

ВСТРЕЧАЕМОСТЬ, РАСПРЕДЕЛЕНИЕ И РАЗМЕРНО-ВЕСОВЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ *LITHOGLYPHUS NATICOIDES* (GASTROPODA: HYDROBIIDAE) В ВЕРХНЕЙ ЧАСТИ КУЙБЫШЕВСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА

© 2009 Яковлев В.А., Ахметзянова Н.Ш., Яковлева А.В.

Казанский государственный университет, ул. Кремлевская, 18, 420008, г. Казань, Россия,
d.bugensis@mail.ru

Поступила в редакцию 21.05.2009

Аннотация

Моллюск *Lithoglyphus naticoides* – один из массовых бентосных видов, вселившийся в верховье Куйбышевского водохранилища примерно в начале 1990-х гг. В глубоководных бентосных сообществах он уступает лишь двум видам дрейссен по численности и биомассе. *L. naticoides* обитает фактически во всех типах биотопов, возможно, за исключением самых глубоких частей водохранилища (глубины > 20 м). Наиболее высокие количественные показатели, а также размерно-весовые параметры *L. naticoides* характерны для глубин до 10 м, субстратов, представленных ракушечником (остатки раковин дрейссен), минимальные – для глинистого грунта и глубин > 15 м. Основываясь на сезонной динамике численности, биомассы, размерной структуры и средней массы тела выявлено, что *L. naticoides* имеет одногодичный цикл развития, а основная часть новой генерации появляется, вероятно, в июле.

Ключевые слова: моллюск *Lithoglyphus naticoides*, Куйбышевское водохранилище, распределение, размерно-весовые показатели.

Введение

Брюхоногий моллюск *Lithoglyphus naticoides* (С. Pfeiffer, 1828) – представитель Понто-Азовской фауны. В плиоцене он занимал обширный ареал в поверхностных водах от Западной Европы до Западной Сибири [18]. Затем из-за периодических похолоданий ареал его резко сократился в южном направлении, вплоть до пресноводных бассейнов Черного и Азовского морей. Следующий этап расселения моллюска, вероятно, начался в голоцене и затем этот процесс ускорился в XVIII веке после создания каналов и с развитием судоходства [18, 34, 35], который продолжается и в настоящее время [7, 31, 32, 41, 49, 50]. Моллюск обнаружен в северо-восточной части Франции [31, 39, 40], в Германии [30, 32, 41, 49, 51], на Украине [27, 46], в Белоруссии [36, 38, 48], Прибалтике и Польше [6, 29, 35, 37, 45], и в Турции [48]. *L. naticoides* в

1966-1973 гг. вселился вместе с целенаправленно интродуцированными видами беспозвоночных в Бухтарминское водохранилище (Верхне-Иртышский бассейн) и в 1990-х гг. там достиг численности 700 экз./м² [9, 23]. Моллюск включен в список видов, потенциально способных вселиться в Великие озера Америки [34].

Вектором распространения *L. naticoides* считают стихийное или непреднамеренное расселение по рекам и судоходным каналам, озерам, в основном с водными судами [34, 35, 38, 41]. Обитает он преимущественно в крупных реках, озерах и каналах, а также в водохранилищах. Видимо, *L. naticoides* не отличается повышенной чувствительностью к загрязнению; величина его индекса сапробности равна 2.2 [51]. Факторы, ограничивающие распространение *L. naticoides* в северном направлении – низкая минерализация воды и дефицит кислорода в конце зимы [23].

Проникновение *L. naticoides* в бассейн Волги связывают с созданием в 1952 г. Волго-Донского канала [19]. В 1971 г. он был отмечен в дельте Волги [16]. С этого времени началось его распространение вверх по реке. Через пару десятков лет он проник в Волгоградское, Саратовское, Куйбышевское и Горьковское водохранилища [2, 3, 8, 10-13, 17, 19]. В Волжском плесе Куйбышевского водохранилища единичные экземпляры моллюска были впервые обнаружены в середине 1990-х гг. [2-3], а в начале этого столетия он стал обычным видом [2, 22-26]. В Нижнекамском водохранилище моллюск был обнаружен в мае 2002 г. в приплотинном участке (район г. Набережные Челны), и в 2004 г. – в устьевой части р. Белой [25, 26, 52].

По сравнению с другими чужеродными видами, например, с дрейссенами и ракообразными, сведения о встречаемости, распространении *L. naticoides* в пресноводных бассейнах крайне скудны. В настоящей работе представлены результаты изучения распределения *L. naticoides* в Куйбышевском водохранилище (в пределах Республики Татарстан) в зависимости от глубины, типа грунта, а также типа биотопа на прибрежных мелководьях (глубины < 1.5 м): в зарослях рогоза узколистного *Typha angustifolia* (L.) и тростника обыкновенного *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex. Steud., открытых (без зарослей) участков. Также приведены основные размерно-весовые показатели моллюска.

Материал и методы

Материалом для настоящего сообщения послужили пробы зообентоса, собранные в 1999-2007 гг. на глубинных и мелководных участках Куйбышевского водохранилища в пределах территории Республики Татарстан (от г. Волжска до пос. Тетюши и в Камском плесе). Всего с глубоких частей отобрано около 200 количественных проб, на прибрежных мелководьях – более 300 количественных и качественных проб. Приводится сырая

масса моллюсков, фиксированных 4%-ым формалином. Для выявления доминирующих в сообществах видов использован индекс доминирования: $ИД = F\sqrt{B}$, где F – частота встречаемости в пробах, B – биомасса вида. Измеряли высоту раковины с точностью 0.5 мм и взвешивали с точностью 0.5 мг около 600 экз. моллюска.

Для изучения распределения и сезонной динамики количественных показателей моллюска в прибрежных мелководьях (глубины до 1.5 м) в зависимости от наличия зарослей, открытости ветровому и волновому воздействию и т.д. в 2002-2004 гг. и в 2007 г. были заложены 3 участка (рис. 1).

Участок 1 – полузакрытый островом северный берег водохранилища (в западной части г. Казани), сложенный галькой и разнозернистым песком с неплотными зарослями манника и рдестов. Участок 2 расположен в защищенном от ветра и волн заливе в южной части г. Казани. Он отличается повышенным уровнем трофности. Там сформировались плотные заросли рогоза узколистного (*T. angustifolia*) и тростника обыкновенного (*Ph. australis*). Дно представлено заиленным песком с большим содержанием органических веществ. Участок 3 находится примерно 60 км ниже Казани на территории Волжско-Камского государственного природного биосферного заповедника. Берег подвержен сильному разрушительному действию ветра и волн; уровень трофности там существенно ниже. Грунты в зарослях рогоза и на открытом мелководье сложены преимущественно глинисто-песчаным грунтом.

В статистической обработке использовали непараметрические критерии: Вилкоксон-тест, корреляционный анализ Спирмена. Для выявления связи между высотой раковины и массой тела моллюска приведены уравнения линии тренда, описываемые степенной зависимостью.

