На правах рукописи

ЛАЗУТКИНА
Екатерина Александровна

ПРЕСНОВОДНЫЕ ГРЕБНЕЖАБЕРНЫЕ МОЛЛЮСКИ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ (GASTROPODA, PECTINIBRANCHIA)

03.00.08. – зоология

Автореферат
на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность работы. Пресноводные моллюски подкласса Pectinibranchia являются важным и довольно многочисленным компонентом бентоса в водоемах Западной Сибири. Моллюски этого подкласса участвуют в процессах самоочищения водоемов; связанные трофическими отношениями с другими гидробионтами, принимают участие в трансформации энергии в пресноводных экосистемах. Отдельные виды, реагируя на колебания кислородного режима и изменения сапробности воды, могут быть биоиндикаторами.

Участие пресноводных Pectinibranchia в качестве промежуточных хозяев в жизненных циклах трематод, паразитирующих не только у хозяйственно ценных животных, но и у человека, обуславливает их важное прикладное значение. В частности, моллюски семейства Bithyniidae участвуют в передаче и распространении клонорхоза – эндемичного заболевания на Дальнем Востоке, вызываемого *Clonorchis sinensis* (Cobbold, 1872), и описторхоза, вызываемого двуустками кошачьей (*Opisthorchis felineus* Rivolta, 1884) и виверровой (*O. viverrini* Poirier, 1886) и распространенного в Юго-Западной Азии, некоторых странах Восточной Европы, а также на территории Обь-Иртышского бассейна (Посохов, 1969; Соусь, Малышев, 1976; Chitramvong, 1992; Худолей, 1999). Кроме того, гребнежаберные моллюски семейств Bithyniidae Gray, 1857, Valvatidae Gray, 1840 и Viviparidae Gray, 1847 имеют существенное хозяйственное значение, являясь пищевым объектом многих ценных промысловых рыб: осетра, чира, сига, хариуса, муксуна (Гундризер, 1981; Долгин, 2001) и водоплавающих птиц (Дубовик, 1969). Моллюски, в том числе и подкласса Pectinibranchia, являются важной группой руководящих ископаемых в палеонтологии и стратиграфии.

Изучение видового состава пресноводных Pectinibranchia в водоемах Западной Сибири и составление фаунистических списков было начато в первой половине XIX-го века. За почти 200-летнюю историю исследованиями

были охвачены практически все основные регионы Западной Сибири. Вторая половина XX-го века ознаменовалась серьезными изменениями систематики пресноводных брюхоногих моллюсков, затронувшими и гребнежаберных (Pectinibranchia). В связи с выделением большего числа видов, изменением критериев диагностики, возникла необходимость проведения следующего этапа исследований на качественно ином уровне, предполагающем, помимо установления видового состава семейств, изучение закономерностей географического распространения отдельных видов, особенностей экологии и их роли в водных экосистемах.

Цель и задачи исследования. Основной целью работы является изучение фауны пресноводных гребнежаберных моллюсков подкласса Pectinibranchia Западной Сибири, для чего были поставлены следующие задачи:

– установить видовой состав пресноводных гребнежаберных моллюсков, обитающих в Западной Сибири;

– для уточнения видовой диагностики изучить строение копулятивного аппарата отдельных видов моллюсков семейства Bithyniidae и исследовать морфологические особенности кладок яиц отдельных видов моллюсков семейств Bithyniidae и Valvatidae;

– дать зоогеографическую характеристику западносибирских пресноводных Pectinibranchia, выявить закономерности их размещения по территории Западной Сибири, изучить историю и пути формирования фауны Pectinibranchia Западной Сибири.

Научная новизна. Впервые проведено целостное исследование фауны пресноводных Pectinibranchia Западной Сибири; исследованиями охвачены моллюски, обитающие в водоемах, расположенных от Субарктики до Центрального Казахстана. В результате исследований установлено, что пресноводные Pectinibranchia водоемов Западной Сибири принадлежат 2 отрядам (Rissoiformes Slavoshevskaya, 1983 и Viviparifomes Sitnikova et Starobogatov,

1982), 3 семействам (Bithyniidae, Valvatidae, Viviparidae) и представлены 34 рецентными видами.

Впервые для Западной Сибири указан 1 род (*Paraelona* Beriozkina et Starobogatov in Anistratenko et Stadnichenko, 1995) и 5 видов [*Bithynia curta* (Garnier in Picard, 1840), *B. decipiens* (Millet, 1843), *Opisthorchophorus baudonianus* (Gassiez, 1869), *Paraelona socialis* (Westerlund, 1886), *P. milachevitchi* Beriozkina et Starobogatov in Anistratenko et Stadnichenko, 1995] моллюсков семейства Bithyniidae, а также 6 видов [*Valvata (Microcincinna) andreana* (Menzel, 1904), *V. (M.) geyeri* (Menzel, 1904), *Cincinna (Cincinna) obtusa* (Studer, 1789), *C. (C.) lillieborgi* (Westerlund, 1897), *C. (C.) skorikovi* (Lindholm, 1912), *C. (Atropidina) discors* (Westerlund, 1886)] моллюсков семейства Valvatidae. По нашим сборам описан новый для науки вид *Opisthorchophorus abakumovae* Andreeva et Starobogatov, 2001.

Впервые описаны анатомические различия копулятивных аппаратов трех видов моллюсков семейства Bithyniidae (*Bithynia tentaculata*, *B. curta*, *Opisthorchophorus baudonianus*). Получены сведения о родовых и видовых морфологических отличиях кладок яиц отдельных видов моллюсков семейства Bithyniidae (*Bithynia tentaculata*, *B. curta*, *Opisthorchophorus baudonianus*).

Впервые проведен детальный зоогеографический анализ фауны Pectinibranchia Западной Сибири, представленной 7 зоогеографическими группировками. Выявлены конкретные фауны Pectinibranchia и обнаружены различия в них; установлено, что фауны сформированы за счет значительного числа европейских вселенцев и некоторой доли видов сибирского происхождения.

Впервые собраны воедино сведения по распространению и экологии Pectinibranchia Западной Сибири и проведена ревизия Bithyniidae этого региона.

Теоретическое и практическое значение работы. Полученные данные следует учитывать при проведении гидробиологических и рыбохозяйственных, паразитологических и санитарно-гигиенических исследований, а

также при паразитологических и малакологических исследованиях по установлению первого промежуточного хозяина *Opisthorchis felineus*. Результаты работы могут быть использованы для решения конкретных таксономических задач, выяснения морфобиологической специфики таксонов и в сравнительной и функциональной морфологии, а также при решении вопросов происхождения и формирования фаун. Полученные данные могут применяться при анализе ареалов фаунистических комплексов, служить основой для решения ряда теоретических вопросов, в частности, для палеогеографических реконструкций и в стратиграфии.

