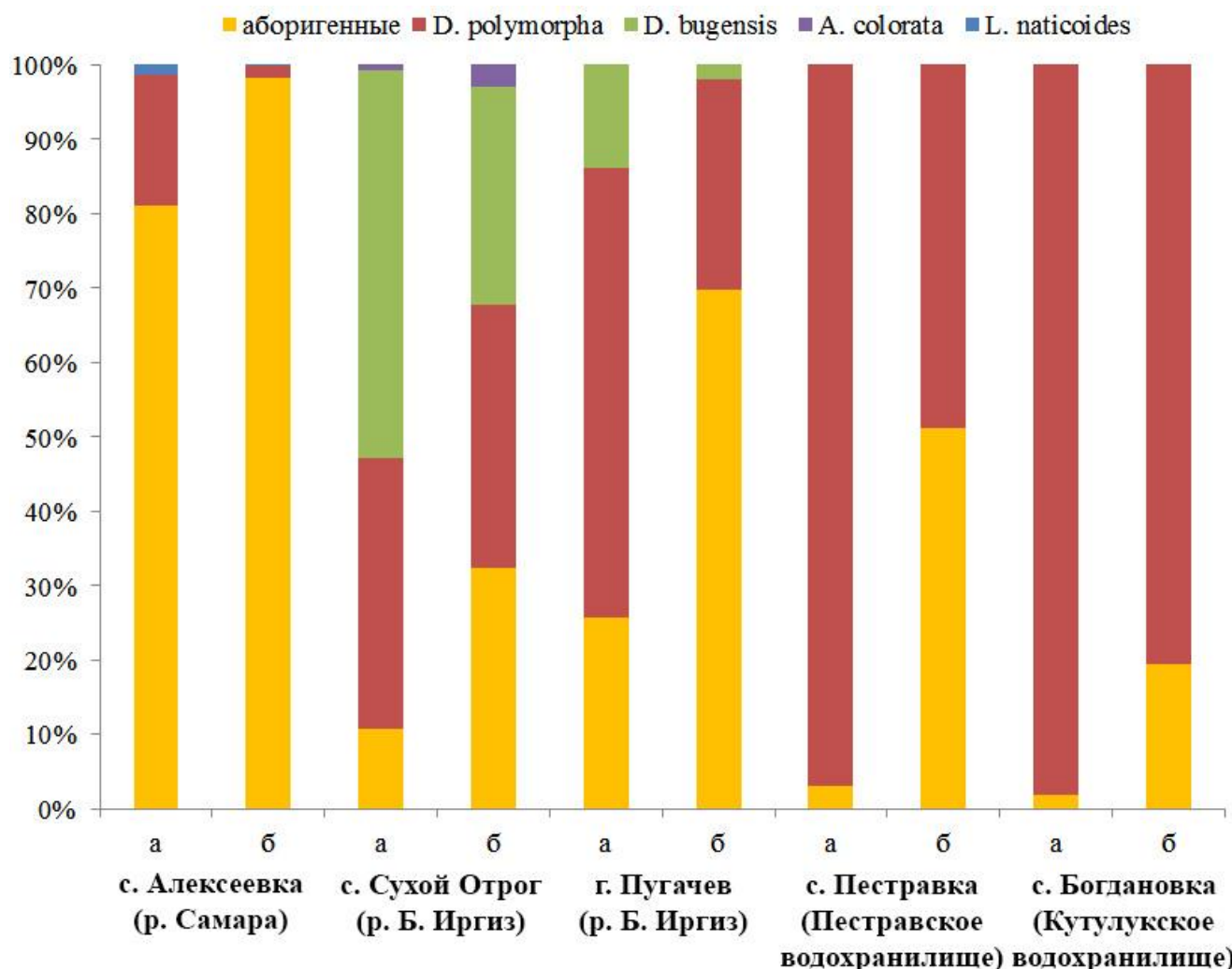


Рис. 51. Соотношение численности (а) и биомассы (б) чужеродных и аборигенных видов моллюсков в водоемах и водотоках Средней и Нижней Волги.

В малых водохранилищах доля чужеродных видов в формировании общей численности и биомассы значительно выше, чем в самих реках, на которых они расположены. Это связано с различием абиотических условий. Так в Пестравском водохранилище, в районе с. Пестравка, численность и биомасса вселенцев значительно превосходит аборигенную фауну и составляет 97 и 49% соответственно (рис. 51). В Кутулукском водохранилище, в районе с. Богдановка, наблюдаются еще большее преобладание инвазивных видов над коренными (98 и

91% соответственно) (рис. 51). Следует отметить, что в малых водохранилищах чужеродная фауна представлена лишь одним видом – *D. polymorpha*.

Во всех исследованных реках, на участках, где были найдены представители чужеродной фауны, не смотря на их массовое количественное развитие, численность и биомасса аборигенной фауны, остается на том же уровне, как и на участках, где чужеродные моллюски не обнаружены. В малых водохранилищах чужеродные виды представлены только *D. polymorpha*, и ее роль в формировании общей численности и биомассы значительно выше, чем в реках, на которых эти водохранилища сооружены.

6.7. Соотношение развития моллюсков рода *Dreissena* в волжских водохранилищах

Существует утверждение, что моллюск *D. bugensis* после вселения стал вытеснять другого представителя этого рода *D. polymorpha* (Цееб, Алмазов, Владимиров, 1966; Mills et al., 1996; Орлова, Щербина, 2002; Baldwin et al., 2002; Зинченко, Курина, 2011) длительное время обитающего в р. Волге (Паллас, 1773). На наш взгляд данное утверждение преждевременно (Михайлов, 2015 б; Mikhaylov, 2015).

До создания каскада водохранилищ на р. Волге *D. polymorpha* имела незначительную численность (сотни граммов) (Волга и ее жизнь, 1978), однако после их сооружения, когда условия для его существования улучшились, моллюск в огромных количествах начала развиваться на затопленных лесах и кустарниках, достигая численности до 3150 экз./м², биомассы около 2 тыс. г/м² (Ляхов, Михеев, 1964).

По литературным данным *D. polymorpha* встречалась в различных биотопах (открытое мелководье, закрытое мелководье, русло, заливы), где показатели ее численности и биомассы значительно различались (Куйбышевское водохранилище, 1983). Если учесть тот факт, что для существования моллюску необходим субстрат для прикрепления (Дрейссена..., 1994), то в открытых

участках водохранилища и на русле его показатели значительно ниже. В дальнейшем, длительный период времени (с начала 70-х и до конца 80-х гг.), в условиях меняющегося экологического состояния Куйбышевского водохранилища, количественные данные отсутствуют. Однако в этот период существования водоема произошли существенные изменения в структуре донных биоценозов, которые связаны с исчезновением ранее затопленных кустарников, остатков лесов, процессом активного заиления и т.п. Можно предположить, что эти факторы могли оказать определенное влияние на показатели «естественной» численности и биомассы *D. polymorpha*. Изменение придонного слоя Куйбышевского водохранилища оказало влияние на развитие и других систематических групп моллюсков. Так, по данным Е.П. Загорской (Загорская 2009), за период с 1975 по 2005 гг. отмечено постепенное исчезновение представителей сем. Sphaeriidae, падение общей численности моллюсков отряда Lucicniformes в 16 раз (с 603 экз./м² до 38 экз./м²), биомассы – в 128 раз (с 12.8 г/м² до 0.1 г/м²), и снижение их вклада в общую биомассу макрозообентоса с 34 до 2%.

Кроме того, при сборе материала исследователи использовали различные орудия отбора. При отборе проб способом донного траления показатели количественного развития моллюсков при пересчете на 1 м² были высокие. Значительные показатели их численности и биомассы отмечались также при сборе материала при помощи погружения с применением водолазной техники на заросших участках, где не было возможности использовать трал. Современные исследователи чаще применяют дночерпатель или драгу. Дночерпатель хорошо использовать, зная дно водоема и участки распространения по ним моллюсков дрейссенид, в противном случае дночерпателем будет невозможно взять пробу (он не закроется). При использовании этого орудия лова многое зависит от того куда попал прибор: в центр их биоценоза (дает максимальные количественные показатели) или на край (дает минимальные количественные показатели). Использовать драгу проще, однако она дает не совсем точные показатели, в связи

с ее плохой уловистостью (часто проходит над раковинами, собирая лишь малую часть). Таким образом, при использовании различных орудий отбора проб можно получить несопоставимые данные, которые не позволяют объективно оценить динамику изменения численности и биомассы дрейссены.

В конце 80-х годов XX в. в составе малакофауны зарегулированной Волги появляется *D. bugensis* (Антонов, 1993). На момент обнаружения впервые в Куйбышевском водохранилище в 1992 г. *D. bugensis*, соотношение численности двух видов (*D. bugensis* и *D. polymorpha*) в пробах составляло 69:31%, соответственно (Антонов, 1993). Возможно, основной причиной этого является конкурентный тип питания (оба вида являются сестонофагами-фильтраторами) (Орлова, 2010). Однако, известно, что эти моллюски являются представителями эпифауны (Дрейссена..., 1994), для них большое значение имеет наличие специального субстрата, которым после создания водохранилищ служили древесные остатки. Именно в этот промежуток времени количественные показатели развития *D. polymorpha* в водоемах были максимальными (Ляхов, Михеев, 1964). С течением времени число благоприятных субстратов сокращалось и естественная численность вида *D. polymorpha* стала снижаться. В это время в Волге появляется *D. bugensis* (Антонов, 1993). Как известно, этот вид, в отличие от *D. polymorpha*, менее требователен к субстрату (Roe, MacIsaac, 1997; Stoeckmann, 2003). Возможно, это также явилось причиной быстрого увеличения численности *D. bugensis*.

По результатам наших исследований, проведенных в Приплотинном плесе Куйбышевского водохранилища в 2012 г., на русловой станции (глубина 12 м), это соотношение было приблизительно таким же 71:29%, что не позволяет говорить о вытеснении одного вида другим. Период трехлетнего исследования Приплотинного плеса (глубина станции 5 м), также подтверждают их совместное обитание. Соотношение численности этих видов составляло 54:46% соответственно, т.е. по сравнению с более глубоководным участком, разница в численности видов практически нивелируется. Это позволяет сделать

предположение, что условия на глубине 5 м более благоприятны для развития *D. polymorpha*. При этом на этой глубине средний возраст *D. polymorpha* составил 4+, а у *D. bugensis* встречались в основном сеголетки и особи, возраст которых не превышал 2+. На более глубоководной станции средний возраст моллюсков обоих видов практически не отличался (4+ и 5+ соответственно).