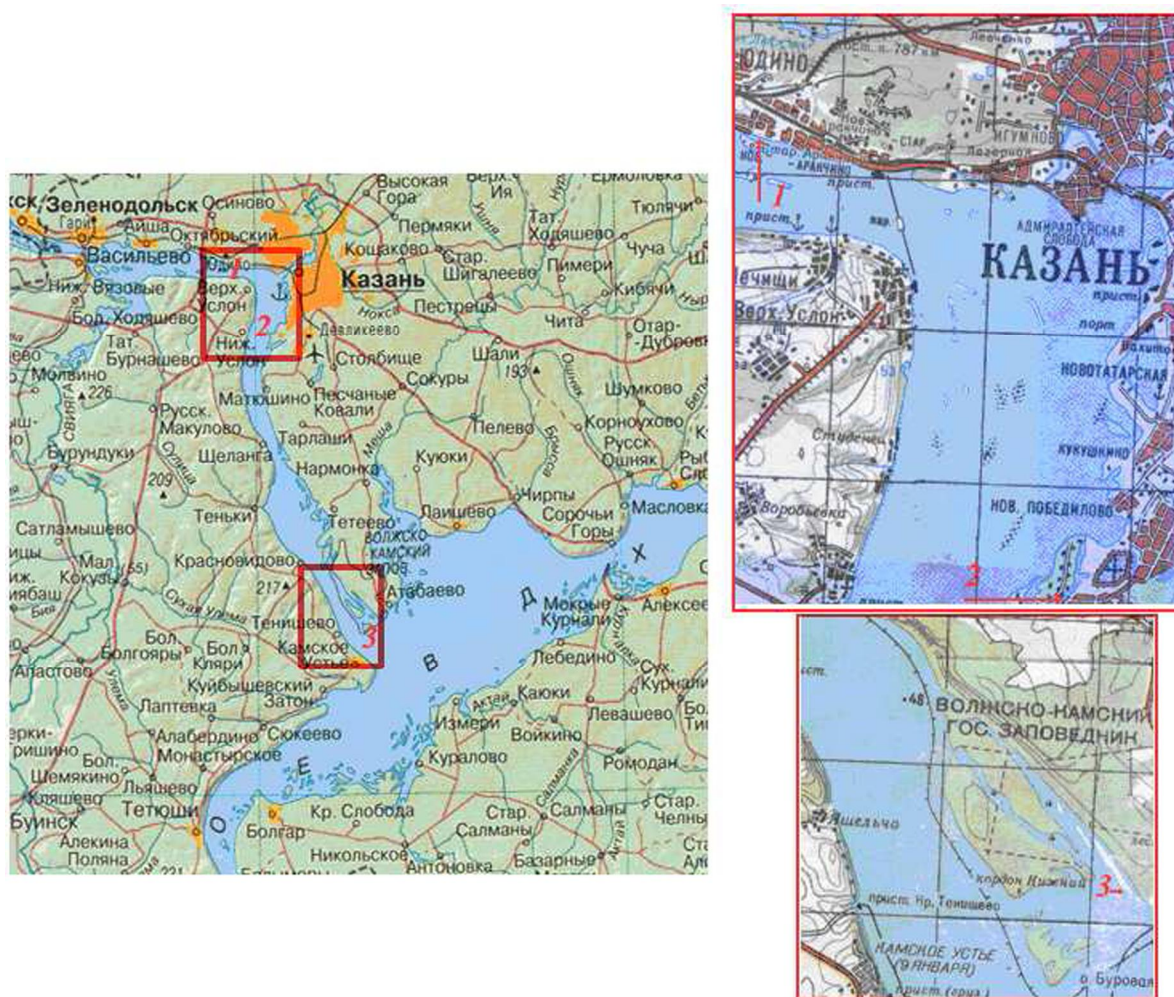


Рис. 1. Верхняя часть Куйбышевского водохранилища и схема расположения 3-х прибрежных мелководных участков в Волжском плесе: 1 – пос. Новое Аракчино (г. Казань), 2 – пос. Победилово (г. Казань). 3 – Саралы (Волжско-Камский заповедник)

Результаты исследования

Прибрежные мелководья. Участки Куйбышевского водохранилища с глубиной < 1.5 м характеризуются относительно невысокими количественными показателями *L. naticoides*. В среднем численность его в дночерпательных пробах составляет 18.1 ± 4.9 экз./м², а биомасса – 0.41 ± 0.13 г/м² (без учета проб из трех участков, которые рассматриваются ниже). Встречается он в 23.1% всего количества отобранных проб и на его долю приходится лишь 1.8% численности и 4.7% общей биомассы зообентоса. Основу численности и биомассы там формируют личинки хирономид (51.2% численности и 37.2% биомассы).

Однако в ряде биотопов прибрежных мелководий, как, например, в открытой (без зарослей) части защищенного от ветра и волн залива (Участок 2), количественные показатели моллюска существенно выше. Максимальная его численность там достигала в 2003-2004 гг. 346.8 экз./м², биомасса – 33.6 г/м². Моллюск также встречается, но в меньшем количестве, в зарослях тростника. Однако он не обнаружен в зарослях рогаза. Участок 3, подверженный сильному воздействию ветра и волн, относительно слабо заселен моллюском (табл. 1).

Глубоководные участки. Частота встречаемости *L. naticoides* в глубоких частях обследованной акватории водохранилища составляет в среднем

39.1%, а средняя численность и биомасса – 145.1 экз./м² и 6.8 г/м² соответственно. Однако вклад *L. naticoides* в количественные показатели всего зообентоса невелик, не превышает 10% общей численности и биомассы (табл. 2).

Максимальная плотность моллюска (1739.2 экз./м²) выявлена на ракушечнике на глубине 2 м в Волжском плесе (в районе Казани) в марте 2002 г. Соответствующая величина биомассы (109.0 г/м²) была отмечена в октябре 2000 г. на станции, расположенной примерно 20 км вниз по течению от г. Казани (глубина 13 м, илистый грунт). Наибольший вклад *L. naticoides* в общую численность зообентоса (95%) выявлен для глубины 3 м (на ракушечнике), а в общую биомассу (45.9%) – для глубины 2.6 м (слабо заиленный песок). В глубоких частях водохранилища *L. naticoides* существенно уступает по численности и, особенно, по биомассе дрейссенам *Dreissena polymorpha* и *D. bugensis*.

Вертикальное распределение. Частота встречаемости *L. naticoides* до горизонтов 15 м находится в пределах 39.6-46.7% (табл. 3).

Заметное снижение этого показателя, как и индекса доминирования, численности и биомассы наблюдается на глубинах > 15 м. Наибольшая глубина, где *L. naticoides* был обнаружен – 22 м (октябрь 2000 г.), где численность его равнялась 564.0 экз./м², биомасса – 16.4 г/м².

Тип грунта. Наибольшие величины частоты встречаемости, численности и биомассы *L. naticoides* отмечены на пустых раковинах дрейссен, а минимальные – глинистом грунте (табл. 4).

Численность и биомасса моллюска на глинистом грунте достоверно ($p < 0.3$) меньше, чем на других грунтах. Моллюск также обитает на песках разной степени заиленности и на илистом грунте. По этим показателям песчаные и илистые грунты достоверно не отличаются друг от друга.