Апробация работы. Материалы и основные результаты работы были представлены на Всероссийской конференции “Современные проблемы гидробиологии Сибири” (г. Томск, 2001 г.); I Межрегиональной конференции паразитологов, посвященной памяти профессора А.А. Мозгового (г. Новосибирск, 2002 г.); конференции молодых ученых “Проблемы глобальной и региональной экологии” (г. Екатеринбург, 2003 г.); II Международной конференции “Разнообразие беспозвоночных животных на севере” (г. Сыктывкар, 2003 г.).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 6 работ, 3 статьи находятся в печати.

Структура диссертации. Диссертация изложена на 211 страницах машинописного текста, включая 8 таблиц, 38 рисунков и 24 приложения. В приложения вынесены таблицы со стандартными промерами раковин и основными морфометрическими индексами. Список литературы включает 305 источников, из них 238 – на русском и 68 – на иностранных языках.

Благодарности. Автор выражает глубокую признательность академику РАЕН, д.б.н., проф. Я.И. Старобогатову (ЗИН РАН), чьи консультации способствовали выполнению работы на всем ее протяжении, Л.Л. Ярохнович, к.б.н. П.В. Кияшко (ЗИН РАН), Н.Г. Ерохину и М.Е. Гребенникову (ИЭРиЖ УрО РАН), предоставившим возможность и создавшим все условия для рабо-

ты с музейными коллекциями. Автор признателен д.б.н. В.Н. Долгину (ТГПУ) за предоставленные сборы моллюсков, а также А.В. Каримову (ОмГПУ) за помощь в сборах моллюсков и поддержку при написании работы.

Глава 1. ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЙ И ИСТОРИЯ ВОДОЕМОВ В КАЙНОЗОЕ

Приведена краткая физико-географическая характеристика района исследований и история водоемов в кайнозое.

Формирование современного орографического облика Западной Сибири началось в эпоху Альпийского горообразования, когда территория Урало-Монгольского геосинклинального пояса испытывала платформенный этап развития (Синицын, 1962; Парфенова, 1999). Палеогидросеть начала закладываться во второй половине олигоцена после регрессии Чеганского моря (Богачев, 1961; Лавров, 1988; Архипов, Волкова, 1994). С олигоценовым периодом связано происхождение озер юга Западной Сибири, в отличие от более молодых озер Арктики и Субарктики, возникновение большей части которых было вызвано гляциальными событиями плейстоцена (Лавров, 1988).

В голоцене происходит деградация озерных бассейнов и отмечается широкое распространение болот на большей части Западной Сибири (Нейштадт, 1971; Генералов, 1986).

Глава 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом для настоящей работы послужили собственные сборы моллюсков, выполненные в 1998–2003 гг. на территории Среднего Прииртышья, а также коллекции моллюсков, хранящиеся в фондах научных учреждений или полученные от коллег. Были просмотрены коллекции Зоологического института РАН (г. Санкт-Петербург, сборы Б.Г. Иоганзена, А.Л. Чекановского, В.А. Линдгольма, А.Ф. Миддендорффа, Н.А. Варпаховского), Зоологического музея Института экологии растений и животных УрО РАН (г. Екатеринбург, сборы А.Л. Дулькина, И.М. Хохуткина, Л.Н. Степанова, П.А. Ко-

синцева, Н.Г. Ерохина, М.Е. Гребенникова), НИИ биологии и биофизики при Томском государственном университете (г. Томск, сборы М.П. Мирошниченко, Е.А. Новикова, В.Н. Долгина, Н.А. Залозного), Института систематики и экологии животных СО РАН (г. Новосибирск, сборы Е.А. Сербиной). Помимо этого, были изучены сборы Н.И. и С.И. Андреевых из бассейна Средней Оби и Северного Казахстана (1973–1993 гг.), переданные в Музей водных моллюсков Сибири при Омском государственном педагогическом университете, В.Н. Долгина из водоемов бассейна Нижней Оби (1970-1972 гг.), Д.А. Размашкина из водоемов юга Тюменской области (1976–1977 гг.), а также сборы моллюсков М.В. Винарского и А.В. Каримова (1997–2003) из водоемов Среднего Приртышья, Северного и Центрального Казахстана (рис. 1).

Сборы Pectinibranchia проводились большей частью целенаправленно, а также в процессе гидробиологической съемки водоемов. Пустые раковины моллюсков выбирались из береговых наносов, живых моллюсков собирали на мелководье с водной растительности руками, на больших глубинах и со дна водоемов при помощи гидробиологического сачка, дночерпателя Петерсена либо драги с последующим отмывом грунта и выборкой моллюсков. После выборки живые моллюски фиксировались 70% спиртом.

Для видовой диагностики использовались несколько методов комплексного таксономического анализа (Круглов и др., 2000): конхологический с применением компараторного метода Я.И. Старобогатова (Логвиненко, Старобогатов, 1971; Старобогатов, Толстикова, 1986 и др.), а также анатомический метод и метод морфологии синкапсул.

Видовые определения производились по определителям моллюсков и отдельным работам (Старобогатов, Стрелецкая, 1967; Старобогатов, 1977; Старобогатов, Затравкин, 1985; Анистратенко, Стадниченко, 1994; Sitnikova, 1994; Beriozkina et. al., 1995; Прозорова, Старобогатов, 1998; Анистратенко, 1998а, 2000; Анистратенко, Анистратенко, 2001). Проведено сравнение раковин моллюсков из наших сборов с типовыми сериями, хранящимися в

ЗИН РАН. Определения были подтверждены академиком РАЕН, д.б.н., проф. Я.И. Старобогатовым. Всего было определено 13987 моллюсков, из них 8607 – Bithyniidae, 4927 – Valvatidae и 453 – Viviparidae.