В Саратовском водохранилище, по данным сотрудников ИЭВБ РАН, в 2006 г. *D. bugensis* доминировала по численности на всем его протяжении (Зинченко, Курина, 2011). По нашим данным, полученным в 2012–2014 гг. на русловой станции Среднего плеса Саратовского водохранилища отмечалось совместное обитание двух видов дрейссенид (*D. bugensis* и *D. polymorpha*). При этом соотношение показателей их количественного развития (численности и биомассы) было практически одинаковым и составляло 80:20% и 77:23% соответственно. Возрастной состав моллюсков разных видов на этой станции отличался незначительно и в среднем составлял 5+. На станциях, расположенных в литорали водохранилища, преобладает моллюск *D. polymorpha*. При этом соотношение видов в формировании показателей количественного развития (численности и биомассы) соответственно составляло 32:68% и 40:60%. Это подтверждает предположение, что условия мелководья более благоприятны для развития *D. polymorpha*.

Подробное изучение особенностей экологии дрейссенид в верхних плесах Куйбышевского водохранилища (Яковлева, 2010) также свидетельствует о том, что вытеснение одного вида дрейссены другим не наблюдается. Однако обнаруживается разница в количественном развитии этих видов в отдельных биотопах, что также подтверждается нашими данными. Это возможно связано с особенностями биологии видов предпочитающие разные зоны водоемов. Так: *D. bugensis* хорошо развивается на более глубоководных участках. Она способна обитать на глубине более 40 м, в то время как показатели количественного развития *D. polymorpha* уже на глубине 10–15 м ниже. (Adrian, Ferro, Kerppner, 1994; Jones, Ricciardi, 2005). Кроме того, наибольшее количественное развитие

видов отмечается при их совместном обитании (Яковлева, 2010). Как известно, моллюски рода дрейссена имеют мозаичное распространение (пятнами) (Кирпиченко 1963), и их численность в конкретном месте может значительно меняться, поэтому сравнивать данные, полученные при изучении различных биотопов, достаточно сложно.

Кроме того, хочется отметить, что подобная тенденция отмечается и в других водоемах. Так, в оз. Эри (система Великих озер) (Adrian, Ferro, Kerper, 1994), после вселения *D. bugensis* ее численность резко увеличилась, при этом численность *D. polymorpha* уменьшилась. Однако полного исчезновения второго вида не произошло, и спустя некоторое время его численность составила 39% от численности моллюсков этих двух видов.

Как показали наши исследования на протяжении более 20 лет соотношение количественных показателей развития *D. bugensis* и *D. polymorpha* остаются на прежнем уровне (примерно 70:30% соответственно). Однако обнаруживается разница в количественном развитии этих видов в отдельных биотопах.

6.8. Особенности развития представителей рода *Dreissena*

в малых и средних реках

Как известно, скорость течения, является одним из главных факторов, определяющих развитие моллюсков рода дрейссена (Харченко, Шевцова, Понурко, 1985; Харченко, Смелянова, Ляшенко, 2000). В незарегулированных реках русло подвергается постоянному размыву, а речное дно образовано подвижным песком. Это, по мнению некоторых авторов, является одной из основных причин того, что дрейссена в них появляется значительно позже, чем в водохранилищах (Кирпиченко, 1963).

В настоящее время заселению рек представителями рода дрейссена способствуют следующие факторы: наличие в большинстве средних и малых рек благоприятных субстратов в виде остатков наземной растительности (старые упавшие деревья, которые в воде способны пролежать не один десяток лет, пни);

камни; различные искусственные субстраты (сваи мостов, стеклянные и пластиковые бутылки); сооружение насыпных дамб возле населенных пунктов.

В зарегулированных реках течение сильно замедляется, а на некоторых участках практически прекращается полностью; дно покрывается илом, что и приводит к его зарастанию. Это, в свою очередь, также сказывается на скорости течения реки. За счет седиментации органических веществ и увеличения числа планктонных организмов, изменяется состав бентоса и его кормовая база. В результате этого дрейссена начала проникать в реки, расширяя свой ареал обитания в регионе. Однако, численность представителей этого рода в большинстве малых и средних рек не велика (Михайлов, 2015 б; Mikhaylov, 2015).

Количество велигеров дрейссены может быть огромным (десятки тысяч) (Кирпиченко, 1963), однако, не все они находят благоприятные условия для прикрепления, поэтому их распределение в водоемах носит мозаичный характер.

В изученных водотоках *D. polymorpha* была отмечена, в основном, в реках с медленным течением. Что позволяет сделать предположение о том, что одним из важных факторов для ее расселения в реки является скорость течения. Создание плотин уменьшает взмучивание грунта. Это также является важным фактором для развития дрейссены, т.к. они очень чувствительны к концентрации частиц взвеси в воде, в связи с особенностью строения фильтрационного аппарата (Биологические инвазии..., 2004).

На развитие дрейссены в небольших водоемах влияние оказывает площадь их промерзания в зимний период и обсыхания в летний. Эти моллюски способны обитать в широком температурном диапазоне (от 10 до 32 °C), однако они совершенно не переносят замерзания (Биологические инвазии..., 2004). В малых и средних реках отмечается смывание моллюсков с прибрежных районов в половодье (в результате обильного таяния снегов и стока с полей, а также обильных дождей), вследствие чего дрейссена здесь регистрируется только на русле.

Создание плотин помогло снизить влияние этого фактора: уровень воды в зарегулированном участке реки практически не меняется и это позволяет моллюску существовать на различных глубинах и даже недалеко от уреза воды.

Часто в реках мы наблюдали эпибионтные группировки, между моллюсками сем. Unionidae и *D. polymorpha*, которая прикреплена к их раковинам. Экологические требования этих моллюсков сходны: они являются фильтраторами. Крупные представители семейства Unionidae способны к более активному движению, чем дрейссены, ведущие прикрепленный образ жизни. Летом они перемещаются с большей глубины на меньшую, а зимой наоборот, что позволяет выживать и прикрепленному к ней моллюску *D. polymorpha*.

С появлением дрейссены в реках Средней и Нижней Волги, стало возможным и так называемое явление «сопряженной инвазии», когда появляются другие виды – вселенцы из одного и того же региона – донора (Биологические инвазии..., 2004). Вероятно, что дрейссена в дальнейшем может изменить экосистему всего водоема (Higler, 1981).

Появление дрейссены в малых и средних реках может повлиять на них следующим образом: будучи мощными собирателями – фильтраторами (Львова, Извекова, Соколова, 1980; Дрейссена..., 1994) дрейссениды осаждают огромное количество органического вещества из толщи воды, и выделяемые ими аглютинаты и фекалии становятся источниками пищи для бентосных и других организмов (Greenwood et al., 2001; Щербина, 2008), избирательно заселяющих друзы, которые также представляют собой убежище от хищников (Протасов, 1994; Щербина, 2009). Моллюск активно участвует в самоочищении воды, и тем самым влияет на круговорот веществ в реках. Велигеры вместе с током воды проникают в системы водозаборов и теплоцентралей, где оседают, а затем образуют мощные обрастания, являющиеся серьезной помехой в работе (Кирпиченко, 1976). Выделяемые моллюсками фекалии, содержат значительное количество биогенных элементов (азота и фосфора), что, в свою очередь,

приводит к вспышкам роста донных водорослей (Bobat, Hengurmen, Zapletal, 2004).

Изменения абиотических и биотических условий в малых и средних реках региона привели к заселению их чужеродной фауной проникающей из Волжских водохранилищ. Наиболее яркую экспансию среди видов-вселенцев наблюдали у моллюска *D. polymorpha*. Этот факт может привести к изменениям в реках связанным с так называемым эффектом «сопряженной инвазии» и другим процессам, связанным с их жизнедеятельностью.

ВЫВОДЫ

1. В составе малакофауны разнотипных водоемов и водотоков зарегистрировано 130 видов, из которых 43 найдены впервые для региона. Наибольшее видовое богатство моллюсков характерно для рек – 98 видов, в водохранилищах и озерах отмечено по 57 таксонов.

2. Наиболее широко распространенными (частота встречаемости >50%) в водоемах Средней и Нижней Волги являются моллюски *Viviparus viviparus*, *Lymnaea auricularia*, *L. stagnalis*, *L. ovata*, *Bithynia tentaculata*, *Anisus albus*, *Cincinna piscinalis*, *Unio pictorum*, *U. rostratus*, *Colletopterum piscinale*, *Dreissena polymorpha*, *Euglesa fossarina*, *Henslowiana dupuiana*. Выявлено 18 редких для региона видов.

3. Установлено, что разнообразие малакофауны лотических систем формируется преимущественно за счет двустворчатых моллюсков (58% от общего состава фауны), тогда как в лентических экосистемах преобладают брюхоногие моллюски (57%). Наибольшую встречаемость в водохранилищах имели *Dreissena polymorpha* и *Viviparus viviparus* (80%); в озерах – *Lymnaea auricularia*, *L. stagnalis*, *Planorbarius purpura*, *V. viviparus* (100%); в реках – *L. auricularia*, *Unio pictorum* (93%).

4. В период исследований существенных межгодовых различий в показателях количественного развития моллюсков не отмечено, но выделены характерные особенности сезонной динамики малакофауны: на глубоководных участках волжских водохранилищ наблюдается один пик численности и биомассы, связанный с развитием представителей класса Bivalvia, на мелководье – 2-3 пика, обусловленных развитием представителей класса Gastropoda. В озерах отмечено несколько пиков численности и биомассы моллюсков в течение всего сезона, связанных с развитием представителей этих двух классов.

5. Основными экологическими факторами, влияющими на развитие пресноводных моллюсков, в водохранилищах являются температура и уровень

воды, в озерах – температура воды, в реках – температура воды и скорость течения.