Таблица 1. Распределение частоты встречаемости (%), индекса доминирования (*ИД*), численности (экз./м²) и биомассы (г/м²) *L. naticoides* в различных биотопах 3-х участков мелководий Куйбышевского водохранилища

Участок	Биотоп	<i>ЧВ</i>	<i>ИД</i>	Численность	Биомасса
1	Откр.	51.6	46.4	37.6±14.5	0.9±0.3
	Откр.	100.0	400.0	139.1±38.9	16.3±4.2
2	Рогоз	0	0	0	0
	Тростник	30.0	15.0	8.0±4.8	0.3±0.2
3	Откр.	2.0	0.3	0.2±0.6	>0.1
	Рогоз	7.7	0.8	2.0±1.1	>0.1

Откр. – открытое, без зарослей мелководье

Таблица 2. Средние величины частоты встречаемости (*ЧВ*), индекса доминирования (*ИД*), численности и биомассы *L. naticoides* в глубоководном (> 1.5 м) зообентосе Куйбышевского водохранилища

<i>ЧВ</i>	<i>ИД</i>	Численность		Биомасса	
		экз./м ²	%	г/м ²	%
39.1	102.1	145.1±29.0	6.3±1.0	6.8±1.6	7.3±1.6

Таблица 3. Распределение частоты встречаемости (*ЧВ*, %), индекса доминирования (*ИД*), численности (экз./м²) и биомассы

Глубина, м	<i>ЧВ</i>	<i>ИД</i>	Численность	Биомасса
1.5-5.0	46.7	123.8	158.5±65.1	6.3±2.7
5-10	39.6	118.8	168.4±44.0	8.8±2.9
10-15	41.1	127.4	162.3±63.9	9.5±6.3
>15	33.3	53.3	84.6±55.1	2.6±1.6

Таблица 4. Распределение частоты встречаемости (ЧВ, %), индекса доминирования (ИД), численности (экз./м²) и биомассы (г/м²) *L. naticoides* в различных типах грунтов глубоководных участков Куйбышевского водохранилища

Грунт*	ЧВ	ИД	Численность	Биомасса
1	100.0	850.0	987.0±66.5	72.2±0.3
2	14.3	41.5	248.4±130.2	8.3±3.6
3	14.9	7.9	6.7±5.4	0.3±0.2
4	51.7	119.9	139.6±44.1	5.4±2.3
5	50.0	112.0	113.1±30.8	5.0±1.4
6	30.1	78.0	136.5±52.4	6.7±3.1

* 1 – ракушечник, 2 – камни и галька, 3 – глина, крупно-структурный ил, 4 – песок, 5 – заиленный песок, 6 – мягкий ил

Таблица 5. Распределение частоты встречаемости (%), индекса доминирования (ИД), численности (экз./м²) и биомассы (г/м²) моллюска *L. naticoides* по акватории Куйбышевского водохранилища

Участок	ЧВ	ИД	Численность	Биомасса
1	57.7	103.9	72.1±16.5	3.2±0.8
2	55.2	173.9	277.1±79.0	9.9±2.9
3	52.4	214.8	268.7±88.6	16.8±6.6
4	19.4	21.3	22.5±9.3	1.2±0.6
5	3.0	0.9	0.6±0.3	<0.1
6	8.1	4.5	3.2±2.0	<0.1

* 1 – выше Казани, 2 – р-н Казани, 3 – ниже Казани, 4 – Волжско-Камское расширение, 5 – ниже расширения (Тетюши), 6 – Камский плес

Распределение по акватории водохранилища. *L. naticoides* больше распространен в верхней части Волжского плеса (на акватории напротив Казани, выше и ниже Казани), а минимальные количественные показатели характерны для нижней части рассматриваемой акватории водохранилища (табл. 5).

Высота раковины и масса тела. Максимум высоты раковины живого *L. naticoides* в наших сборах составил 10.0 мм. Однако эта величина редко превышала 9.6 мм. Средняя масса тела моллюска в глубоких частях водохранилища составляет 46.9±3.4 мг, на прибрежных мелководьях (без участков 1-3) – 36.2±3.8 мг. В мелководных биотопах водохранилища наиболее крупные особи обнаружены на открытом (без зарослей) мелководье Участка 2 (117.5±21.4 мг), тогда как в других местах средняя масса особей не превышала 40 мг. Анализ распределения этого показателя по глубинным зонам показывает, что максимальные массы

тела характерны для глубинных зон 10-15 и 5-10 м (58.5±9.8 мг и 52.3±7.4 мг соответственно). На глубинах 1.5-5.0 м эта величина составляет 39.7 мг, а глубины > 15 м заселены более мелкими особями (30.7 мг). Сравнение средних масс моллюсков, населяющих разные типы грунтов, показало, что наиболее крупные особи характерны для ракушечника (73.2±4.8 мг), а минимальные – для каменистого грунта и песка (33.4±2.3 и 38.7±2.5 мг соответственно). На остальных типах грунтов средние массы тела находятся в пределах 44.2-49.1 мг. Размерно-весовые параметры *L. naticoides* также неодинаковы в разных частях водохранилища. Минимумы выявлены для акватории, прилегающей г. Казани (35.7 мг), а максимумы для участка ниже города (62.5 мг) и Волжско-Камского расширения (53.3 мг).

По данным измерений размерно-весовых показателей *L. naticoides* из разных мелководных и глубоководных частей водохранилища видно, что линия

тренда, описывающая степенную зависимость, коэффициенты уравнений зависимости массы тела от высоты раковины моллюска различаются (рис. 2).

Для моллюсков, собранных на песчаном, подверженном сильному воздействию ветра и волн мелководье, коэффициенты уравнения близки (см. рис. 2а, 2б):

$$W = 1,18 \cdot H^{2,15} (R^2 = 0,95, n = 101)$$

$$W = 1,28 \cdot H^{2,06} (R^2 = 0,86, n = 55)$$

Однако уравнение для Участка 1 (см. рис. 2в) существенно отличается по значениям коэффициентов:

$$W = 0,33 \cdot H^{2,71} (R^2 = 0,90, n = 145)$$

Коэффициенты также отличаются в уравнении для моллюсков, собранных из глубоких частей Свяжского залива (илистый грунт; 3.09.2006 г.; см. рис. 2г).