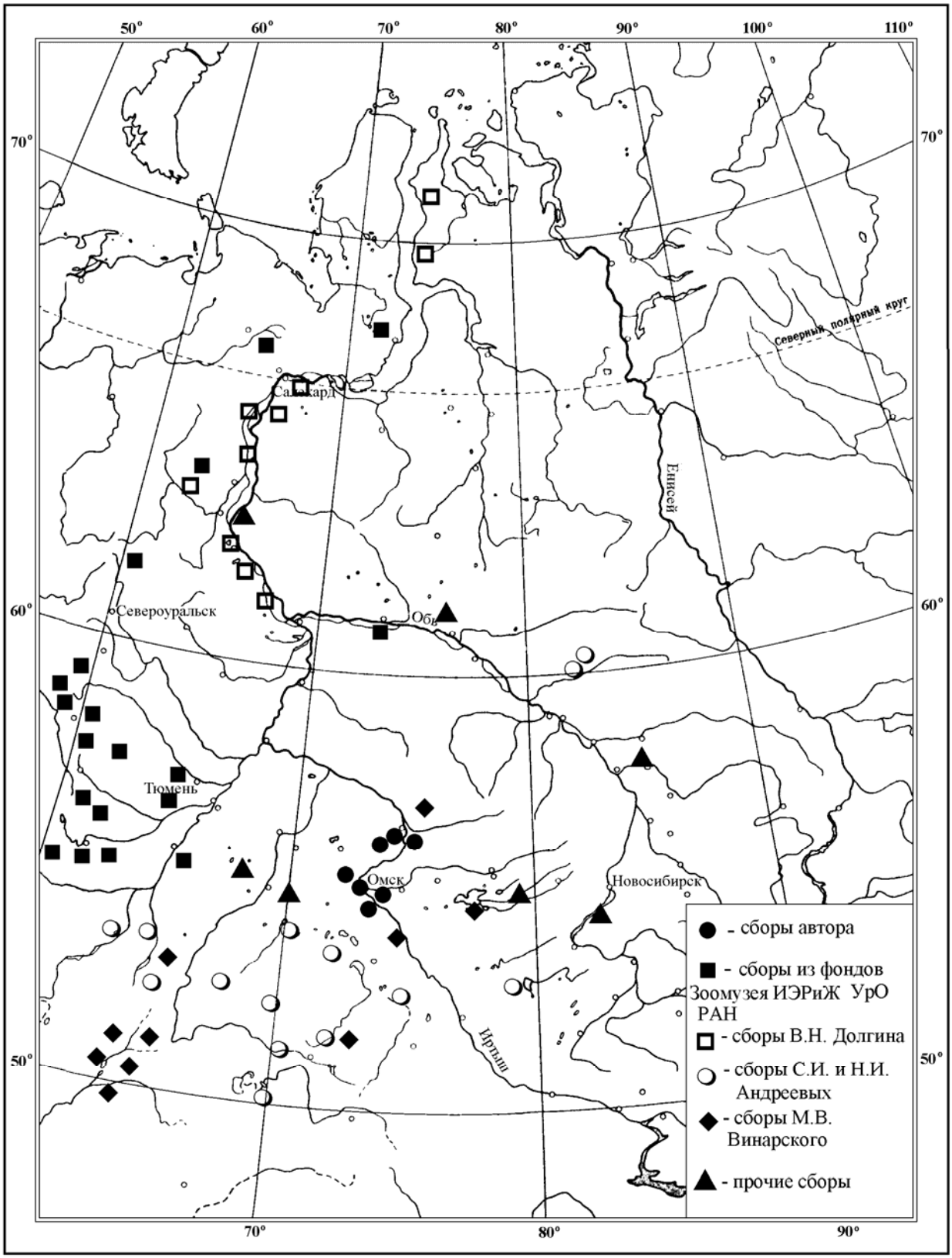

Рис. 1. Районы сборов моллюсков семейств Bithyniidae, Valvatidae, Viviparidae.

Стандартные промеры раковин проведены при помощи окуляр-микрометра МБС–10 по общепринятым методикам (Старобогатов, 1977). Всего было промерено 1470 раковин 32 видов семейств Bithyniidae, Valvatidae и Viviparidae. Полученные результаты обрабатывались по стандартным алгоритмам вариационной статистики (Плохинский, 1980; Зайцев, 1991) с применением пакета программ Microsoft Excel for Windows. Все рисунки в работе выполнены автором с помощью модернизированного рисовального аппарата.

Изучение видоспецифических особенностей строения копулятивных аппаратов моллюсков проводилось на фиксированном 70%-ым этиловым спиртом материале. Вскрыто 60 экземпляров Bithyniidae, из них *Bithynia tentaculata* – 21 экз., *B. curta* – 27 экз. и *Opisthorchophorus baudonianus* – 22 экз.

Для установления видоспецифичности яйцевых кладок моллюски содержались в лабораторных условиях по 1–2 экз. в пластиковых стаканчиках с небольшим количеством воды в течение 36 (сем. Valvatidae) и 43 (сем. Bithyniidae) дней. Изучение и измерение синкапсул и яйцевых капсул проводились на живом материале с использованием микроскопа МБС–9. Для каждой синкапсулы измерялась ее длина, ширина и высота, подсчитывалось число рядов и яйцевых капсул, измерялась длина и ширина каждой яйцевой капсулы и отмечалась регулярность или нерегулярность рядов.

Для установления степени общности изучаемых фаун Pectinibranchia был использован коэффициент сходства Чекановского (Песенко, 1982), для изучения видового разнообразия в локальных фаунах – метод конкретных, или элементарных, биот (Толмачев, 1974; Кафанов, Кудрешов, 2000).

Глава 3. ИСТОРИЯ ИССЛЕДОВАНИЯ ФАУНЫ ПРЕСНОВОДНЫХ PECTINIBRANCHIA ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

Первые работы по фауне семейства Bithyniidae датированы XIX в. (Gebler, 1829; Middendorff, 1851; Gerstfeldt, 1859; Martens, 1867 и др.). Сле-

дующий этап изучения битиниид, итоги которого были подведены определителями В.И. Жадина (1933; 1952), приходится на первую половину XX в. (Внуковский, 1929; Линдгольм, 1932а, б; Johansen, 1934; Mozley, 1936; Иоганзен, 1936, 1951). В водоемах Западной Сибири было установлено обитание двух видов семейства *Bithynia tentaculata* и *B. leachi* Sheppard, 1823, которые неоднократно упоминались в публикациях последующих исследователей (Христенко, 1953; Мирошниченко, 1954; 1956; Дроздов 1963а-в, 1964а, б, и др.).

Со второй половины 1960-х годов количество работ, посвященных фауне Bithyniidae отдельных регионов Западной Сибири, значительно возросло. Малакофауна бассейна Оби была изучена томскими малакологами под руководством Б.Г. Иоганзена (Иоганзен, Новиков, 1968, 1971а, б, 1973; Долгин, Иоганзен, 1973; Долгин, 1974; Новиков, 1971, 1981, 1983). Е.С. Фролова (1969а-в, 1973, 1983, 1984) исследовала малакофауну водоемов Северного Казахстана. Познанию фауны битиниид способствовали паразитологи, занимавшихся проблемой нозоареала описторхоза (Скворцов, Плотников, 1944; Горячев, 1952; Брускин, 1956; Сидоров, 1975; Белякова, 1975; Клебановский и др., 1981; Федоров, 1981; Беэр и др., 1987, 1990; Федоров, 1994; Фаттахов, 1996, 1999 и др.).