6. Расширение ареала чужеродных видов моллюсков *Dreissena polymorpha*, *D. bugensis*, *Adacna colorata*, *Lithoglyphus naticoides* происходит за счет их проникновения в притоки Куйбышевского, Саратовского и Волгоградского водохранилищ. Наибольшую экспансию в реки имеет вселенец *D. polymorpha*, регистрируемый на расстоянии до 590 км от устья. Соотношение количественных показателей развития моллюсков *D. bugensis* и *D. polymorpha* в Куйбышевском и Саратовском водохранилищах за 20 лет остается стабильным (70:30% соответственно).

Список литературы

1. Акрамовский Н.Н. Фауна Армянскрй ССР. Моллюски. Издательство АН Армянской ССР / Н.Н. Акрамовский. – Ереван, 1976. – 272 с.
2. Алимов А.Ф. Функциональная экология пресноводных двустворчатых моллюсков / А.Ф. Алимов. – Л.: Наука, 1981. – 248 с.
3. Антонов П.И. Изменчивость морфологических признаков *Dreissena polymorpha* (Pallas) в различных участках ее ареала / П.И. Антонов // Моллюски, систематика, экология и закономерности распространения. Л.: Наука. – 1983. – № 7. – С. 64–67.
4. Антонов П.И. О проникновении двустворчатого моллюска *Dreissena dugensis* (Andr.) в Волжские водохранилища / П.И. Антонов // Тез. докл. междунар. конф. Экологические проблемы бассейнов крупных рек. – Тольятти: ИЭВБ РАН, 1993. – С. 52–53.
5. Антонов П.И. Экология моллюска *Dreissena polymorpha polymorpha* (Pallas) малых рек Самарской области / П.И. Антонов // Малые реки: Современное экологическое состояние, актуальные проблемы. – Тольятти: ИЭВБ РАН, 2001. – С. 13.
6. Антонов П.И. Биоинвазийные организмы в водоемах Средней Волги / П.И. Антонов // Самарская Лука. – 2008. – Т. 17. № 3(25). – С. 500–517.
7. Андреева С.И. Определитель пресноводных брюхоногих моллюсков (Mollusca: Gastropoda) Западной Сибири. Ч. 1. Gastropoda: Pulmonata. В. 1. Семейства Acroloxidae и Lymnaeidae / С.И. Андреева, Н.И. Андреев, М.В. Винарский. – Омск, 2010. – 200 с.
8. Аристовская Г.В. Влияние заиления на бентос реки Волги / Г.В. Аристовская // Тр. Общ. Естествоисп. При Казан. Унив. – 1945. – Т. LVII. Вып. 1–2. – С. 11–20.
9. Аристовская Г.В. Бентос рек Волги и Камы в зоне Куйбышевского водохранилища / Г.В. Аристовская // Научно-техн. бюлл. ВНИОРХ. – 1956. Вып. 3–4. – с. 16–19.

10. Аристовская Г.В. Бентос Куйбышевского водохранилища в первый год его существования / Г. В. Аристовская // Тр. Тат. отд. ВНИОРХ. – 1958 а. – Вып. 8. – С. 123–133.
11. Аристовская Г.В. Кормовая база "бентос" зоны затопления Куйбышевского водохранилища / Г.В. Аристовская // Тр. Тат. отд. ВНИОРХ. – 1958 б. – Вып. 8. – с. 146–178.
12. Аристовская Г.В. Бентос Куйбышевского водохранилища за период с 1960 по 1962 гг. / Г.В. Аристовская // Труды Тат. отд. ВНИОРХ. – 1964. – Вып. 10. – С. 85–120.
13. Атлас беспозвоночных Каспийского моря / Под ред. Я.А. Бирштейна, Л.Г. Виноградова, Н.Н. Кондакова, М.С. Кун, Т.В. Астаховой, Н.Н. Романовой. – М.: Издательство «Пищевая промышленность», 1968. – 417 с.
14. Атлас земель Самарской области / Под ред. Л.Н. Порошина. – М.: Федеральная служба геодезии и картографии России, 2002. – 99 с.
15. Ахметзянова Н.Ш. Трофический статус устья р. Казанки по зообентосу / Н.Ш. Ахметзянова, В.Г. Махнин // Актуальные экологические проблемы Республики Татарстан. – Казань: Новое Знание, 2000. – С. 23.
16. Баканов А.И. Бентос Чебоксарского водохранилища: влияние загрязнений и мониторинг грунтов / А.И. Баканов, В.В. Законов, А.С. Литвинов // Биология внутренних вод. – 2006. – № 4. – С. 77–85.
17. Белявская Л.И. Донная фауна Волгоградского водохранилища / Л.И. Белявская, В.П. Вьюшкова // Труды Саратовского отд. ГосНИОРХ. – 1971. Т. 10. – С. 93–106.
18. Беннинг А.Л. Материалы по гидрофауне придаточных систем р. Волги. Материал по гидрофауне р. Б. Иргиз / А.Л. Беннинг // Работы волжской биологической станции. – Саратов, 1913. – Т. 4. № 4. – С. 56–62.
19. Бенинг А.Л. К изучению придонной жизни реки Волги / А.Л. Бенинг // Труды Волжской биол. станции. Саратов. – 1924. – 398 с.

20. Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах / Под ред. А.Ф. Алимова и Н.Г. Богуцкой. – М., СПб.: Товарищество научных изданий КМК и ЗИН РАН, 2004. – 436 с.
21. Богатов В.В. Экология речных сообществ российского Дальнего Востока / В.В. Богатов. – Владивосток: Дальнаука, 1994. – 218 с.
22. Бородич Н.Д. Распространение мизид в Куйбышевском водохранилище / Н.Д. Бородич, Ф.К. Гавлена // Биология внутренних вод. Информ. бюллетень АН СССР. – 1970 – № 7. – С. 52–56.
23. Бородич Н.Д. Бентос Кутулукского водохранилища летом 1972 г. / Н.Д. Бородич, В.А. Любин, С.М. Ляхов // Флора, фауна и микроорганизмы Волги // Тр. ИБВВ РАН. – 1974. – Вып. 28(31). – С. 210–214.
24. Буторин Н.В. Значение мелководий в биологической продуктивности в водохранилищах / Н.В. Буторин, С.М. Успенский // Биологические ресурсы водохранилищ. – М.: Наука, 1984. – С. 23–41.
25. Буторин Н.В. Особенности гидрологических процессов в мелководных зонах равнинных водохранилищ / Н.В. Буторин // Водные ресурсы. – 1986. – №2. – С. 3–10.
26. Виноградов А.В. Фауна водных моллюсков Mollusca Самарской области / А.В. Виноградов // Тез. докл. IV Международного симпозиума. «Степи Северной Евразии». – Оренбург, 2006. – С. 97–99.
27. Волга и ее жизнь / Под ред. Ф.Д. Мордухай-Болтовского. – Л.: Наука, 1978. – 350 с.
28. Географическое краеведение Самарской области. Ч. 1: История и природа / Под ред. М.Н. Барановой. – Самара, 2009.
29. Гидрометеорологический режим озер и водохранилищ СССР. Куйбышевское и Саратовское водохранилища / Под ред. В.А. Знаменского и П.Ф. Чигиринского. – Л.: Гидрометеиздат, 1978. – 269 с.

30. Головатюк Л.В. Макрозообентос р. Сок: Состав, распределение, структурные показатели / Л.В. Головатюк // Известия Самарского НЦ РАН. – 2003. – Вып. 1. – С. 102–116.
31. Головатюк Л.В. Изменение структурной организации сообществ макрозообентоса в условиях антропогенной трансформации водотоков (на примере рек Самарской области) / Л.В. Головатюк // Вестник Волжского университета им. В.И. Татищева. Серия «Экология». – Тольятти, 2003. – Вып. 3. – С. 3–14.
32. Головатюк Л.В. Макрозообентос равнинных рек бассейна Нижней Волги как показатель их экологического состояния: на примере р. Сок и ее притоков: дисс. канд. биол. наук: 03.00.16. / Головатюк Лариса Владимировна. – Тольятти., 2005. – 210 с.
33. Головатюк Л.В. Видовой состав и структура макрозообентоса реки Сок // Особенности пресноводных экосистем малых рек Волжского бассейна / Под ред. Г.С. Розенберга, Т.Д. Зинченко. – Тольятти. Кассандра, 2011. – 128–146 с.
34. Голубая книга Самарской области: Редкие и охраняемые гидробиоценозы / Под ред. Г.С. Розенберга и С.В. Саксонова. – Самара: СамНЦ РАН, 2007. – 200 с.
35. Горин Ю.А. Некоторые черты гидрологического режима Саратовского водохранилища / Ю.А. Горин // Тр. ИБВВ РАН. – 1972. – Вып. 23 (26). – С. 193–199.
36. Государственный доклад «О состоянии окружающей среды и природных ресурсов Самарской области за 2007 год» Вып. 19. – Самара, 2008. – 314 с.
37. Государственный доклад «О состоянии окружающей среды и природных ресурсов Самарской области за 2012 год» Вып. 23. – Самара, 2013. 397 с.
38. Гусаков В.А. Мейобентос Рыбинского водохранилища / В.А. Гусаков. – М.: Товарищество научных изданий КМК. 2007. – 155 с.
39. Даирова Д.С. Оценка состояния донной фауны р. Волги / Д.С. Даирова // Тр. 3-й Межд. конф. молодых ученых и студентов «Актуальные проблемы современной науки». – Самара, 2002. – С. 13–14.