$$W = 2,07 \cdot H^{1,91} (R^2 = 0,89, n = 127)$$

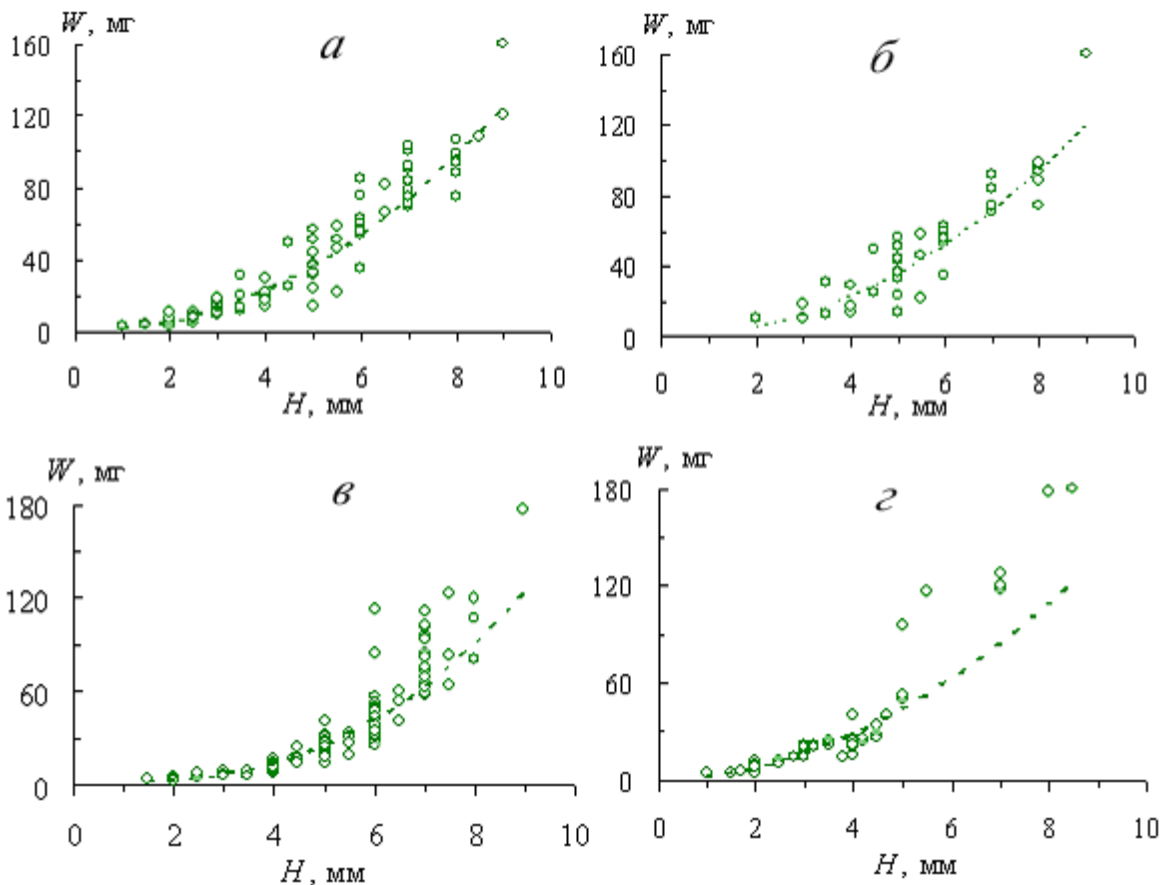


Рис. 2. Зависимость массы тела (W , мг) от высоты раковины (H , мм) *L. naticoides* в Куйбышевском водохранилище (а-в – мелководья, г – глубоководная часть): а, б – противоположный к Казани берег (22.08.2000 г. и 14.01.2001г.), в – Участок 1 (13.09.2007г.), г – Свяжский залив (3.09.2006г.).

Сезонная динамика. На рис. 3 показаны гистограммы, показывающие особенности сезонной динамики соотношения различных размерных групп по численности, выделенных по высоте раковины моллюсков из мелководного Участка 1 в 2007 г.

Весной и ранним летом популяция представлена исключительно крупными половозрелыми особями. Скорее всего,

новая генерация начинает появляться примерно с начала июля, так как в середине сентября преобладают по численности уже подросшие особи с высотой раковины от 2 до 6 мм. Доля размножившихся половозрелых особей с высотой раковины > 8 мм крайне низка. В ноябре особи с высотой < 2 мм уже отсутствуют, а доля наиболее крупных особей возрастает.

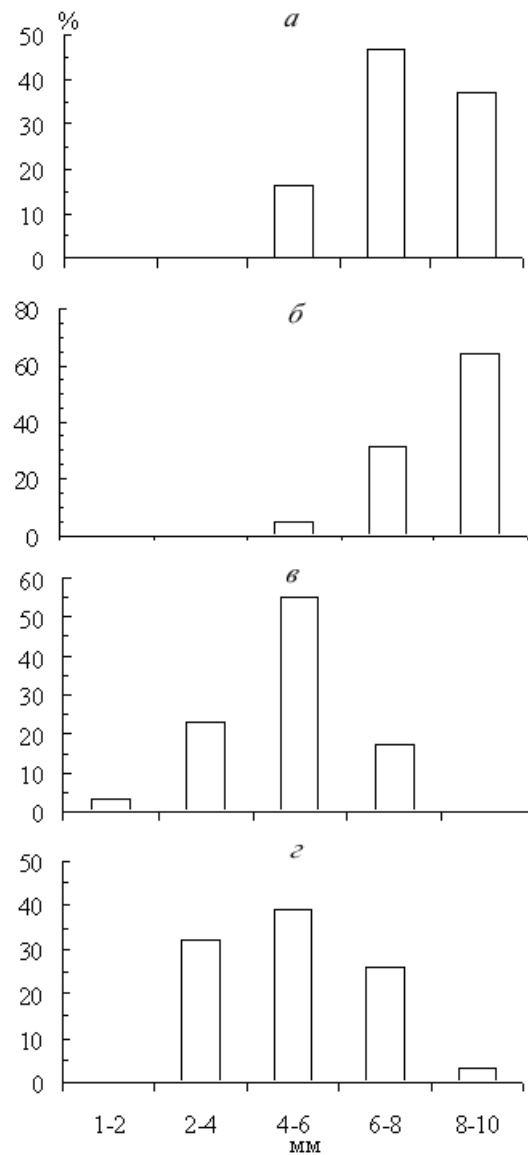


Рис. 3. Динамика соотношения численности групп *L. naticoides*, выделенных по высоте раковины в 2007 г.: а – 21 апреля, б – 20 июня, в – 13 сентября, г – 12 ноября.

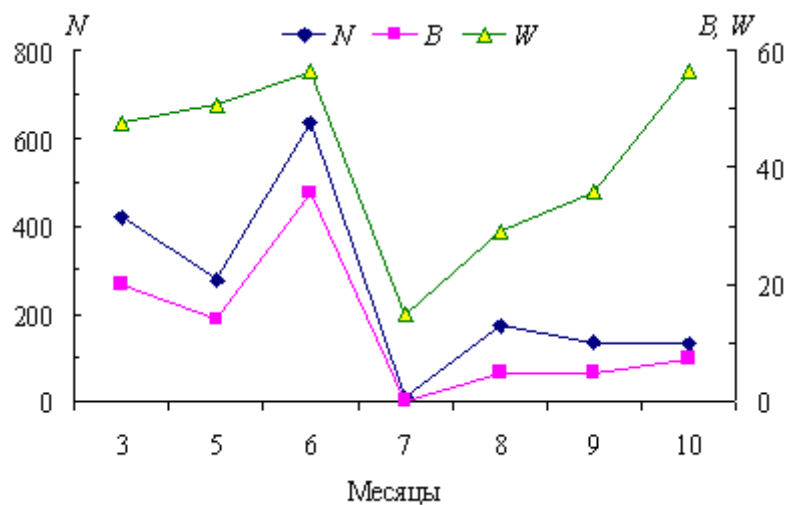


Рис. 4. Сезонная динамика средних величин численности (N , экз./м²), биомассы (B , г/м²) и массы тела (W , мг) *L. naticoides* на глубоководных участках Куйбышевского водохранилища в 2000-2007 гг.