К началу наших исследований из водоемов Западной Сибири указывались 6 видов Bithyniidae, принадлежащих к трем родам: *Bithynia tentaculata*, *B. producta* (Moquin-Tandon, 1855), *Opisthorchophorus troscheli* (Paasch, 1842), *O. hispanicus* (Servain, 1880), *O. valvatoides* Beriozkina et Starobogatov in Anistratenko et Stadnichenko, 1994 и *Boreoelona contortrix* (Lindholm, 1909).

Первое упоминание о вальватах (затворках) Западной Сибири принадлежит А. Миддендорфу (Middendorff, 1851), описавшему вид *Valvata sibirica*. В дальнейшем малакофауну региона изучали В.А. Линдгольм (Lindholm, 1919), В.В. Внуковский (1929), Б.Г. Иоганзен (Johansen, 1934), А. Мозли (Mozley, 1934, 1936, 1937). После работы Я.И. Старобогатова и Э.А. Стрелец-

кой (1967), изменившей систематическое положение многих групп моллюсков, изучение моллюсков семейства Valvatidae в Западной Сибири велось только в отдельных регионах (Хохуткин, 1969б; Новиков, 1969, 1971, 1981; Долгин, 1974, 2001; Файзова, 1981; Фролова, 1983, 1984).

За весь период исследований из водоемов Западной Сибири были указаны 22 вида семейства, принадлежащие двум родам: *Valvata* Müller, 1774 и *Cincinna* Hübner, 1810.

Из водоемов Западной Сибири известен один вид семейства Viviparidae – *Contectiana listeri* (Внуковский, 1929; Johansen, 1934; Mozley, 1936, 1937; Дроздов, 1963б, в; Новиков, 1969, 1971; Хохуткин, 1969а, 1971; Иоганзен, Новиков, 1971; Федоров, 1994; Хохуткин и др., 2000, 2003).

Глава 4. ВИДОВОЙ СОСТАВ ПРЕСНОВОДНЫХ PECTINIBRANCHIA ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

Обозначены ареалы семейств, кратко описаны внешнее и внутреннее строение моллюсков семейств.

Приведены общий список видов и их описание. В описание включено латинское название, ссылка на первоописание, синонимия, использованный материал, описание раковины, данные об ареале вида и его распространении в Западной Сибири, сведения об экологии и практическом значении вида. Иллюстративный материал включает изображения раковин и карты распространения видов.

Фауна семейства Bithyniidae Западной Сибири включает 8 видов, принадлежащих трем родам – *Bithynia* Leach in Abel, 1818, *Opisthorchophorus* Beriozkina et Starobogatov in Anistratenko et Stadnichenko, 1995 и *Paraelona* Beriozkina et Starobogatov in Anistratenko et Stadnichenko, 1995 (табл. 1). Один род (*Paraelona*) и 5 видов (*Bithynia curta*, *B. decipiens*, *Opisthorchophorus baudonianus*, *Paraelona socialis*, *P. milachevitchi*) впервые указываются для

Западной Сибири. *Bithynia producta*, *Opisthorchophorus hispanicus* и *O. valvatoides* в сборах на встречены.

Таблица 1.

Видовой состав пресноводных Pectinibranchia Западной Сибири

Вид	Иртышская провинция	Среднеобская провинция	Нижнеобская провинция
Семейство Viviparidae			
1. *Contectiana listeri* (Forb. et Hanl., 1853)	+	+	–
Семейство Bithyniidae			
2. *Bithynia tentaculata* (L., 1758)	+	+	+
3. *B. curta* (Garn. in Pic., 1840)	+*	–	–
4. *B. decipiens* (Millet, 1843)	+*	–	–
5. *Opisthorchophorus troscheli* (Paasch, 1842)	+	+	+
6. *O. baudonianus* (Gassiez, 1869)	+*	+*	+*
7. *O. abakumovae* (Andr. et Star., 2001)	+	–	+*
8. *Paraelona socialis* (West., 1886)	+*	–	+*
9. *P. milachevitchi* (Ber. et Star. in Anistr. et Stadn., 1994)	–	–	+*
Семейство Valvatidae			
10. *Valvata (Valvata) cristata* (Müller, 1774)	+	+	–
11. *V. (Microcinccina) geyeri* (Menzel, 1904)	+*	–	–
12. *V. (M.) andreana* (Menzel, 1904)	+*	–	–
13. *V. (M.) trochoidea* (Menke, 1846)	+	–	–
14. *Cincinna (Cincinna) obtusa* (Studer, 1789)	+*	–	–
15. *C. (C.) piscinalis* (Müller, 1774)	+	+	+
16. *C. (C.) lillieborgi* (West., 1897)	+*	–	–
17. *C. (C.) ambigua* (West., 1873)	+	–	–
18. *C. (C.) antiqua* (Sowerby, 1838)	+	–	–
19. *C. (C.) falsifluviatilis* (Star. in Anistr., Anistr., 1998)	+	+	–
20. *C. (C.) dilatata* (Eichwald, 1830)	+	+*	–
21. *C. (C.) antiquilina* (Mozley, 1936)	+	+	–
22. *C. (C.) skorikovi* (Lindh., 1912)	+*	+*	–
23. *C. (C.) chersonica* (Chern. et Star., 1987)	+	–	–
24. *C. (Atropidina) klinensis* (Millet, 1881)	+	+	–
25. *C. (A.) depressa* (Pfeiffer, 1821)	+	+	–
26. *C. (A.) discors* (West., 1886)	+*	–	–
27. *C. (A.) pulchella* (Studer, 1820)	+	+	–
28. *C. (Sibirovalvata) aliena* (West., 1877)	–	+	+
29. *C. (S.) ssorensis* (Dyb., 1886)	+*	+	+
30. *C. (S.) confusa* (West., 1897)	+*	+	+
31. *C. (S.) helicoidea* (Dall, 1905)	–	–	+
32. *C. (S.) brevicula* (Kozhov, 1936)	–	–	+

33. *C. (S.) sibirica* (Mid., 1851)	+	+	+
34. *C. (S.) frigida* (West., 1885)	+*	+	+
Всего	30	18	14

[1] Звездочками отмечены виды, впервые указываемые для данной провинции; + – присутствие вида на данной территории; – – отсутствие вида на данной территории.

Для трех видов Bithyniidae приводится описание и рисунок копулятивного аппарата. У самцов рода *Bithynia* (*B. tentaculata*, *B. curta*) пенис широкий и массивный, не изгибающийся в верхней части, фиксаторный вырост располагается в верхней половине пениса либо посередине (рис. 2). Для самцов рода *Opisthorchophorus* (*O. baudonianus*) характерен узкий, довольно вытянутый пенис, в верхней части заостренный и изогнутый, фиксаторный вырост располагается в нижней половине пениса. Внутри рода *Bithynia* самцы различаются положением фиксаторного выроста пениса. У *B. tentaculata* фиксаторный вырост пениса с протоком дополнительной железы находится примерно посередине пениса, у *B. curta* – в верхней половине.