40. Дзюбан Н.А. О районировании Куйбышевского водохранилища / Н.А. Дзюбан // Бюл. ИБВВ АН СССР. М. Л., – 1960. – № 8–9. – С. 53–57.
41. Донные отложения Иваньковского водохранилища: состояние, состав, свойства / В.Ф. Бреховских, Т.Н. Казмирук, В.Д. Казмирук. – М.: Наука, 2006. – 176 с.
42. Дрейссена *Dreissena polymorpha* (Pall.) (Bivalvia, Dreissenidae): Систематика, экология и практическое значение / Под ред. Я.И. Старобогатова – М.: Наука, 1994. – 240 с.
43. Ежегодник качества поверхностных вод на территории деятельности Приволжского УГКС. – Куйбышев, 1988.
44. Ежегодные данные о качестве поверхностных вод суши. Ч. 1. Реки и каналы. – Куйбышев, 1990. – Вып. 24, 25. – 63 с.
45. Жадин В.И. Пресноводные моллюски СССР / В.И. Жадин. – Л.: Ленснабтехиздат, 1933. – 232 с.
46. Жадин В.И. Сем. Unionidae Фауна СССР Моллюски / В.И. Жадин. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1938. – Т. 4, Вып. 1. – 170 с.
47. Жадин В. И. Донная фауна Волги от Свияги до Жигулей и ее возможные изменения / В. И. Жадин // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. – 1948. – Т. 8 Вып. 3. – С. 413–466.
48. Жадин В.И. Моллюски пресных и солоноватых вод СССР / В.И. Жадин. – М.; Л.: АН СССР, 1952. – 376 с.
49. Жадин В.И. Методы гидробиологического исследования / В.И. Жадин. – М.: Высшая школа, 1960. – 190 с.
50. Жадин В.И. Реки, озера и водохранилища СССР, их фауна и флора / В.И. Жадин, С.В. Герд. – М.: Учпедгиз, 1961. – 610 с.
51. Загорская Е.П. Видовой состав и распределение моллюсков семейства Pisidiidae в Куйбышевском водохранилище / Е.П. Загорская // Моллюски: систематика, экология и закономерности распространения. Л., Наука. – 1983. – С. 121–122.

52. Загорская Е.П. Динамика численности и биомассы Pisidioidea в различных участках Куйбышевского водохранилища / Е.П. Загорская // Моллюски: результаты и перспективы их исследований. Л.: Наука. – 1987. – С. 448–449.
53. Загорская Е.П. Экология и специфика развития моллюсков надсемейства Pisidioidea (mollusca, bivalvia) в условиях Куйбышевского водохранилища: дис. ... канд. биол. наук: 03.00.16. / Загорская Елизавета Павловна. – Тольятти., 2009. – 165 с.
54. Зеленая книга Поволжья: Охраняемые природные территории Самарской области / Сост. А.С. Захаров и М.С. Горелов. – Самара: Кн. изд-во, 1995. – 352 с.
55. Зенин А.А. Гидрохимия Волги и ее водохранилищ / А.А. Зенин. – Л.: Гидрометеиздат, 1965. – 259 с.
56. Зинченко Т.Д. Состав и распределение макрозообентоса / Т.Д. Зинченко, Л.В. Головатюк, Н.А. Марченко // Экологическое состояние бассейна реки Чапаевка в условиях антропогенного воздействия. – Тольятти: ИЭВБ РАН, 1997. – С. 124–144.
57. Зинченко Т.Д. Изменение состояния бентоса малых рек бассейна Средней Волги / Т.Д. Зинченко Л.В. Головатюк // Известия Самарского НЦ РАН. – 2000. – Т. 2, № 2(4). – С. 257–267.
58. Зинченко Т.Д. Многолетнее формирование зообентоса Куйбышевского водохранилища и современные тенденции преобразования фаунистических комплексов / Т.Д. Зинченко, Л.В. Головатюк // Тез. докл. VIII съезда ГБО РАН. Т. 1. – Калининград, 2001. – С. 283–284.
59. Зинченко Т.Д. Хирономиды поверхностных вод бассейна Средней и Нижней Волги (Самарская область): Эколого-фаунистический обзор / Т.Д. Зинченко. – Тольятти: ИЭВБ РАН, 2002. – 174 с.
60. Зинченко Т.Д. Биоинвазивные виды макрозообентоса в поверхностных водах бассейна Средней и Нижней Волги и возможные пути их проникновения / Т.Д. Зинченко, П.И. Антонов // Тез. докл. второго межд. симпоз. по изучению

инвазийных видов. Под общей ред. Ю.Ю. Дгебуадзе, Ю.В. Слынько. – Рыбинск-Борок: ИБВВ РАН, 2005. – С. 78–79.

61. Зинченко Т.Д. Структура реофильных сообществ макрозообентоса малой реки Байтуган (бассейн Нижней Волги) / Т.Д. Зинченко, Л.В. Головатюк // Известия Самарского научного центра РАН. – 2007. – Т. 9. № 4. – С. 1020–1035.

62. Зинченко Т.Д. Оценка распределения инвазийных видов в составе бентоса водоемов бассейна Средней и Нижней Волги (1980-2005 гг.) / Т.Д. Зинченко, Л.В. Головатюк, Е.П. Загорская // Тез докл. междунар. научн. конф. «Естественные и инвазийные процессы формирования биоразнообразия водных и наземных экосистем». – Ростов на Дону: ЮНЦ РАН, 2007. – С. 134–135.

63. Зинченко Т.Д. Распределение инвазионных видов в составе донных сообществ Куйбышевского водохранилища: анализ многолетних исследований / Т.Д. Зинченко, Л.В. Головатюк, Е.П. Загорская, П.И. Антонов // Известия Самарского НЦ РАН. – 2008. – Т. 10. № 2. – С. 547–558.

64. Зинченко Т.Д. Эколого-фаунистическая характеристика хирономид (Diptera, Chironomidae) малых рек бассейна Средней и Нижней Волги (Атлас) / Т.Д. Зинченко. – Тольятти: Кассандра, 2011. – 258 с.

65. Зинченко Т.Д. Распределение инвазийных видов открытых мелководий Саратовского водохранилища / Т.Д. Зинченко, Е.М. Курина // Росс. журн. биол. инвазий. – 2011. – № 2. – С. 74–85.

66. Иоффе Ц.И. Обоснование и результаты акклиматизации беспозвоночных в крупных водохранилищах Волги и Дона / Ц.И. Иоффе // Акклиматизация рыб и беспозвоночных в водоемах СССР. – М.: Наука. 1968. – С. 148–155.

67. Кадастр рек Самарской области. Бассейн реки Большой Кинель. – Самара, 2008.

68. Казанцева Т.И. Сравнительный анализ потоков энергии в экосистеме малого эвтрофного озера за три вегетационных сезона (балансовая модель) / Т.И. Казанцева // Журнал общей биологии. – 2006. – Т. 67. №6. – С. 423–441.

69. Калайда М.Л. Современная роль видов-вселенцев Понто-Каспийского комплекса в экосистеме Куйбышевского водохранилища / М.Л. Калайда // Материалы российско-американского симп. по инвазийным видам. – Борок: ИБВВ РАН. 2003. – С. 165–173.
70. Кантор Ю.И. Каталог моллюсков России и сопредельных стран / Ю.И. Кантор, А.В. Сысоев. – М.: КМК Scientific Press Ltd., 2005. – 627 с.
71. Карпевич А.Ф. Теория и практика акклиматизации водных организмов / А.Ф. Карпевич. – М.: Пищевая промышленность, 1975. – 431с.
72. Кириленко Е.В. К вопросу о питани Ротана-головешки (*Perccottus glenii*) в водоемах Самарской Луки (на примере озера Круглое) / Е.В. Кириленко, Е.В. Шемонаев // Актуальные проблемы экологии и охраны окруж. среды / Материалы X Международн. научно-практич. конф. «Татищевские чтения: актуальные проблемы науки и практики». – Тольятти: ВУиТ, 18–21 апреля 2013. – С. 60–66.
73. Кирпиченко М.Я. О проникновении *Theodoxus pallasii* Lindh. (Mollusca, Gastropoda) в Нижнюю Волгу / М.Я. Кирпиченко, С.М. Ляхов // Материалы по биологии и гидрологии Волжских водохранилищ. – М.; Л.: Наука, 1963. – С. 17–18.
74. Кирпиченко М.Я. Особенности расселения дрейссены в условиях зарегулирования Волги / М.Я. Кирпиченко // Тр. ИБВВ. Биологические аспекты изучения водохранилищ. – М.: АН СССР, 1963. Вып. 6(9). – С. 153–158.
75. Кирпиченко М.Я. Фенология, динамика численности и рост личинок дрейссены в Куйбышевском водохранилище / М.Я. Кирпиченко // Тр. ИБВВ РАН. – 1964. – № 7. – С. 19–30.
76. Кирпиченко М.Я. Ляхов С.М. *Dreissena polymorpha* Pallas и ее значение в водоемах замедленного стока / М.Я. Кирпиченко, С.М. Ляхов // III съезд всесоюзного гидробиологического общества. – 1976. – Т. 5. – С. 264–266.
77. Кирпиченко М.Я. Интенсивность заселения дрейссеной водохранилищ / М.Я. Кирпиченко, П.И. Антонов // Круговорот веществ и энергии в водоемах.

Элементы биотического круговорота. Тез. докл. на 4 Всесоюзном Лимнологическом совещании. Лиственничное на Байкале. – 1977. – С. 302–305.

78. Козловский С.В. Экологическая оценка современного состояния рыбохозяйственных водоемов Кинельского района Самарской области / С.В. Козловский, П.И. Антонов, Т.Н. Буркова, Е.А. Бычек, М.Ю. Горбунов, В.В. Жариков // Вестник Волжского университета им. В.Н. Татищева. Серия «Экология». – 2003. – Вып. 3. – С. 32–57.

79. Колесников В.П. Акчагыльские и апшеронские моллюски / В.П. Колесников // Палеонтология СССР. – 1950. – Т. 10. Ч. 3. Вып. 12. – 259 с.

80. Константинов А.С. Макрозообентос Волжских водохранилищ / А.С. Константинов, В.И. Митропольский, В.И. Попченко, И.Ю. Соколова // Биологическая продуктивность и качество воды Волги и ее водохранилищ. – М.: Наука. 1984. – С.73–86.

81. Корнюшин А.В. Двустворчатые моллюски надсемейства Pisidioidea Палеарктики. Фауна, систематика, филогения / А.В. Корнюшин. – Киев: Наук. Думка, 1996. – 165 с.

82. Крикунова О.А. Фауна моллюсков реки сок и ее притоков / О.А. Крикунова // Малые реки: Современное экологическое состояние, актуальные проблемы, тез. докл. – Тольятти: ИЭВБ РАН, 2001. – С. 110.

83. Круглов Н.Д. Моллюски семейства прудовиков (Lymnaeidae Gastropoda Pulmonata) Европы и Северной Азии (особенности экологии и паразитологическое значение) / Н.Д. Круглов. – Смоленск: Изд-во СГПУ, 2005. – 507 с.