В июне наблюдаются максимальные величины численности, биомассы и средней массы тела моллюска (рис. 4).

В 3-й декаде июля показатели резко сокращаются, а высокие значения массы тела указывают, что в этот период в популяции остаются лишь малочисленные крупные особи. В первой половине августа средняя биомасса и масса тела моллюсков уменьшаются, а численность возрастает. Позже все показатели растут. Все это вместе указывает на элиминацию взрослых особей во второй половине лета, а молодые особи, появляющиеся в июле-августе, быстро растут и прибавляют в массе.

Обсуждение

Распространение и векторы. Моллюск *L. naticoides* – вид, активно расширяющий свой ареал в Европе. Интенсивно продвигаясь вверх по Волге, моллюск становится в настоящее время обычным видом в большинстве ее водохранилищ. Упоминание о находках моллюска на Средней Волге можно найти в работе А.Л. Бенинга [4], в которой отмечается обнаружение пустых раковин моллюска в р-не г. Казани еще в начале прошлого века. Однако в плейстоцене он был обычен в Нижнем Поволжье [18]. Первые находки моллюска в среднем и нижнем течении Куйбышевского водохранилища отмечены в начале 1990-х гг. [2, 10-13, 15, 22]. Затем он встречался и в верховье водохранилища, а также и в устьевых участках рек Меша, Свяга и Казанка, впадающих в Куйбышевское водохранилище [24]. Например, в устье р. Казанки численность моллюска составляла в конце 1990-х гг. на мелководье 120 экз./м², а биомасса – 5.6 г/м². Он обнаружен нами в 2002 г. в Нижнекамском водохранилище: в низовье (около г. Набережные Челны) и в устьевой части р. Белой [52]. Однако там его количественные показатели гораздо ниже по сравнению с Куйбышевским водохранилищем.

Количественное развитие. Показано, что *L. naticoides* в благоприятных

условиях может стать массовым видом [8, 20, 29]. Максимальные величины в дельте Волги в первые годы находки моллюска составляли (от 4530 до 8800 экз./м² при частоте встречаемости от 66 до 94%) [5]. Однако для этого же участка в 1976-2006 гг. приводится более низкий максимум – 1180 экз./м² [14]. Для оз. Лукомское указаны максимальная численность в 1000 экз./м² и биомасса 56.4 г/м² [38]. Отмечена частая встречаемость вида в Саратовском водохранилище с максимальной численностью и биомассой (1300 экз./м² и 23.7 г/м²) [13]. В сербском секторе р. Дунай, особенно в ее верхней части, *L. naticoides* – один из массовых видов, уступающий по численности лишь *D. polymorpha* [44]. Во втором по площади турецком оз. Сапанка численность *L. naticoides* в 2000-2001 гг. достигала 133 экз./м² [47].

В глубоких частях рассматриваемой акватории Куйбышевского водохранилища максимальная численность *L. naticoides* составляет 1739.2 экз./м², биомасса – 509.9 г/м². Они превышают в 1.7 и в 9 раз соответствующие максимальные величины, указанные для оз. Лукомское [38]. Очень высоких количественных показателей моллюск достигает на открытом (без зарослей) мелководье Куйбышевского водохранилища, в защищенном от ветра и волн заливе (в черте г. Казани). В целом в рассматриваемой в настоящей работе акватории Куйбышевского водохранилища средняя численность моллюска составляет 145.1 экз./м², что существенно выше, чем указано для оз. Лукомское [38].

Несмотря на большую численность, вклад *L. naticoides* в общую численность и биомассу глубоководного зообентоса Куйбышевского водохранилища невелик (в среднем 6.3% и 7.3% соответственно). Такие низкие показатели, особенно на глубоководных участках, обусловлены явным доминированием в сообществах двух видов моллюсков – дрейссен, образующих местами обширные колонии на дне водохранилища. В 2000-2007 гг. на

их долю приходилось почти половина общей численности и биомассы зообентоса. Показано [38], что и в оз. Лукомское вклад *L. naticoides* также невелик (не превышает 4% численности и 8% суммарных показателей всего макрозообентоса). Однако роль моллюска резко может возрасти в крупных реках и водохранилищах [5, 20].

На прибрежных мелководьях Куйбышевского водохранилища моллюск существенно уступает личинкам хирономид и бокоплавам – представителям Понто-Каспийского комплекса фауны.

Распределение по глубине. В озерах наблюдается закономерное уменьшение количества *L. naticoides* с увеличением глубины, как, например, в оз. Лукомское, где численность моллюска характеризуется отрицательной корреляционной связью с глубиной водоема [38]. Максимумы биомассы моллюска в озере отмечены на глубинах 1-6 м, а в Дунае – 1.1-4.0 м [46]. В Куйбышевском водохранилище *L. naticoides* обитает от уреза воды до глубины 22 м (564.0 экз./м² и 16.5 г/м²). Однако явные корреляционные связи между количественными показателями моллюска и глубиной до 15 м отсутствуют. Поскольку максимальная глубина, с которой были отобраны пробы, не превышала 26 м, невозможно сделать однозначное заключение о распределении моллюска во всех вертикальных зонах. Однако, скорее всего, на больших глубинах он становится более редким.

Возможно, отсутствие явных зависимостей в вертикальном распределении моллюска можно объяснить тем, что Куйбышевское водохранилище – динамичная система, находящаяся под сильным влиянием человека. Особенно это проявляется в значительной амплитуде сезонного колебания уровня воды, наличии локальных участков с неблагоприятным качеством воды, с очень сложными и динамичными гидрологическими условиями, находящимися под влиянием

крупных боковых притоков. Наряду с русловыми участками в водохранилище имеются обширные заиленные мелководья и заливы и т.п. Вероятно, на горизонтальное и вертикальное распределение *L. naticoides* в водохранилище влияет комплекс факторов в конкретной части водоема, наиболее важные из которых – тип грунта, скорость течения воды и другие факторы.

Распределение по грунтам. Ряд авторов указывают [35, 42, 39], что *L. naticoides* образует большие скопления на пустых раковинах дрейс-сен, а также на камнях поверхности песчаного или илистого грунтов. В дельте Волги он обитает на песчаных грунтах с небольшим количеством илистых частиц и вне зарослей водной растительности [16]. В оз. Лукомское максимальная его плотность наблюдается в зарослях макрофитов и на заиленных песках [38]. В дельте Волги *L. naticoides* достигал максимума численности и биомассы на заиленном песке и глине (глубина 2.8 м), тогда как на песке его показатели составляли лишь 40 экз./м² и 115.5 г/м². Однако, на последнем типе субстрата средняя масса тела превышала более чем в 2 раза по сравнению с моллюсками на заиленном песке [1, 29].

В глубоких частях Куйбышевского водохранилища максимальные величины численности *L. naticoides* характерны также для ракушечников и каменистых грунтов. Несколько меньше его численность на песках и иле. Он обычен и в зарослях водной растительности за исключением рогоза узколистного. Он заселил почти все основные типы грунтов, от уреза воды до значительных глубин, многие участки водохранилища. Все это позволяет утверждать об относительно высокой степени эвритопности моллюска. Однако численность и биомасса *L. naticoides* уменьшаются от верхней части к нижнему течению обследованного участка водохранилища. Окончательное заключение о закономерностях распределения моллюска вдоль Куйбышевского

водохранилища требует обследования его низовий.