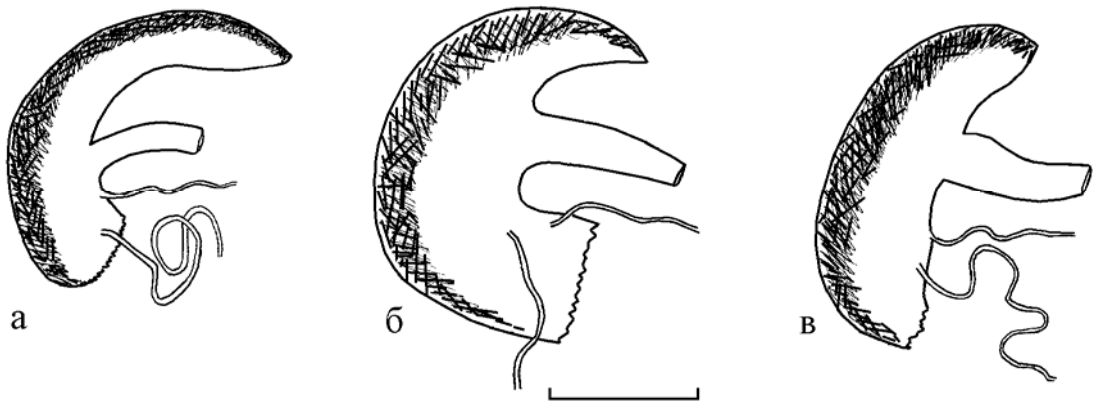

Рис. 2. Фрагмент мужской половой системы моллюсков семейства Bithyniidae: а – *Opisthorchophorus baudonianus* (пойменный водоем у автовокзала г. Омска, 29.05.2003), б – *Bithynia tentaculata* (водоток у с. Гауфхутор, Омская обл., 28.05.2003), в – *B. curta* (водоток у с. Гауфхутор, Омская обл., 28.05.2003). Масштаб 1 мм.

Фауна моллюсков семейства Valvatidae Западной Сибири включает 25 видов, принадлежащих к 2 родам – *Valvata* и *Cincinna* (см. табл. 1). Впервые для Западной Сибири указываются 6 видов: *Valvata (Microcincinna) andreana*, *V. (M.) geyeri*, *Cincinna (Cincinna) obtusa*, *C. (C.) lillieborgi*, *C. (C) skorikovi*, *C.*

(Atropidina) discors. Указываемые для региона *C. (A.) macrostoma* Steenbuch, 1847, *C. (Sibirovalvata) korotnevi* Lindholm, 1909 и *Valvata (Valvata) spirorbis* Draparnaud, 1805 в сборах не встречены.

Семейство Viviparidae в Западной Сибири представлено одним видом *Contectiana listeri* (Forbes et Hanley, 1853), отмеченным в водоемах бассейна Нижнего Иртыша (см. табл. 1).

Глава 5. МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ КЛАДОК ЯИЦ МОЛЛЮСКОВ СЕМЕЙСТВ BITHYNIIDAE И VALVATIDAE

За время содержания моллюсков семейства Bithyniidae в лабораторных условиях было получено 118 кладок, из них: 43 кладки *Bithynia tentaculata*, 19 кладок *B. curta* и 56 кладок *Opisthorchophorus baudonianus*. Овипозиция осуществлялась в несколько приемов; наибольшее число кладок, отложенных одним моллюском, с учетом одиночных яйцевых капсул, достигало 7 (*O. baudonianus*); количество яйцевых капсул в синкапсулах колебалось от 1 до 93. Кладки яиц имели вид двух-четырехрядных, регулярных и нерегулярных тяжей с разным числом яйцевых капсул в них (рис. 3).

Для *B. tentaculata* характерны трехрядные кладки (72,1%). Двухрядная кладка откладывается в том случае, если в ней содержится до 12 яйцевых капсул. Всего было отложено 79,1% правильных (регулярных) и 16,3% неправильных (нерегулярных) кладок, которые формируются за счет коротких правильных вставок дополнительного третьего ряда либо вследствие недостатка нескольких яйцевых капсул на одном из концов кладки. Одиночных яйцевых кладок с числом яиц от 2 до 5 было 4,6%. Максимальное число яйцевых капсул в синкапсуле *B. tentaculata* составило 93, преобладающее число яиц в кладке от 20 до 40.

Для *B. curta* характерны трех- и четырехрядные кладки (89,5%). Доля неправильных кладок, возникающих в результате хаотичного расположения яйцевых капсул в кладке, составила 84,2%, одиночных (4–5 яйцевых кап-

сул) было две, правильная кладка была одна. Максимальное число яйцевых капсул в кладках *B. curta* достигало 47, при преобладании от 21–30 яиц.