84. Крылов А.В. Развитие зоопланктона экотонов Рыбинского водохранилища / А. В. Крылов // Актуальные проблемы водохранилищ. Всеросс. конф. с участием специалистов из стран ближнего и дальнего зарубежья. Борок, Россия: Тез. докл. Ярославль. – 2002. – С. 154–155.

85. Курина Е.М. Состав и распространение инвазийных видов в сообществах макрозообентоса Куйбышевского водохранилища / Е.М. Курина // Экологический

- сборник 3: Труды молодых ученых Поволжья. – Тольятти: Кассандра. 2011. – С. 101–104.
86. Курина Е.М. Чужеродные виды донных сообществ Куйбышевского и Саратовского водохранилищ: состав, распространение и биология массовых видов: дисс. канд. биол. наук: 03.02.10 / Курина Екатерина Михайловна – Тольятти, 2014 а. – 243 с.
87. Курина Е.М. Распространение чужеродных видов макрозообентоса в притоках Куйбышевского и Саратовского водохранилищ / Е.М. Курина // Известия Самарского НЦ РАН. – 2014 б. – Т. 16. № 1. – С. 236–242.
88. Кутикова Л.А. Определитель пресноводных беспозвоночных европейской части СССР / Л.А. Кутикова, Я.И. Старобогатов – Л: Гидрометеиздат, 1977. – 512 с.
89. Куйбышевское водохранилище / Под ред. А.В. Монакова. – Л.: Наука, 1983. – 213 с.
90. Лазарева В.И. Структура и динамика зоопланктона Рыбинского водохранилища / В.И. Лазарева. – М.: Товарищество научных изданий КМК. 2010. – 183 с.
91. Лешко Ю.В. Моллюски. Фауна Европейского Северо-Востока России. Т. 5. Ч. 1 / Ю.В. Лешко. – СПб: Наука, 1998. – 168 с.
92. Ляховская Л.Ф. Природные условия формирования и изменения стока реки Сок / Л.Ф. Ляховская, Е.Е. Сергейчук // Самарская Лука: проблемы региональной и глобальной экологии. – 2010. – Т. 19, № 1. – С. 78–87.
93. Ляхов С.М. Бентос Волги у Куйбышева и его динамика / С.М. Ляхов // Тр. Ин-та биологии водохранилищ АН СССР. – 1960. – Вып. 3(6). – С. 106–128.
94. Ляхов С.М. Материалы по донному населению Волги от Рыбинска до Астрахани к началу ее гидротехнической реконструкции / С.М. Ляхов // Тр. института биологии водохранилищ. – 1961. – Вып. 4 (7). – С. 187–203.

95. Ляхов С.М. Распределение и количество дрейссены в Куйбышевском водохранилище на седьмом году его существования / С.М. Ляхов, В.П. Михеев // Биология дрейссены и борьба с ней. – М.; Л.: Наука. 1964. – Вып. 7(10). С. 3–18.
96. Ляхов С.М. Бентос Горьковского, Куйбышевского и Волгоградского водохранилищ / С.М. Ляхов // Гидроб. ж. – 1967. – Т. 3. № 3. – С. 42–46.
97. Ляхов С.М. Многолетние изменения биомассы бентоса в Куйбышевском водохранилище / С.М. Ляхов // Гидробиол. журнал. – 1974. – Т. 10. № 4. – С. 21–23.
98. Львова А.А. Роль донных организмов в трансформации органического вещества и в процессах самоочищения водоемов / А.А. Львова, Э.И. Извекова, Н.Ю. Соколова // Бентос Учинского водохранилища. – М.: Наука, 1980. – С. 171–177.
99. Матвеев В.И. Экология водных растений: Учеб. пособие. Изд. 2, доп. и перераб. / В.И. Матвеев, В.В. Соловьева, С.В. Саксонов. – Самара: Изд-во Самарского научного центра РАН, 2005. – 282 с.
100. Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов / Под ред. Ф.Д. Мордухай-Болтовского. – М.: Наука, 1975. – 254 с.
101. Методы изучения двустворчатых моллюсков / Под ред. Г.Л. Шкорбатова, Я.И. Старобогатова. – Ленинград. Тр. АН СССР. ЗИН, 1990. – Т. 219. – 208 с.
102. Миловидов В.П. итоги акклиматизации кормовых беспозвоночных в Куйбышевском водохранилище / В.П. Миловидов, И.В. Егерова // Итоги и перспективы акклиматизации кормовых беспозвоночных в рыбохозяйственных водоемах. – Спб.: ГосНИОРХ. 1985. – Вып. 232. – С.22–29.
103. Михалев В.Н. Гидрология: учебник для вузов / В.Н. Михалев, А.Д. Добровольская, С.А. Добролюбов. – М.: Высш. шк., 2008.
104. Михайлов Р.А. Фауна моллюсков реки Большой Кинель (Самарская область) / Р.А. Михайлов // Вода, химия и экология. – 2014 а. – № 5. – С. 68–75.

105. Михайлов Р.А. Видовой состав пресноводных моллюсков водоемов Среднего и Нижнего Поволжья / Р.А. Михайлов // Известия Самарского научного центра РАН. – 2014 б. – Т. 16, № 5(5). – С. 1765–1772.
106. Михайлов Р.А. Моллюски-вселенцы реки Большой Иргиз (Нижняя Волга) / Р.А. Михайлов // Известия Самарского НЦ РАН. – 2014 в. – Т 6. № 5(1). – С. 528–532.
107. Михайлов Р.А. Эколого-фаунистический анализ структуры сообщества моллюсков реки Самара / Р.А. Михайлов // Вода, химия и экология. – 2015 а. – № 1. С. 109–116.
108. Михайлов Р.А. Распространение моллюсков рода *Dreissena* в водоемах и водотоках Среднего и Нижнего Поволжья / Р.А. Михайлов // Росс. журн. биол. инвазий. – 2015 б. – № 1. – С. 64–78.
109. Михеев В.П. О линейном росте *Dreissena polymorpha* Pallas в некоторых водохранилищах Европейской части СССР / В.П. Михеев // Биология дрейссены и борьба с ней. Л.: Наука. – 1964. – С. 31–37.
110. Монаков А.В. Питание пресноводных беспозвоночных / А.В. Монаков. – М: РАН, Ин-т проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцева, 1998. – 319 с.
111. Мордухай-Болтовской Ф.Д. Процесс формирования донной фауны в Горьковском и Куйбышевском водохранилищах / Ф.Д. Мордухай-Болтовской // Тр. ИБВ АН СССР. – 1961. – № 4(7). – С. 49–177.
112. Муравьев А.Г. Руководство по определению показателей качества воды полевыми методами / А.Г. Муравьев. – СПб: "Крисмас+", 1999. – 232 с.
113. Неврова Е.Л. Таксономическое разнообразие и структура таксоцена бентосных диатомовых (*Bacillariophyta*) в Севастопольской бухте (Черное море) / Е.Л. Неврова // Морской экологический журнал. – 2013.– Т. 12, № 3. – С. 55–67.
114. Номоконова В.И. Трофический статус Васильевских озёр в окрестностях г. Тольятти / В.И. Номоконова, Л.А. Выхристюк, Н.Г. Тарасова // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. – Самара, 2001. – Т. 3, Вып. 2. – С. 274–283.

115. Орлова М.И. *Dreissena bugensis* (Andr.) (Dreissenidae, Bivalvia): расширение ареала в Европе, история и пути инвазии, дальнейшие пути распространения / М.И. Орлова, Г.Х. Щербина // Американско-Российский симпозиум по инвазионным видам. – Борок, Россия: Ярославль, 2001. – С. 152–154.
116. Орлова М.И. О распространении *Dreissena bugensis* (Dreissenidae, Bivalvia) в верхневолжских водохранилищах / М.И. Орлова, Г.Х. Щербина // Зоол. журн. – 2002. – Т. 81. Вып. 5. – С. 515–520.
117. Орлова М.И. Биологические инвазии моллюсков в континентальных водах Голарктики: автореф. дисс. ...д-ра. биол. наук: 03.02.10 / Орлова Марина Ивановна. – СПб., 2010. – 47 с.
118. Орлова М.И. Биологическая инвазия – горнило для эволюции / М.И. Орлова // Экологическая генетика человека. – 2011. – Т. IX. № 3. – С.33–46.
119. Особенности пресноводных экосистем малых рек Волжского бассейна / Под ред. Г.С. Розенберга и Т.Д. Зинченко. – Тольятти. Кассандра, 2011. – 322 с.
120. Паллас П. С. Путешествие по разным провинциям Российского государства. Ч. 1. / П. С. Паллас. – СПб. Императорской Академии наук, 1773. – 786 с.
121. Палий В.Ф. О количественных показателях при обработке фаунистических материалов / В.Ф. Палий // Зоол. журн. – 1961. – Т. 60, Вып. 1. – С. 3–12.
122. Паньков Н.Н. Роль моллюсков сем. Unionidae (Bivalvia) в экосистеме р. Сылвы / Н.Н. Паньков, Н.Ю. Шадрин, М.С. Алексеевна // Пробл. охраны окружающей среды на урбанизир. территориях: Матер, междунар. конф. студ. и мол. ученых. – Пермь, 1996. – С. 80–82.
123. Папченков В.Г. Основные гидрботанические понятия и сопутствующие им термины / В.Г. Папченков, А.В. Щербаков, А.Г. Лапиров // Гидрботаника: методология, методы: Материалы Школы по гидрботанике. п. Борок, 8–12 апр. 2003. – Рыбинск: ОАО «Рыбинский Дом печати», 2003. – С. 27–38.
124. Паутова В.Н., Номоконова В.И. Продуктивность фитопланктона Куйбышевского водохранилища / В.Н. Паутова, В.И. Номоконова; под общей ред. Г.С. Розенберга. – Тольятти: ИЭВБ РАН, 1994. – 188 с.