Размерно-весовые показатели и рост. Максимальная высота раковины моллюсков в дельте Волги достигала 9-10.2 мм [16]. В наших сборах максимальная высота была отмечена для одного экземпляра 10 мм. Однако большая часть моллюсков имели длину тела 4-8 мм. Максимальные размерно-весовые показатели характерны для ракушечника и глубинных зон 5-15 м. На мелководье и на глубинах > 15 м моллюски меньших размеров. По-видимому, подобное распределение отражает как благоприятность для моллюска указанного типа субстрата, так и предпочтение средних глубин в водохранилище. Динамичные и подверженные периодическому осушению мелководья с динамично изменяющимися условиями, а также максимальные глубины, видимо, не совсем благоприятные биотопы для моллюска.

Уравнения связи между массой моллюсков и длиной раковины, рассчитанные на основе линейно-весовых параметров моллюска из разных участков и биотопов Куйбышевского водохранилища, выявили, что как свободный член, так и показатель степени сильно различаются между разными участками водохранилища. Наиболее высокие значения свободного члена и минимум показателя степени характерны для моллюсков, обитающих на защищенном от ветра и волн прибрежном мелководье, сложенном галькой. Обратное соотношение коэффициентов выявлено у моллюсков, собранных в те же сроки на заиленном грунте глубоководных частей Свяжского залива. Следует отметить, что уравнение, полученное для моллюсков, собранных на песчаном, подверженном сильному воздействию ветра и волн мелководье в р-не н.п. Верхний Услон (противоположный к Казани берег), во многом совпадает с таковым, рассчитанным Е.С. Аракеловой [1] для моллюсков из дельты Волги ($W = 0.508 L 2.69$).

Полученные данные по размерно-весовым показателям моллюска позволяют заключить о большой роли для формирования размерно-весовой структуры популяции условий среды обитания, а именно типа грунта, интенсивности ветрового и волнового воздействия и, вероятно, других факторов.

Данные по биологии, размножению и сезонным изменениям в популяции *L. naticoides* крайне скудны. Известно, что они раздельнополые, но без заметного диморфизма. Раковины живых особей служат субстратом для прикрепления кладок яиц [1, 16, 39]. В одной из рек северо-восточной Франции моллюск имеет одногодичный цикл жизни: нерест происходит с марта до июня. Молодь появляется преимущественно в мае, интенсивно растет в течение лета. Высота раковины их во Франции в октябре находится в пределах 5.9-6.6 мм, а в июне-июле следующего года взрослые особи постепенно исчезают [39]. В дельте Волги доля самых крупных особей популяции моллюска к концу лета составляет < 10 % общего числа особей [1, 16]. Расчетным способом установлено [1], что максимальный возраст моллюска равен 15 мес, а Mouthon [39] указывает 13-15 мес.

По характеру кривой сезонных изменений численности, биомассы и средней массы тела, а также по соотношению численности разных размерных групп моллюска можно сделать вывод, что первая порция молодежи в Куйбышевском водохранилище появляется, скорее всего, в июле, и, возможно, пополнение популяции продолжается в августе, т.е. несколько позже, чем во Франции [39] и в устье Волги [1]. В августе-сентябре численность и биомасса моллюсков возрастают, что было отмечено и для оз. Лукомское [38]. По-видимому, во второй половине лета происходит массовая элиминация взрослых особей. В целом, биология и другие аспекты сезонной

динамики популяции моллюска нуждаются в дальнейших исследованиях.

Трофическое значение и фактор поражения рыб трематодами. Данные о роли *L. naticoides* в трофической структуре бентосных сообществ и в экосистеме водоемов, а также в трансформации и миграции вещества и энергии крайне единичны. Известно [42], что моллюск по составу пищи входит в группу факультативных бентосных потребителей мелких взвесей (диатомовые водоросли, мелкие остатки водорослей и растений) [39]. Сам моллюск *L. naticoides* в Куйбышевском водохранилище стал кормовым объектом для рыб-вселенцев, особенно для звездчатой пугловки *Benthophilus stellatus* (Sauvage, 1874) [21]. Более того, *L. naticoides* – наиболее часто встречаемый компонент пищи. Однако другой вселенец, бычок-кругляк *Neogobius melanostomus* (Pallas, 1814), крайне редко потребляет этого моллюска, предпочитая дрейссен.

L. naticoides – промежуточный хозяин паразитической трематоды *Apophallus muehlingi* (Jagerskiold, 1989) Luhe, 1909. В настоящее время почти все двухлетки ельца, окуня, а также других карповых рыб, выловленные в районе Свияжского залива Куйбышевского водохранилища, поражены трематодой. По устному сообщению И.Ф. Галанина подобное поражение рыб наблюдается примерно с 1993 г., что совпадает со временем проникновения моллюска в Куйбышевское водохранилище. На теле большей части рыб количество черных точек доходит до 500 и более. Значительная пораженность рыб, видимо, соответствует высокой плотности моллюска в водохранилище.

Таким образом, моллюск *L. naticoides* стал обычным компонентом бентосных сообществ Куйбышевского водохранилища и, возможно, в будущем может стать таковым и в Нижнекамском водохранилище. Можно считать, что на многих участках Куйбышевского водохранилища создались относительно благоприятные условия для моллюска,

который проявляет во многом черты эвритопного вида, заселяя многие типы грунтов, фактически все вертикальные зоны, за исключением больших глубин.

Литература

- [1] Аракелова Е.С. Дыхание, рост и индивидуальная продукция гастропод *Lithoglyphus naticoides* C.Pfeiffer и *Theodoxus astrachanicus* Starobogatov (Mollusca: Gastropoda) из дельты Волги. // Журн. общ. биол., 1999. 60, 3. С. 333-343.
- [2] Ахметзянова Н.Ш., Махнин В.Г. Трофический статус устья р. Казанки по зообентосу // В сб.: Актуальные экологические проблемы Республики Татарстан. Ред. Хасанов М.Х. и др. Казань: «Новое Знание», 2000. С. 23.
- [3] Белявская Л.И., Вьюшкова В.П. Донная фауна Волгоградского водохранилища // Труды Саратовского отд. ГосНИОРХ. 1971. 10. С. 93-106.
- [4] Бенина А.Л. К изучению придонной жизни реки Волги // Саратов, 1924. 398 с.
- [5] Бисерова Л.И. Встречаемость и распределение *Lithoglyphus naticoides* (Gastropoda, Lithoglyphidae) в дельте Волги // Гидробиол. журн. 1990. 26, 2. С. 98-100.
- [6] Гасинас И.И. Представители фауны Каспийского комплекса в водных объектах Литвы // Ресурсы внутренних водоемов Северо-запада. Петрозаводск: Карельский филиал ГосНИОРХ, 1968. Т. 5, 1. С. 240-242.
- [7] Градовский В.И. Особенности распространения некоторых пресноводных переднежаберных моллюсков (Pectibranchia) Фауны Украины // Vestnik zoologii, 2001. 35, 6. С. 85-89.
- [8] Даирова Д.С. Оценка состояния донной фауны р. Волги // В сб. Актуальные проблемы современной науки. Естественные науки. Ч. 8. Секция: Экология. Ред. Трунин А.С. Самара: Самарский Госуниверситет, 2002. С. 8.