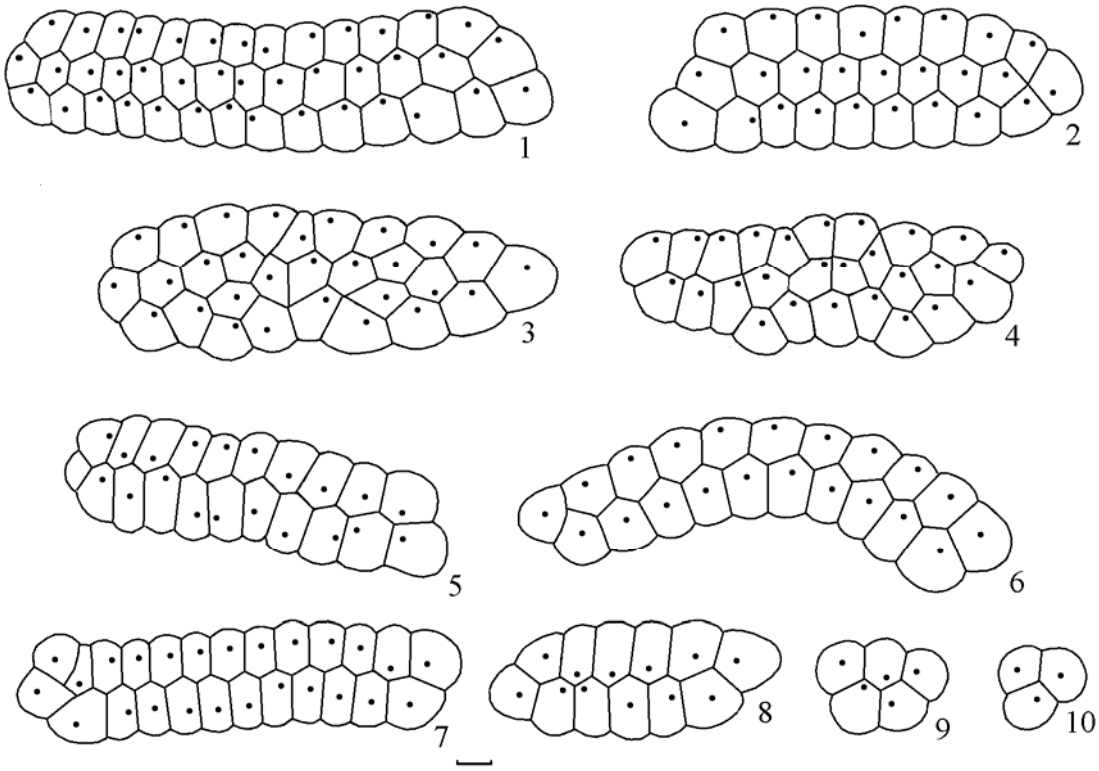

Рис. 3. Типичные кладки яиц Bithyniidae: 1-2 – *B. tentaculata* (водоток у с. Гауфхутор, Омская обл., 28.05.2003), 3-4 – *B. curta* (водоток у с. Гауфхутор, Омская обл., 28.05.2003), 5-10 – *O. baudonianus* (пойменный водоем у автовокзала г. Омска). Масштаб 1 мм.

Для *O. baudonianus* характерны правильные двухрядные кладки (39,3%) либо одиночные (1–5 яйцевых капсул) – 58,9%. Максимальное число яйцевых капсул в кладках этого вида составило 37, при преобладании от 1 до 10 яиц.

При числе яиц больше 15 в синкапсулах битиниид в лабораторных условиях прослеживаются межродовые морфологические отличия. Для видов рода *Bithynia* характерны трехрядные и четырехрядные кладки яиц, тогда как для моллюсков рода *Opisthorchophorus* – двухрядные. Обнаружены различия по абсолютным размерам синкапсул, по морфометрическим индексам и количеству яйцевых капсул в них. У моллюсков рода *Opisthorchophorus* длина и ширина синкапсулы, как и число яиц в ней, в среднем меньше, чем у мол-

люсков рода *Bithynia*. Отношение ширины синкапсулы к ее длине у *O. baudonianus* составило 0,45, у *B. tentaculata* и *B. curta* – 0,33 (табл. 2).

Таблица 2.

Размеры и морфометрические индексы синкапсул и яйцевых капсул моллюсков сем. Bithyniidae и Valvatidae из водоемов Омской области, 2003 г. (в числителе – минимальное и максимальное значение признака, в знаменателе – среднее значение)

Вид	n*	Длина синкапсулы	Ширина синкапсулы	Высота син капсулы	Количество яйцевых капсул	Длина йцевой кап сулы	Ширин яйцево капсул
Bithynia tentaculata	43	4,5–32,0 14,5±2,36**	2,7–4,6 3,7±0,16	0,5–2,0 1,3±0,13	2,0–93,0 31,6±6,67	1,4–1,7 1,6±0,03	1,0–1, 1,2±0,0
Bithynia curta	19	5,0–28,0 13,1±2,81	3,1–4,5 3,7±0,23	1,0–1,6 1,3±0,12	2,0–47,0 27,0±5,60	1,4–1,6 1,5±0,04	1,1–1, 1,2±0,0
Opisthorchophorus baudonianus	56	3,4–17,1 8,2±1,80	2,1–3,6 2,9±0,14	0,5–1,5 1,1±0,13	1,0–37,0 12,5±3,61	1,3–1,8 1,6±0,05	1,0–1, 1,3±0,0
Cincinna (Cincinna) lillieborgi	9	1,33–1,95 1,46±0,14	1,30–1,75 1,41±0,11	–	21,0–35,0 28,1±3,95	0,28–0,40 0,32±0,03	0,18–0, 0,23±0,
Cincinna (Cincinna) dilatata	14	0,93–1,88 1,30±0,14	0,85–0,58 1,14±0,11	–	8,0–32,0 19,1±3,34	0,25–0,35 0,30±0,02	0,20–0, 0,23±0,
Cincinna (Cincinna) falsifluviatilis	67	1,03–1,75 1,25±0,03	0,95–1,55 1,17±0,03	–	11,0–32,0 19,8±1,10	0,28–0,45 0,32±0,01	0,18–0, 0,23±0,
Cincinna (Sibirovalvata) confusa	9	1,05–1,88 1,45±0,19	1,00–1,70 1,34±0,15	–	12,0–48,0 33,7±9,60	0,25–0,33 0,28±0,02	0,20–0, 0,22±0,
Cincinna (Sibirovalvata) ssorensis	57	0,85–1,73 1,35±0,05	0,78–1,68 1,28±0,04	–	11,0–48,0 27,9±2,10	0,25–0,35 0,29±0,01	0,18–0, 0,22±0,

* – число промеренных моллюсков, ** – приведены 95-процентные доверительные интервалы.

Обнаружены межвидовые различия в кладках *B. tentaculata* и *B. curta* по числу и регулярности рядов в них: у *B. tentaculata* кладки правильные, в большинстве трехрядные, а у *B. curta* неправильные, трех- и четырехрядные.

Сумма температур, необходимых для развития *B. tentaculata*, составила 381 °С, *Opisthorchophorus baudonianus* – 354 °С.

За время содержания в лабораторных условиях моллюсками семейства Valvatidae было отложено 157 синкапсул. Количество яйцевых капсул в синкапсулах колебалось от 8 до 48, максимальное число кладок, отложенных одним моллюском, достигало 9. Всего было получено 9 синкапсул *Cincinna (Cincinna) lillieborgi* (Westerlund, 1897), 14 синкапсул – *C. (C.) dilatata* (Eichwald, 1830), 68 синкапсул – *C. (C.) falsifluviatilis* (Starobogatov in Anistratenko, Anistratenko, 2001) 9 синкапсул – *C. (Sibirovalvata) confusa* (Westerlund, 1897) и 57 синкапсул – *C. (S.) ssorensis* (W. Dybowski, 1886).

Форма синкапсул *C. (C.) lillieborgi*, *C. (C.) dilatata* и *C. (C.) falsifluviatilis* варьирует от шаровидной до овальной, овально-яйцевидной и яйцевидной. Синкапсулы *C. (S.) confusa* и *C. (S.) ssorensis* чаще всего имели шаровидную и шаровидно-овальную форму. Несмотря на одинаковые размеры самок, у моллюсков подрода *Sibirovalvata* в среднем яиц в кладке (см. табл. 2) было больше (от 21 до 30), чем у моллюсков подрода *Cincinna s. str.* (от 11 до 20).