125. Пирогов В.В. О нахождении *Lithoglyphus naticoides* в дельте Волги / В.В. Пирогов // Зоол. журн. – 1972. – Т. 51. Вып. 6. – С. 912–913.
126. Пирогов В.В. Новые элементы в составе бентофауны Волго-Камского каскада водохранилищ / В.В. Пирогов, В.А. Фильчаков, Т.Д. Зинченко, М.И. Карпюк, Л.Б. Едский // Зоол. журн. – 1990. – Т. 69. Вып. 9. – С. 138–142.
127. Почвы Куйбышевской области. – Куйбышев: Куйбышев. кн. изд-во, 1985. – 392 с.
128. Попченко В.И. Фитофильные комплексы организмов Саратовского водохранилища / В.И. Попченко, Л.В. Ломакина, И.И. Попченко // Гидробиол. журнал. – 1981. – Т. 17, № 2. – С. 25–30.
129. Протасов А.А. Биоразнообразие и его оценка. Концептуальная диверсиконология / А.А. Протасов. – Киев, 2002. – 105 с.
130. Протасов А.А. О типических отношениях и консортивных связях в сообществах / А.А. Протасов // Сибирский экологический журнал. – 2006. – № 1. – С. 96–103.
131. Петров А.Н. Сравнительный анализ структуры таксоценоза донных диатомовых (*Bacillariophyta*) в районах с различным уровнем техногенного загрязнения (Чёрное море, Крым) / А.Н. Петров, Е.Л. Неврова // Морской экологический журнал. – 2004. – Т. 3, № 2. – С. 72–83.
132. Ресурсы поверхностных вод СССР: Гидрологическая изученность. Т. 12. Нижнее Поволжье и Западный Казахстан. Вып. 1. Нижнее Поволжье / Под ред. О.М. Зубченко. – Л.: Гидрометеиздат, 1966. – 287 с.
133. Руководство по гидробиологическому мониторингу пресноводных экосистем / Под ред. В.А. Абакумова. – СПб.: Гидрометеиздат, 1992. – 318 с.
134. Сачкова Ю.В. Наземные моллюски семейства янтарок (*Succineidae*) Среднего Поволжья / Ю.В. Сачкова, Е.Д. // Левина Биологические ресурсы и биол. Разнообразие Самарского Поволжья. – Тольятти: ИЭВБ РАН, 2005. – Т. 1. – С. 162.

135. Сиденко В.И. Некоторые сведения о гидрологических и гидрохимических условиях Саратовского водохранилища в годы его становления / В.И. Сиденко // Тр. Сарат. отд. ГосНИОРХ. – Саратов, 1973. – Т. 12. – С. 23–39.
136. Соловьёва В.В. Растительность Кутулукского водохранилища / В.В. Соловьёва // Фиторазнообразии Восточной Европы. – 2007. – Вып. 2. – С. 17–29.
137. Сон М.О. Моллюски-вселенцы в пресных и солоноватых водах Северного Причерноморья / М.О. Сон. – Одесса: Друк, 2007. – 132 с.
138. Старобогатов Я.И. Фауна моллюсков и зоогеографическое районирование континентальных водоемов / Я.И. Старобогатов. – Л.: Наука, 1970. – 372 с.
139. Старобогатов Я.И. Фауна озер как источник сведений об их истории // Общие закономерности возникновения и развития озер. Методы изучения истории озер / Я.И. Старобогатов. – Л.: Гидрометеиздат, 1986. – С. 33–50.
140. Старобогатов Я.И. Биологическое разнообразие моллюсков континентальных водоемов и состояние его изученности в российской федерации и соседних государствах / Я.И. Старобогатов // Биоразнообразие: Степень таксономической изученности. – М.: Наука, 1994. – С. 60–64.
141. Старобогатов Я.И. Моллюски. Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Том 6. Моллюски, полихеты, немуртины / Я.И. Старобогатов, Л.А. Прозорова, В.В. Богатов, Е.М. Саенко. – СПб.: Наука, 2004. – С. 528.
142. Стойко Т.Г. Определитель наземных моллюсков лесостепи Правобережного Поволжья / Т.Г. Стойко, О.В. Булавкина. – Москва: Товарищество научных изданий КМК, 2010. – 96 с.
143. Тимохина А.Ф. Зоопланктон как компонент экосистемы Куйбышевского водохранилища / А.Ф. Тимохина – Тольятти: ИЭВБ РАН, 2000. – 193 с.
144. Тютин А.В. Первое обнаружение черноморского моллюска *Lithoglyphus naticoides* (Gastropoda) и ассоциированных с ним видоспецифичных трематод в бассейне Верхней Волги / А.В. Тютин, Ю.В. Слынько // Росс. журн. биол. инвазий. – 2008. – № 1. – С. 23–30.

145. Устинова А.А. Бассейновый принцип изучения природных систем (на примере малых рек Среднего Поволжья) / А.А. Устинова, В.И. Матвеев, Н.С. Ильина // Малые реки: Современное экологическое состояние, актуальные проблемы: Тез. докл. Междунар. науч. конф. – Тольятти, ИЭВБ РАН, 2001. – С. 209.
146. Филинова Е.И. Распространение двустворчатого моллюска *Adacna colorata* (Eichwald, 1829) в Нижневолжских водохранилищах / Е.И. Филинова // Экология водных беспозвоночных. Сборник материалов Международной конференции, посвященной 100-летию со дня рождения Ф. Д. Мордухай-Болтовского. ИБВВ. Борок. Ярославль: Принтхаус. – 2010. – С. 314–315.
147. Фортунатов М.А. О некоторых проблемах изучения Волги и водоемов Волжского бассейна / М.А. Фортунатов // Материалы 1-й конф. по изучению водоемов бассейна Волги. Волга-1. – Куйбышев, 1971. – С. 11–18.
148. Харченко Т.А. Распределение дрейссены по каналу Днепр-Донбасс / Т.А. Харченко, Л.В. Шевцова, Я.В. Понурко // Гидротехника и мелиорация. – 1985. – № 12. – С. 34–35.
149. Харченко Т.А. Використання нетрадиційних біоресурсів внутрішніх водойм на основі підвищення їх біорізноманітності методами культивування та інтродукції / Т.А. Харченко, Л.В. Ємельянова, А.В. Ляшенко, М.О. Овчаренко, В.І. Юришинець. – Київ: ІГБ НАН України, 2000. – 64 с.
150. Хохуткин И.М. Моллюски Урала и прилегающих территорий. Семейство Прудовиковые Lymnaeidae (Gastropoda, Pulmonata, Lymnaeiformes) Ч. 1 / И.М. Хохуткин, М.В. Винарский, М.Е. Гребенников. – Екатеринбург: Гощицкий, 2009. – 162 с.
151. Цеб Ю.Ю. Закономерности изменения гидрологического, гидрохимического и гидробиологического режимов в связи с зарегулированием стока Днепра и их влияние на биологическое и санитарное состояние водохранилищ / Ю.Ю. Цеб, А.М. Алмазов, В.И. Владимиров // Гидробиол. журн. – 1966. – Т. 2. № 3. – С. 3–18.

152. Чернов Ю.И. Биологическое разнообразие: сущность и проблемы / Ю.И. Чернов // Успехи современной биологии. – 1991. – Т. 3. – С. 499–507.
153. Чужекова Т.А. Гидробиологический режим родниковых ручьев Самарской Луки / Т.А. Чужекова // Материалы 13 научного семинара «Чтения памяти К.М. Дерюгина», [3 дек. 2010 г.]. – СПб., 2011. – С.31–55.
154. Шилейко А.А. Наземные моллюски семейства янтарок (*Succineidae*) фауны СССР / А.А. Шилейко, И.М. Лихарев // Тр. Зоол. музея / Зоологический музей МГУ. – 1986. Т. XXIV. – С. 200–228.
155. Шеннон К.Э. Математическая теория связи / К.Э. Шеннон // Работы по теории информации и кибернетике / Пер. С. Карпова. – М.: ИИЛ, 1963. – 830 с.
156. Широков В.М. Куйбышевское водохранилище и его географическое положение / В.М. Широков // Куйбышевское водохранилище. – Куйбышев: Куйбышевское кн. изд-во, 1962.
157. Шитиков В.К. Количественная гидроэкология: методы системной идентификации / В.К. Шитиков, Г.С. Розенберг, Т.Д. Зинченко. – Тольятти: ИЭВБ РАН, 2003. – 463 с.
158. Шитиков В.К. Макроэкология речных сообществ: концепции, методы, модели / В.К. Шитиков, Т.Д. Зинченко, Г.С. Розенберг. – Тольятти: Кассандра, 2011. – 255 с.
159. Шихова Т.Г. Фауна моллюсков бассейна реки Вятки и Вятско-Двинской водораздельной области: дис. ... канд. биол. наук: 03.00.08 / Шихова Татьяна Геннадьевна. – СПб, 2004. – 220 с.
160. Щербина Г.Х. Структура макрозообентоса некоторых озер Монголии / Г.Х. Щербина, Ч. Аюушсурэн // Биология внутренних вод. – 2007. – № 2. – С. 62–70.
161. Щербина Г.Х. Структура биоценоза *Dreissena polymorpha* (Pallas) и роль моллюска в питании плотвы *Rutilus rutilus* (Linnaeus) / Г.Х. Щербина // Биол. внутр. вод. – 2008. – № 4. – С. 72–80.
162. Экологический паспорт р. Сок. – Тольятти: ИЭВБ РАН, 2007. – 112 с.