- [9] Девятков В.И. Беспозвоночные – акклима-тизанты водоемов Верхне-Иртышского бассейна // В сб.: Естественные и инвазийные процессы формирования биоразнообразия водных и наземных экосистем. Тез. докл. междунар. научн. конф. Ред. Матишов Г.Г. Ростов-на-Дону.: ЮНЦ РАН, 2007. С. 106-108.
- [10] Зинченко Т.Д., Антонов П.И. Биоинвазивные виды макрозообентоса в поверхностных водах бассейна Средней и Нижней Волги и возможные пути их проникновения // Тез. докл. Второго между. симпоз. по изучению инвазийных видов. Ред. Дгебуадзе Ю.Ю., Слынько Ю.В. Рыбинск-Борок: ИБВВ РАН, 2005. С. 78-79.
- [11] Зинченко Т.Д., Головатюк Л.В. Многолетнее формирование зообентоса Куйбышевского водохранилища и современные тенденции преобразования фаунистических комплексов // Тез. докл. VIII съезда ГБО РАН. Т. 1. Калининград, 2001. С. 283-284.
- [12] Зинченко Т.Д., Головатюк Л.В., Загорская Е.П. Оценка распределения инвазийных видов в составе бентоса водоемов бассейна Средней и Нижней Волги (1980-2005 гг.). // Естественные и инвазийные процессы формирования биоразнообразия водных и наземных экосистем. Тез. докл. междунар. научн. конф. Ростов на Дону: ЮНЦ РАН, 2007. С. 134-135.
- [13] Зинченко Т.Д., Головатюк Л.В., Загорская Е.П., Антонов П.И. Распределение инвазионных видов в составе донных сообществ Куйбышевского водохранилища: анализ многолетних исследований // Известия Самарского НЦ РАН. 2008. 2, 10. С. 547-558.
- [14] Иванов В.М., Семенова Н.Н., Калмыков А.П. Экологический анализ развития очага Апофаллеза в дельте Волги // Ихтиологические исследования на внутренних водоемах. Саранск: МордГУ, 2007. С. 61.
- [15] Куйбышевское водохранилище: научно-информационный справочник // Под. ред. Г.С. Розенберга, Л.А. Выхристюк. Тольятти: ИЭВБ РАН. 2007. 123 с.
- [16] Пирогов В.В. О нахождении *Lithoglyphus naticoides* в дельте Волги // Зоол. журн. 1972. 51, 6. С. 912-913.
- [17] Пирогов В.В., Фильчаков В.А., Зинченко Т.Д., Карпюк М.И., Едский Л.Б. Новые элементы в составе бентофауны Волго-Камского каскада водохранилищ // Зоол. журн. 1990. 69, 9. С. 138-142.
- [18] Старобогатов Я.И. Фауна моллюсков и зоогеографическое районирование континентальных водоемов земного шара. Л.: Наука, 1970. 372 с.
- [19] Тютин А.В., Слынько Ю.В. Первое обнаружение черноморского моллюска *Lithoglyphus naticoides* (Gastropoda) и ассоциированных с ним видоспецифичных трематод в бассейне Верхней Волги // Росс. журн. биол. инвазий. 2008. 1. С. 23-30.
- [20] Филипенко С.И. Современное состояние донной фауны Кучурганского водохранилища в условиях изменяющегося режима работы Молдавской ГРЭС // В сб.: Материалы междунар. конф. «Сохранение биоразнообразия бассейна р. Днепр», Кишинев, 7-9 Октября 1999 г. Изд-во Эколог. Общества «Биотика. С. 241-243.
- [21] Фролова Л.А., Галанин И.Ф. К изучению бычков-вселенцев в трофических цепях Куйбышевского водохранилища // В сб.: Естественные и инвазийные процессы формирования биоразнообразия водных и наземных экосистем. Ред. Матишов Г.Г. Ростов-на-Дону: ЮНЦ РАН, 2007. С. 310-311.
- [22] Чеботарев М.А., Яковлев В.А., Яковлева А.В. Сообщества донных макробеспозвоночных верхней литорали Куйбышевского водохра-

- нилища в условиях колебания уровня воды // Проблемы экологии и биоразнообразия. Тез. докл. конф. молодых ученых. Борок. 2002. С. 103-104.
- [23] Шарапова Т.А. Моллюски перифитона континентальных водоемов севера Западной Сибири (Электронный документ) // (<http://www.gisi.ru:8080/SiberiaPath/library/georg-steller/materialy-iv-mezhdunarodnoi-nauchno-prakticheskoi/sharapova-t.a.-mollyuski-perintona-kontinentalnyh>). Проверено 10.10.2008.
- [24] Экологические проблемы малых рек Республики Татарстан (на примере Меши, Казанки и Свяги) // Под ред. Яковлева В.А. Казань: «Фен», 2003. 289 с.
- [25] Яковлев В.А., Яковлева А.В. Бентосные вселенцы и их роль в формировании биоразнообразия и в функционировании экосистем Куйбышевского и Нижнекамского водохранилищ // Актуальные экологические проблемы Республики Татарстан. Материалы V Республ. научн. конф. Казань: Отечество. 2004. С. 245-246.
- [26] Яковлева А.В., Яковлев В.А., Сабиров Р.М. Бентосные вселенцы и их роль в функционировании экосистем Куйбышевского и Нижнекамского водохранилищ // Экология и научно-технический прогресс. Материалы докл. III Международн. научн.-практ. конф. студентов, аспирантов и молодых ученых. Ред. Вайсман Я.И. и др. Пермь: Пермский госуниверситет, 2005. С. 133-135.
- [27] Alexandrov B., Boltachev A., Kh. T. et al. Trends of aquatic alien species invasions in Ukraine // Aquatic Invasions. 2007. 2, 3. P. 215-242.
- [28] Arakelova E.S. On the oxygen consumption rate in snails invaded by the trematode parasites with some remarks about growth and productivity // Proceedings of the Zoological Institute RAS. 1998. 276. P. 27-33.
- [29] Arbaciauskas K., Semenchenko V., Grabowski M. et al. European inland waterways // Aquatic Invasions. 2008. 3, 2. P. 211-230.
- [30] Bernauer D., Jansen W. Recent invasions of alien macroinvertebrates and loss of native species in the upper Rhine River, Germany // Aquatic Invasions. 2000. 1, 2. P. 55-71.
- [31] Devin S., Beisel J.-N., Usseglio-Polatera Ph., Moreteau J.-C. Changes in functional biodiversity in an invaded freshwater ecosystem: the Moselle River // Hydrobiologia. 2005. 542. P. 113-120.
- [32] Gollasch S., Nering S. National checklist for aquatic alien species in Germany // Aquatic Invasions. 2006. 1, 4. P. 245-269
- [33] Grigorovich I.A., Colautti R.I., Mills E.L., Holeck K., Ballert A.G., and MacIsaac H.J. Ballast-mediated animal introductions in the Laurentian Great Lakes: retrospective and prospective analyses (Электронный документ) // Great Lakes Institute for Environmental Research, University of Windsor, Canada, 2003. 17 p. (<http://cjfas.nrc.ca>). Проверено 10.10.2008.
- [34] Grigorovich I.A., MacIsaac H.J., Shadrin N.V., Nills E.L. Patterns and mechanisms of aquatic invertebrate introductions in the Ponto-Caspian region // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 2002. 59. P. 1189-1208.
- [35] Jazdzewski K., Konopacka A. Invasive Ponto-Caspian species in waters of the Vistula and Oder basins and southern Baltic Sea // In: Invasive Aquatic Species of Europe. Distribution, Impacts and Management. Eds. Leppkoski E., Gollasch S. and Olenin S. Dordrecht, Boston, London Kluwer Academic Publishers, 2002. P. 384-398.
- [36] Karatayev A.Y., Mastitsky S.E., Burlakova L.E., Olenin S.N. Past, current, and future of the central European corridor for aquatic invasions in Belarus // Biol. Invasions. 2008. 10. P. 215-232