При условии работы с нефиксированными кладками *Cincinna (Cincinna) lillieborgi*, *C. (C.) dilatata C. (C.) falsifluviatilis*, *C. (Sibirovalvata) confusa* и *C. (S.) ssorensis* морфологически практически неотличимы не только внутри подрода, но даже внутри рода.

Сумма температур, необходимых для развития *Cincinna (Sibirovalvata) ssorensis*, составила 206 °С.

Глава 6. ПУТИ ФОРМИРОВАНИЯ И ЗООГЕГРАФИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ФАУНЫ ПРЕСНОВОДНЫХ PECTINIBRANCHIA ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

В соответствии с зоогеографическим районированием континентальных водоемов территория Западной Сибири принадлежит трем малакогеографическим провинциям: Нижнеобской, Среднеобской и Иртышской (Старобогатов, 1970а, 1986; Kruglov, Starobogatov, 1993).

В связи с тем, что границы зоогеографических районов не везде совпадают с орографическими границами Западно-Сибирской равнины, в своей работе мы несколько расширяем понятие региона Западной Сибири. Так, мы включаем в Западную Сибирь водоемы Тургайского прогиба и Восточного макросклона Уральского хребта и Зауралья, поскольку данные регионы входят в состав Иртышской малакофаунистической провинции, и их малакофауна составляет единое целое с фауной моллюсков равнинной части Иртышского бассейна. Напротив, территория Горного Алтая, которую традиционно относят к Западной Сибири (Рихтер, 1963), нами не была охвачена, поскольку ее малакофауна имеет специфические особенности и по своему облику ближе к малакофауне Саянской горной страны и Западной Монголии (Иззатулаев, Старобогатов, 1985).

В фауне пресноводных Pectinibranchia Западной Сибири отмечены представители 7 зоогеографических группировок, самой крупной из которых является европейско-югозападносибирская, в состав которой входят 17 видов, что составляет половину от общего числа видов Pectinibranchia, встреченных в водоемах Западной Сибири. В целом, виды, обитающие как в Европе, так и в Сибири, составляют абсолютное большинство – 79,4%. Эндемиком Западной Сибири является один вид *Cincinna (Cincinna) antiquilina*.

Наиболее богато фауна пресноводных Pectinibranchia представлена в Иртышской провинции, где обитают 30 видов моллюсков: 7 видов Bithyniidae, 22 вида Valvatidae и 1 вид Viviparidae (см. табл. 1). В водоемах бассейна Средней Оби встречено 18 видов пресноводных Pectinibranchia: 3 – Bithyniidae, 14 – Valvatidae и 1 – Viviparidae. В водоемах Нижнеобской малакологической провинции обнаружено 14 видов пресноводных Pectinibranchia:

6 видов – Bithyniidae и 8 видов Valvatidae, из которых 7 видов принадлежат к эндемичному сибирскому подроду – *Sibirovalvata*.

Впервые для Иртышской провинции указаны 4 вида моллюсков семейства Bithyniidae (*Bithynia curta*, *B. decipiens*, *Opisthorchophorus baudonianus*, *Paraelona socialis*) и 9 видов моллюсков семейства Valvatidae (*Valvata (Microcincinna) andreana*, *V. (M.) geyeri*, *Cincinna (Cincinna) obtusa*, *C. (C.) lillieborgi*, *C. (C.) skorikovi*, *C. (Atropidina) discors*, *C. (Sibirovalvata) ssorensis*, *C. (S.) confusa*, *C. (S.) frigida*). Для Среднеобской провинции впервые указаны *Opisthorchophorus baudonianus* (Bithyniidae) и 2 вида моллюсков семейства Valvatidae: *Cincinna (Cincinna) skorikovi* и *C. (C.) dilatata*). Для водоемов бассейна Нижней Оби впервые указываются 4 вида моллюсков семейства Bithyniidae: *Opisthorchophorus baudonianus*, *O. abakumovae*, *Paraelona socialis*, *P. milachevitchi*.

Коэффициент общности фаун Чекановского (I_c) для Pectinibranchia Иртышской и Среднеобской провинций составляет 0,71, для Среднеобской и Нижнеобской провинций – 0,52. Наименее сходны фауны пресноводных Pectinibranchia Иртышской и Нижнеобской малакофаунистических провинций (I_c=0,42), что обусловлено высокой долей европейских вселенцев, по мнению Н.В. Толстиковой (1979) и В.Н. Долгина (2001) проникших в водоемы юга Западной Сибири через южноуральский коридор, и присутствием в водоемах Нижнеобской провинции (Субарктика и Арктика) большого числа эндемичных сибирских видов, попавших сюда из Восточной Сибири.

Общее видовое и филетическое разнообразие в конкретных фаунах Pectinibranchia в направлении с юга на север, за исключением полуострова Ямал, изменяется незначительно, а относительная доля видов сибирского происхождения постепенно увеличивается в том же направлении, достигая максимума на Ямале. Наиболее своеобразна фауна пресноводных Pectinibranchia в водоемах полуострова Ямал, где обитают только виды сибирского происхождения. Фауна Иртышской малакологической провинции

наименее своеобразна, поскольку из-за значительного числа европейских вселенцев имеет большей частью европейский облик. Доля видов сибирского происхождения в Иртышской провинции составляет 20%, в Среднеобской – 27,8% и в Нижнеобской – 57,1%.

ВЫВОДЫ

1. Фауна пресноводных Pectinibranchia Западной Сибири включает 34 вида, из которых 8 видов – моллюски семейства Bithyniidae, 25 видов – Valvatidae, 1 вид – Viviparidae. Один род (*Paraelona*), 5 видов семейства Bithyniidae (*Bithynia curta*, *B. decipiens*, *Opisthorchophorus baudonianus*, *Paraelona socialis*, *P. milachevitchi*) и 6 видов семейства Valvatidae [*Valvata (Microcincinna) andreana*, *V. (M.) geyeri*, *Cincinna (Cincinna) lillieborgi*, *C. (C.) obtusa*, *C. (C.) skorikovi*, *Cincinna (Atropidina) discors*] впервые указываются для фауны Западной Сибири.

2. В водоемах Западной Сибири наиболее широко распространенным видом сем. Bithyniidae является *Opisthorchophorus baudonianus*, на счет которого следует относить все упоминания о нахождении на этой территории *Bithynia inflata* и *B. leachi* var. *inflata*, в современной системе *O. hispanicus*. Анализ распространения видов сем. Bithyniidae, выделенных в конце XX-го века из сборного вида *Bithynia tentaculata*, показал, что *B. curta* и *B. decipiens* обитают в водоемах Европы и юга Западной Сибири, *B. producta* в обследованных водоемах Западной Сибири не найден.