163. Экологические проблемы Верхней Волги: Коллективная монография. – Ярославль: Изд-во ЯГТУ, 2001. – 427 с.
164. Эколого-геохимическая оценка ландшафтов среднего Поволжья. – М.: МГУ, ИЭВБ, 1987. Т. 2. – 455 с.
165. Экзерцев В.А. Гидрофильная растительность / В.А. Экзерцев // Куйбышевское водохранилище. – Л.: Наука, 1983. – С. 111–119.
166. Яковлев В.А. Бентосные вселенцы и их роль в формировании биоразнообразия и в Куйбышевского и Нижнекамского водохранилищ / В.А. Яковлев, А.В. Яковлева // Материалы V Республ. научн. конф. «Актуальные экологические проблемы Республики Татарстан». – Казань: Отечество, 2004. – С. 245–246.
167. Яковлева А.В. Бентосные вселенцы и их роль в функционировании экосистем Куйбышевского и Нижнекамского водохранилищ / А.В. Яковлева В.А. Яковлев, Р.М. Сабиров // Экология и научно-технический прогресс. Материалы докл. III Международн. научн.-практ. конф. студентов, аспирантов и молодых ученых. – Пермь, 2005. – С. 133–135.
168. Яковлева А.В. Современная фауна и количественные показатели инвазионных беспозвоночных в зообентосе верхних плесов Куйбышевского водохранилища / А.В. Яковлева, В.А. Яковлев // Росс. журн. биол. инвазий. – 2010. – № 2. – С. 97–111.
169. Яковлева А.В. Фауна и экология бентосных вселенцев верхней части Куйбышевского водохранилища: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.02.08 / Яковлева Анна Валерьевна. – Казань, 2010. – 27 с.
170. Ясюк В.П. Водные моллюски: определитель, краткий справочник по экологии водных моллюсков Самарской области / В.П. Ясюк. – Самара: СГПУ, 2005. – 90 с.
171. Adrian D.J. Relative Abundance of Zebra Mussels (*Dreissena polymorpha*) and Quagga Mussels (*Dreissena bugensis*) in Eastern Lake Erie / D.J., Adrian, Th. A. Ferro,

- H.T. Keppner // Proceedings of The Fourth Internat. Zebra Mussel Conf., March 1994. – Madison, Wisconsin, 1994. – P. 401–407.
172. Baldwin B.S. Comparative growth feeding in zebra and quagga mussels (*Dreissena polymorpha* and *Dreissena bugensis*): implications for North American lakes / B.S. Baldwin, M.S. Mayer, J. Dayton, N. Pau, J. Mendilla, M. Sullivan, A. Moore, A. May, E.L. Mills // Can. J. Fish Aquat. Sci. – 2002. – Vol. 59. – P. 680–694.
173. Barinova S. Comparative analysis of algal biodiversity in the rivers of Israel / S. Barinova, A. Petrov, E. Nevorova // Central European Journal of Biology. – 2011. – V. 6. – P. 246–269.
174. Bobat A. Zebra Mussel and Fouling problems in the Euphrates Basin / A. Bobat, M. Hengurmen, W. Zapletal // Turk. J. Zool. – 2004. – V. 28. – P. 161–177.
175. Burnham K.P. Estimation of the size of a closed population when capture probabilities vary among animals / K.P. Burnham, W.S. Overton // Biometrics. – 1978. – V. 65. – P. 623–633.
176. Colwell R.K. Interpolating, extrapolating, and comparing incidence-based species accumulation curves / R.K. Colwell, C.X. Mao, J. Chang // Ecology. – 2004. – V. 85. – P. 2717–2727.
177. Chao A. Non-parametric estimation of the number of classes in a population / A. Chao // Scandinavian J. Statist. – 1984. – V. 11. – P. 265–270.
178. Chao A. Estimating the population size for capture-recapture data with unequal catchability / A. Chao // Biometrics. – 1987. – V. 43. – P. 783–791.
179. Czekanowski J. Zur differential Diagnose der Neandertalgruppe / J. Czekanowski // Korrespbl. Dtsch. Ges. Anthropol. – 1909. – Bd. 40. – S. 44–47.
180. Gloer P. Mollusca I. Die Süßwassergastropoden Nord-Und Mitteleuropas, Bestimmungsschlüssel, Lebensweise, Verbreitung / P. Gloer. – In: GROH, K. & C. GROH: Die Tierwelt Deutschlands und der angrenzenden Meeresteile nach ihren Merkmalen und nach ihrer Lebensweise, 73. Teil. Conch Books, Hackenheim. – 2002. – 327 s.

181. Greenwood K.S. Effects of an exotic bivalve mollusc on benthic invertebrates and food quality in the Ohio River / K.S. Greenwood, J.H. Thorp, R.B. Summers, D.L. Guelda // *Hydrobiologia*. – 2001. – V. 462. – P. 169–172.
182. Higler L.W.G. Bottom fauna and littoral vegetation fauna in Lake Maarsseveen / L.W.G. Higler // *Aq. ecol.* – 1981. – V. 15. № 1,2. – P. 82–86.
183. Jones L.A. Influence of physicochemical factors on the distribution and biomass of invasive mussels (*Dreissena polymorpha* and *Dreissena bugensis*) in the St. Lawrence River / L.A. Jones, A. Ricciardi // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* – 2005. – V. 62. – P. 1953–1962.
184. Karatayev A.Y. Changes in global economies and trade: the potential spread of exotic freshwater bivalves / A. Y. Karatayev, D. K. Padilla, D. Minchin, D. Boltovskoy, L E. Burlakova // *Biol. Invasions*. – 2007. – Vol. 9. – P.161–180.
185. Karr J.R. Biological integrity: a long-neglected aspect of water resource management / J.R. Karr // *Ecol. Appl.* – 1991. – Vol. 1. – P. 66–84.
186. Kownacki A. Taxocens of Chironomidae in streams of the Polish High Tatra, Mts / A. Kownacki // *Acta Hydrobiol.* – 1971. – V. 13, № 2. – P. 439–463.
187. MacArthur R.H. An equilibrium theory of insular zoogeography / R.H. MacArthur, E.O. Wilson // *Evolution*. – 1963. – V. 17. № 4. – P. 373–387.
188. Mikhaylov R.A. Distribution of Mollusks of the Genus *Dreissena* in Water Bodies and Watercourses of the Middle and Lower Volga / R.A. Mikhaylov // *Russian Journal of Biological Invasions*. – 2015. – Vol. 6. №. 2. – pp. 109–117.
189. Mills E.L. Exotic species in the Great Lakes: A history of biotic crises and anthropogenic introductions / E.L. Mills, J.H. Leach, J.T. Carlton, C.L. Secor // *J. Great Lakes Res.* – 1993. – Vol. 19. – P. 1–54.
190. Mills E.L. A review of biology and ecology of the quagga mussel (*Dreissena bugensis*), a second species of freshwater Dreissenid introduced to North America / E.L. Mills, G. Rosenberg, A.P. Spidle, M. Ludyansky, Y. Pligin. // *Amer. Zool.* – 1996. – Vol. 36. – P. 271–286.

191. Riclefs R.E. Species diversity: regional and historical influences / R.E. Riclefs, D. Schuller // *Species Diversity in Ecological Communities: Historical and Geographical Perspectives*. Chicago: Chicago Univ. Press. – 1993. – P. 350–362.
192. Roe S.L. Deepwater population structure and reproductive state of quagga mussel (*Dreissena bugensis*) in lake Erie / S.L. Roe, H.J. MacIsaac. // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* – 1997. – V. 54. – P. 2428–2433.
193. Rosenberg D.M. *Freshwater Biomonitoring and Benthic Macroinvertebrates* / D.M. Rosenberg, V.H. Resh. – London: Chapman and Hall, 1993. – 488 p.
194. Sladeczek V. Diatoms as indicator of Organic Pollution / V. Sladeczek // *Acta hydrochim. hydrobiol.* – 1986. – Vol. 14. – P. 555–566.
195. Smith E.P. Nonparametric estimation of species richness / E.P. Smith, G. van Belle // *Biometrics*. – 1984. – V. 40. – P. 119–129.
196. Sørensen T.A. Method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species content / T.A. Sørensen // *Kongelige Danske Videnskabernes Selskab. Biol. skrifter*. – 1948. – Bd. V, № 4. – P. 1–34.
197. Stoeckmann A.M. Physiological energetics of Lake Erie dreissenid mussels: a basis for the displacement of *Dreissena polymorpha* by *Dreissena bugensis* / A.M. Stoeckmann // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* – 2003. – V. 60. – P. 126–134.
198. Taylor D.R. On the relationship between r/K selection and environmental carrying capacity: a new habitat template for plant life history strategies / D.R. Taylor, Z.W. Aarssen, C. Zochle // *Oikos*. – 1990. – V. 58. – P. 239–250.
199. ter Braak C.J. *Canoco Reference Manual and CanoDraw for Windows User's Guide: Software for Canonical Community Ordination (version 4.5)* / C.J. ter Braak, P. Smilauer. – USA: Microcomputer Power Ithaca, 2002. – 500 pp.
200. Townsend C.R. The patch dynamics concept of stream community ecology / C.R. Townsend // *J. North Amer. Benthol. Soc.* – 1989. – V. 8. – P. 36–50.
201. Vanderploeg, H.A. Dispersal and emerging ecological impacts of Ponto-Caspian species in the Laurentian Great Lakes / H. A. Vanderploeg, T.F. Nalepa, D.J. Jude, E.L.

- Mills, K.T. Holeck, J.R. Liebig, I.A. Grigorovich, H. Ojaveer // Canadian Journal of Fisheries & Aquatic Sciences. – 2002. – Vol. 59. № 7. – P. 1209–1228.
202. Vannote R.L. The river continuum concept / R.L. Vannote, G.W. Minshall, K.W. Cummins, J.R. Sedell, C.E. Gushing // Can. J. Fish. Aquatic Sci. – 1980. – V. 37. – P. 130–137.
203. Vaughn C.C. The functional role of burrowing bivalves in freshwater ecosystems // C.C. Vaughn, C.C. Hakenkamp // J. Freshwater biology. – 2001. – V. 46. – P. 1431–1446.
204. Warwick R.M. Environmental impact studies on marine communities: Pragmatical considerations / R.M. Warwick // Australian Journal of Ecology. – 1993. – Vol. 18. I. 1. – P. 63–80.
205. Warwick R.M. Taxonomic distinctness and environmental assessment / R.M. Warwick, K.R. Clarke // Journal of Applied Ecology. – 1998. – Vol. 35. I. 4. – P. 532–543.
206. Warwick R. M. Practical measures of marine biodiversity based on relatedness of species / R. M. Warwick, K. R. Clarke // Ocean. Mar. Biol.: an Annual Review. – 2001. – № 39. P. 207–231.
207. Zhulidov A.V. Relative distributions of *Dreissena bugensis* and *Dreissena polymorpha* in the Lower Don River system, Russia / A.V. Zhulidov, A. V. Kozhara, T.F. Nalepa, Y.T. Gurtovaya, D.A. Zhulidov // Internat. Rev. Hydrobiol. – 2004. – Vol. 89. № 3. – P. 326–333.