- [37] Leppakoski E., Olenin S., Gollasch S. The Baltic Sea – a field laboratory for invasion biology // In: Invasive Aquatic Species of Europe. Distribution, Impacts and Management. Eds. Leppakoski E., Gollasch S. and Olenin S. Dordrecht, Boston, London Kluwer Academic Publishers, 2002. 253-259.
- [38] Mastitsky S.E. Samoilenko V.M. The gravel snail, *Lithoglyphus naticoides* (Gastropoda: Hydrobiidae), a new Ponto-Caspian species in Lake Lukomskoe (Belarus) // Aquatic Invasions. 2006. 1, 3. P. 161-170.
- [39] Mouthon J. Life cycle and population dynamics of *Pisidium subtruncatum* Malm (Bivalvia: Sphaeriidae) in the Saône, a large lowland river, at Lyon (France): environmental influences // Archiv für Hydrobiologie. 2004. 163, 4. P. 539-554.
- [40] Mouthon J. *Lithoglyphus naticoides* (Pfeiffer) (Gastropoda: Prosobranchia): distribution in France, population dynamics and life cycle in the Saône river at Lyon (France) // International J. of Limnology. 2007. 43, 1. P. 53-59.
- [41] Nehring S. Biological invasions into German waters: an evaluation of the importance of different human-mediated vectors for nonindigenous macrozoobenthos species // In: Invasive Aquatic Species of Europe. Distribution, Impacts and Management. Eds. Leppakoski E., Gollasch S. and Olenin S. Dordrecht, Boston, London Kluwer Academic Publishers, 2002. P. 373-383.
- [42] Olenin S., Daunys D. Invaders in suspension-feeder systems: variations along the regional environmental gradient and similarities between large basins // In: The Comparative Roles of Suspension-Feeders in Ecosystems. Eds. Dame, R., Olenin, S. 2004. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands. P. 238-256.
- [43] Orav-Kotta H., Kotta J., Herkul K. Distribution and effects of the key invasive species in the northern Baltic Sea (Электронный документ) // Estonian Marine Institute, University of Tartu, 2008. 26 p.
- [44] Paunovic M.M., Jakovcev-Todorovic D.G., Simic V.M., Stojanovic B.D., Cakic P.D. Macroinvertebrates along the Serbian section of the Danube River (stream km 1429–925) // Biologia, Section Zoology. 2007. 62, 2. P. 214-221.
- [45] Pliuraite V., Kesminas V. Species composition of macroinvertebrates in Mediumsized Lithuanian rivers // Acta Zoologica Lituanica. 2004. 14, 3. P. 10-25.
- [46] Russev B.K. Influence of some ecological factors on changes of the standing crop of zoobenthos of the Danube in the Bulgarian stretch // In: Productivity Problems of Freshwater Warzawa Krakow 1972. Proceedings of the IBP-UNESCO Symposium (Электронный документ). Bulgarian Academy of Sciences, Zoological Institute. Проверено 20.11.2008.
- [47] Sakin S.K., Yildirim M.Z. The mollusk fauna of lake Sapanca (Turkey: Marmara) and some physico-chemical parameters of their abundance // Turk. J. Zool. 2007. 31. P. 47-52.
- [48] Semenchenko V., Laenko T. First record of the invasive North American gastropod *Ferrissia ragilis* (Tryon, 1863) from the Pripyat River Basin, Belarus // Aquatic Invasions. 2008. 3, 1. P. 80-82.
- [49] Tittizer T., Schull F., Banning M., Haybach A., Schleuter M. Aquatische Neozoen im Makrozoobenthos der Binnenwasserstraßen Deutschlands // Lauterbornia. 2000. 39. P. 1-72.
- [50] Van der Verde G., Nagelkerken I., Rajagopal S., De Vatte B. Invasions by alien species in inland freshwater bodies in Western Europe: the Rhine delta // Invasive Aquatic Species of Europe. Distribution, Impacts and Management. Eds. Leppakoski E., Gollasch S. and Olenin S. Dordrecht, Boston, London Kluwer Academic Publishers, 2002. P. 360-372.

- [51] Wegl R. Index für Limnosaprobitat // J. Wasser und Abwasser. 1983. 26. S. 1-175.
- [52] Yakovlev V.A., Yakovleva A.V. Benthic invaders and their role in communities of the Kuibyshev and Nizhnekamsk reservoirs // Alien species in Holarctic. Book of Abstracts, Second International Symposium. Eds. Dgebuadze Yu.Yu., Slynko Yu.V. Rybinsk-Borok: IBIW RAS. 2005. P. 39-40.
- [53] Zajac K. Threatened molluscs of Poland // Tentacle. 2005. 13. P. 13-15.

LITHOGLYPHUS NATICOIDES (GASTROPODA: HYDROBIIDAE) IN THE UPPER PART OF THE KUYBYSHEV WATER RESERVOIR

© 2009 Yakovlev V.A., Akhmetzyanova N.Sh., Yakovleva A.V.

Kazan State University, Kremlevskaya str., 18, 420008, Kazan, Russia, d.bugensis@mail.ru

Abstract

Mollusc snail *Lithoglyphus naticoides* has become one of mass benthos species, which invaded the upper part of the Kuybyshev Water Reservoir in the middle of 1990's. *L. naticoides* essentially concedes in number and, especially in biomass, only to two invasive *Dreissena* mollusk species in benthos communities of deep parts of the reservoir. *L. naticoides* inhabits almost all types of biotopes, probably, except for the deepest parts (depths > 20 m). The highest quantity and also size-weight parameters of the *L. naticoides* are characteristic for the depth up to 10 m and the substrate, presented by remains of the *Dreissena* mussels shells, and minimal – for a clay ground and depths 15 m. Based on the seasonal dynamics of number, biomass, size structure and average weight of a body, it has been revealed that *L. naticoides* has one-year life cycle, and the main part of a new generation appears probably in July.

Key words: gastropod *Lithoglyphus naticoides*, Kuybyshev Water Reservoir, distribution, size-weight parameters.