3. Наиболее распространенными видами сем. Valvatidae в водоемах Западной Сибири являются 3 вида рода *Cincinna*: *C. (Cincinna) piscinalis*, *C. (C.) falsifluviatilis* и *C. (C.) dilatata*. Редко встречаются *C. (C) chersonica*, *C. (Atropidina) discors*, *Valvata (Microcincinna) andreana* и *V. (M.) geyeri*. Упоминаемые ранее из водоемов Западной Сибири *C. (A.) macrostoma*, *C. (Sibirovalvata) korotnevi* и *Valvata (Valvata) spirorbis* в обследованных водоемах не найдены.

4.Обнаружены межродовые и межвидовые различия в строении копулятивных аппаратов и кладках яиц у моллюсков семейства Bithyniidae.

5. Фауна пресноводных Pectinibranchia Западной Сибири представлена 7 зоогеографическими группировками: европейско-югозападносибирской (17 видов, 50%), европейско-западносибирской (7 видов, 20,7%), европейско-сибирской (2 вида, 5,9%), североевропейско-сибирской (1 вид, 2,9%), сибирской (5 видов, 14,7%), западносибирской (1 вид, 2,9%), сибирско-берингийской (1 вид, 2,9%). Доля видов, обитающих как в Европе, так и в Сибири, составляет 76,5% (26 видов). Доля азиатских видов в составе фауны пресноводных Pectinibranchia моллюсков составляет соответственно 23,5% (8 видов). Эндемиком Западной Сибири является 1 вид *Cincinna (Cincinna) antiquilina* (сем. Valvatidae).

6. Наиболее разнообразна фауна пресноводных Pectinibranchia водоемов Иртышской провинции – 30 видов. В водоемах Среднеобской провинции отмечено 18 видов моллюсков подкласса Pectinibranchia, в водоемах Нижнеобской провинции – 14 видов. Впервые для Иртышской провинции указываются 4 вида Bithyniidae (*Bithynia curta*, *B. decipiens*, *Opisthorchophorus baudonianus*, *Paraelona socialis*) и 9 видов Valvatidae [*Valvata (Microcincinna) andreana*, *V. (M.) geyeri*, *Cincinna (Cincinna) lillieborgi*, *C. (C.) obtusa*, *C. (C.) skorikovi*, *C. (Atropidina) discors*, *C. (Sibirovalvata) ssorensis*, *C. (S.) confusa*, *C. (S.) frigida*]; для Среднеобской провинции – 1 вид Bithyniidae (*Opisthorchophorus baudonianus*) и 2 вида Valvatidae [*Cincinna (Cincinna) dilatata*, *C. (C.) skorikovi*] и для Нижнеобской провинции – 4 вида Bithyniidae (*Opisthorchophorus baudonianus*, *O. abakumovae*, *Paraelona socialis*, *P. milachevitchi*).

7. По распределению в водоемах Западной Сибири пресноводных Pectinibranchia следует выделять две фауны моллюсков этого подкласса, одна из которых располагается в южной части Западной Сибири, а другая, отграниченная от нее Сибирскими Увалами, представлена в водоемах Нижней Оби.

8. Установлено, что на территории Западной Сибири видовое и филетическое разнообразие пресноводных Pectinibranchia в локальных фаунах в направлении с юга на север изменяется незначительно, за исключением фауны полуострова Ямал. Своеобразие в локальных фаунах увеличивается в северном направлении. Наименее своеобразна фауна пресноводных Pectinibranchia

в Иртышской провинции, что объясняется значительным числом европейских вселенцев, попавших в водоемы бассейна Иртыша через “южноуральский коридор”. Доля видов сибирского происхождения в Иртышской провинции составляет 20%, в Среднеобской – 27,8%, в Нижнеобской – 57,1%.

Список работ, опубликованных по теме диссертации

1. Андреев Н.И., Андреева С.И., Абакумова (Лазуткина) Е.А. Моллюски семейства Bithyniidae бассейна среднего течения Иртыша // Естественные науки и экология: Ежегодник ОмГПУ. – Омск: Изд-во ОмГПУ, 1999. – Вып. 4. – С. 152–161.

2. Андреева С.И., Абакумова (Лазуткина) Е.А., Долгин В.Н. Новые находки моллюсков семейства Bithyniidae из Западной Сибири // Совр. пробл. гидробиологии Сибири. – Томск: Изд-во ТГУ, 2001. – С. 14–16.

3. Абакумова (Лазуткина) Е.А. К вопросу о первом промежуточном хозяине *Opisthorchis felineus* (Rivolta, 1884) // Паразитологические исследования в Сибири и на Дальнем Востоке: Матер. I межрегиональной конф. паразитологов, посвященной памяти проф. А.А. Мозгового. – Новосибирск, 2002. – С. 3–6.

4. Андреева С.И., Абакумова (Лазуткина) Е.А. К фауне моллюсков сем. Valvatidae (Gastropoda, Pectinibranchia) Западно-Сибирской равнины // Естественные науки и экология: Ежегодник ОмГПУ. – Омск: Изд-во ОмГПУ, 2003. – Вып. 7. – С. 95–101.

5. Андрева С.И., Абакумова (Лазуткина) Е.А. Моллюски рода *Paraelona* из водоемов Западно-Сибирской равнины (Gastropoda, Pectinibranchia, Bithyniidae) // Ruthenica. – 2003. – Т. 13. – Вып. 2. – С. 139–140.

6. Лазуткина Е.А. Пресноводные гребнежаберные моллюски (Mollusca, Gastropoda, Pectinibranchia) Урала и прилегающих территорий (по материалам коллекции Зоомузея ИЭРиЖ УрО РАН) // Пробл. глобальной и региональной экологии: Матер. конф. молодых ученых. – Екатеринбург, 2003. – С. 109–111.

7. Андреева С.И., Лазуткина Е.А. Морфологические особенности кладок яиц моллюсков семейства Bithyniidae (Gastropoda, Pectinibranchia) водоемов г. Омска и его окрестностей // Естественные науки и экология: Ежегодник ОмГПУ. – Омск, 2004. – Вып. 8. (в печати).

8. Лазуткина Е.А., Андреева С.И. Морфология кладок яиц моллюсков семейства Valvatidae (Gastropoda, Pectinibranchia) // Естественные науки и экология: Ежегодник ОмГПУ. – Омск, 2004. – Вып. 8. (в печати).

9. Лазуткина Е.А. *Contectiana listeri* (Gastropoda, Pectinibranchia, Viviparidae) Западной Сибири // Естественные науки и экология: Ежегодник ОмГПУ. – Омск, 2004. – Вып. 8. (в печати).