ПРИЛОЖЕНИЕ

Используемые коды таксономического состава

Таксоны	Сокращения
Gastropoda	
Отряд Lymnaeiformes	
Сем. Acroloxidae	
<i>Acroloxus lacustris</i> (Linnaeus, 1758)	GPUAcLa
Сем. Lymnaeidae	
<i>Lymnaea stagnalis</i> (Linnaeus, 1758)	GPULySt
<i>L. fragilis</i> (Linnaeus, 1758)	GPULyFr
<i>L. auricularia</i> (Linnaeus, 1758)	GPULyAu
<i>L. monnardi</i> (Hartmann, 1841)	GPULyMo
<i>L. intermedia</i> (Lamarck, 1822)	GPULyIn
<i>L. fontinalis</i> (Studer, 1820)	GPULyFo
<i>L. ovata</i> (Draparnaud, 1805)	GPULyOv
<i>L. palustris</i> (Mueller, 1774)	GPULyPa
<i>L. atra</i> (Schranck, 1803)	GPULyAt
<i>L. truncatula</i> (Mueller, 1774)	GPULyTr
<i>L. corvus</i> (Gmelin, 1791)	GPULyCo
<i>L. lagotis</i> (Schranck, 1803)	GPULyLa
<i>L. danubialis</i> (Schranck, 1803)	GPULyDa
<i>L. peregra</i> (Mueller, 1774)	GPULyPe
<i>L. patula</i> (Da Costa, 1778)	GPULyPat
<i>L. turricula</i> (Held, 1836)	GPULyTu
Сем. Planorbidae	
<i>Planorbis planorbis</i> (Linnaeus, 1758)	GPUPIPI
<i>P. carinatus</i> (Mueller, 1774)	GPUPICa
<i>Anisus vortex</i> (Linnaeus, 1758)	GPUAnVo

Продолжение приложения

<i>A. albus</i> (Mueller, 1774)	GPUAnAl
<i>A. laevis</i> (Alder, 1838)	GPUAnLa
<i>A. contortus</i> (Linnaeus, 1758)	GPUAnCo
<i>A. spirorbis</i> (Linnaeus, 1758)	GPUAnSp
<i>A. stroemi</i> (Westerlund, 1881)	GPUAnSt
<i>A. vorticulus</i> (Troschel, 1834)	GPUAnVo
<i>A. dazuri</i> (Moerch, 1868)	GPUAnDa
<i>A. septemgyratus</i> (Rossmuessler, 1835)	GPUAnSe
<i>A. draparnaldi</i> (Sheppard, 1823)	GPUAnDr
<i>A. stelmachotius</i> (Bourguignat, 1860)	GPUAnSt
<i>A. acronicus</i> (Ferussac, 1807)	GPuAnAc
<i>Choanomphalus riparius</i> (Westerlund, 1865)	GPUChRi
<i>Armiger bielzi</i> (Kimakowicz, 1884)	GPUArBi
<i>A. crista</i> (Linnaeus, 1758)	GPUArCr
<i>Segmentina nitida</i> (Mueller, 1774)	GPUSeNi
<i>S. clessini</i> (Westerlund, 1873)	GPUSeCl
<i>Ancylus fluviatilis</i> (Mueller, 1774)	GPUAnFl
<i>Hippeutis diaphanella</i> (Bourguignat, 1964)	GPUHiDi
Сем. Bulinidae	
<i>Planorbarius grandis</i> (Dunker in Kuester et Dunker, 1850)	GPUPIGr
<i>P. purpura</i> (Mueller, 1774)	GPUPIPu
<i>P. banaticus</i> (Lang, 1856)	GPUPIBa
<i>P. corneus</i> (Linnaeus, 1758)	GPUPICo
Сем. Physidae	
<i>Physa fontinalis</i> (Linnaeus, 1758)	GPUPhFo
<i>Aplexa hypnorum</i> (Linnaeus, 1758)	GPUApHy
Отряд Succineiformes	

Продолжение приложения

Сем. Succineidae	
<i>Oxyloma elegans</i> (Risso, 1826)	GPUOxEI
<i>Succinea putris</i> (Linnaeus, 1758)	GPUSuPu
Отряд Neritopsiformes	
Сем. Neritidae	
<i>Theodoxus astrachanicus</i> (Starobogatov in Starobogatov, Filchakov, Antonova et Pirogov, 1994)	GPETHAs
Отряд Rissoiformes	
Сем. Bithyniidae	
<i>Bithynia tentaculata</i> (Linnaeus, 1758)	GPEBiTe
<i>Codiella leachi</i> (Sheppard, 1823)	GPECoLe
<i>Opisthorchophorus troscheli</i> (Paasch, 1842)	GPEOpTr
Сем. Lithoglyphidae	
<i>Lithoglyphus naticoides</i> (C. Pfeiffer, 1828)	GPEOLiNa
Отряд Vivipariformes	
Сем. Valvatidae	
<i>Cincinna pulchella</i> (Studer, 1820)	GPECiPu
<i>C. piscinalis</i> (Mueller, 1774)	GPECiPi
<i>Valvata cristata</i> (Mueller, 1774)	GPEVaCr
Сем. Viviparidae	
<i>Viviparus viviparus</i> (Linnaeus, 1758)	GPEViVi
<i>Contectiana contecta</i> (Millet, 1813)	GPECoCo
Bivalvia	
Отряд Unioniformes	
Сем. Unionidae	
<i>Anodonta cygnea</i> (Linnaeus, 1758)	BUNAnCy

Продолжение приложения

<i>A. stagnalis</i> (Gmelin, 1791)	BUNAnSt
<i>A. zellensis</i> (Gmelin, 1791)	BUNAnZe
<i>Pseudanodonta complanata</i> (Rossmassler, 1835)	BUNPsCo
<i>P. elongata</i> (Hollandre, 1836)	BUNPsEl
<i>Unio pictorum</i> (Linnaeus, 1758)	BUNUnPi
<i>U. rostratus</i> (Lamarck, 1799)	BUNUnRo
<i>U. limosus</i> (Nilsson, 1822)	BUNUnLi
<i>U. protractus</i> (Lindholm, 1922)	BUNUnPr
<i>Tumidiana tumida</i> (Philipsson in Retzius, 1788)	BUNTuTu
<i>Colletopterum piscinale</i> (Nilsson, 1822)	BUNCoPi
<i>C. nilssonii</i> (Kuester, 1842)	BUNCoNi
<i>C. ponderosum</i> (Pfeiffer, 1825)	BUNCoPo
<i>Crassiana musiva</i> (Spengler, 1793)	BUNCrMu
<i>C. nana</i> (Lamarck, 1819)	BUNCrNa
<i>C. crassa</i> (Philipsson in Retzius, 1788)	BUNCrCr
Отряд Cardiiiformes	
Сем. Dreissenidae	
<i>Dreissena polymorpha</i> (Pallas, 1771)	BCADrPo
<i>D. bugensis</i> (Andrusov, 1897)	BCADrBu
Сем. Lymnocardiiidae	
<i>Adacna colorata</i> (Eichwald, 1829)	BCAAdCo
Отряд Luciniformes	
Сем. Sphaeriidae	
<i>Rivicoliana rivicola</i> (Lamarck, 1818)	BSPRiRi
<i>Amesoda solida</i> (Normand, 1844)	BSPAmSo
<i>A. draparnaldi</i> (Clessin, 1879)	BSPAmDr

Продолжение приложения

<i>A. scaldiana</i> (Normand, 1844)	BSPAmSc
<i>Sphaerium corneum</i> (Linnaeus, 1758)	BSPSpCo
<i>Nucleocyclus nucleus</i> (Studer, 1820)	BSPNuNu
<i>Musculium ryckholti</i> (Normand, 1844)	BSpMuRy
<i>M. hungaricum</i> (Hazay, 1881)	BSpMuHu
Сем. Pisidiidae	
<i>Pisidium amnicum</i> (Mueller, 1774)	BPIPiAm
<i>P. inflatum</i> (Muehlfeld in Porro, 1838)	BPIPiIn
<i>Neopisidium moitessierianum</i> (Paladilhe, 1866)	BPINeMo
<i>N. torquatum</i> (Stelfox, 1918)	BPINeTo
<i>N. trigonum</i> (Locard, 1893)	BPINeTr
<i>Europisidium tenuilineatum</i> (Stelfox, 1918)	BPIEuTe
<i>E. alpinum</i> (Odhner, 1938)	BPIEuAl
Сем. Euglesidae	
<i>Euglesa casertana</i> (Poli, 1791)	BEUEuCa
<i>E. acuminata</i> (Clessin in Westerlund, 1873)	BEUEuAc
<i>E. ponderosa</i> (Stelfox, 1918)	BEUEuPo
<i>E. fossarina</i> (Clessin in Westerlund, 1873)	BEUEuFo
<i>E. nitida</i> (Jenins, 1832)	BEuEuNi
<i>E. personata</i> (Malm, 1853)	BEUEuPe
<i>Euglesa sp. 1</i>	BEUEuSp1
<i>Euglesa sp. 2</i>	BEUEuSp2
<i>Pulchelleuglesa pulchella</i> (Jenyns, 1832)	BEUPuPu
<i>Pseudeupera subtruncata</i> (Malm, 1855)	BEUPsSu
<i>Hiberneuglesa hibernica</i> (Westerlund, 1894)	BEUHiHi
<i>Henslowiana dupuiana</i> (Normand, 1854)	BEUHeDu

Продолжение приложения

<i>H. conica</i> (Baudon, 1857)	BEUHeCo
<i>H. suecica</i> (Clessin in Westerlund, 1873)	BEUHeSue
<i>H. henslowana</i> (Sheppard, 1823)	BEUHeHe
<i>H. ostroumovi</i> (Pirogov et Starobogatov, 1974)	BEUHeOs
<i>H. supina</i> (Schmidt, 1850)	BEUHeSup
<i>Cingulipisidium nitidum</i> (Jenyms, 1832)	BEUCiNi
<i>C. fedderseni</i> (Westerlund, 1890)	BEUCiFe
<i>C. crassum</i> (Stelfox, 1918)	BEUCiCr
<i>Roseana rosea</i> (Scholtz, 1843)	BEURoRo
<i>R. globularis</i> (Clessin in Westerlund, 1873)	BEURoGl
<i>Tetragonocyclus tetragona</i> (Normand, 1854)	BEUTeTe