

На правах рукописи

Красногорова Анастасия Николаевна

**ДВУСТВОРЧАТЫЕ МОЛЛЮСКИ СЕМЕЙСТВА SPHAERIIDAE
ЮЖНОГО, СРЕДНЕГО УРАЛА И ЮГА ЗАПАДНОЙ СИБИРИ**

03.02.04. – зоология

АВТОРЕФЕРАТ
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Томск - 2011

Работа выполнена на кафедре медицинской биологии с основами генетики и экологии ГОУ ВПО «Омская государственная медицинская академия» и кафедре экологии и природопользования ГОУ ВПО «Омский государственный педагогический университет»

Научный руководитель: доктор биологических наук, профессор
Андреева Светлана Иосифовна

Официальные оппоненты: доктор биологических наук, профессор
Долгин Владимир Николаевич

кандидат биологических наук, доцент
Голованова Елена Васильевна

Ведущая организация: Институт экологии растений и животных Уральского отделения Российской Академии наук (г. Екатеринбург)

Защита состоится 23 июня 2011 года в « » часов на заседании диссертационного совета Д 212.267.09 при ГОУ ВПО «Томский государственный университет» по адресу: 634050, г. Томск, пр. Ленина, 36. Факс (3822) 529853.

С диссертацией можно ознакомиться в Научной библиотеке ГОУ ВПО «Томский государственный университет»

Автореферат разослан « » мая 2011 г.

Ученый секретарь диссертационного
совета, доктор биологических наук



В.П. Середина

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы. Двустворчатые моллюски семейства Sphaeriidae Jeffreys, 1862 (шаровковые) широко распространены в водоемах России (Старобогатов и др., 2004). Двустворчатые моллюски в целом составляют одну из 4–5 групп, доминирующих по биомассе в пресноводных и морских экосистемах, поэтому, как считает О.А. Скарлато (1990), тщательное изучение этой группы животных необходимо для правильного понимания любых процессов, идущих в водных экосистемах. Являясь облигатными фильтраторами, двустворчатые моллюски активно участвуют в процессах биологического самоочищения вод, что было доказано экспериментальным путем (Воскресенский, 1948; Алимов, Бульон, 1972; Алимов, 1981; и др.). Многие двустворки входят в рацион промысловых и непромысловых рыб, околоводных птиц и других животных (Долгин, 2001), участвуя тем самым в процессах трансформации вещества и энергии не только в водных экосистемах. Велика роль двустворок и в образовании паразитарных связей в экосистемах, в частности, многие сферииды являются промежуточными хозяевами трематод (Алимов, 1981).

Определенное значение пресноводные двустворки имеют и в циклах биогенной миграции металлов в водных экосистемах (Тодераш, Зубкова, 1987). Важную роль имеют моллюски как тест-объект биоиндикации, в связи с прогрессирующим антропогенным эвтрофированием водоемов.

Двустворчатые моллюски являются одной из наиболее сложных для изучения групп пресноводных животных. Трудности обусловлены, прежде всего их малыми размерами и скрытым образом жизни в толще донных осадков. Простота формы раковины и замка в сочетании со значительной изменчивостью большинства признаков создают проблемы для систематики и видовой диагностики (Корнюшин, 1996).

К сожалению, пресноводная малакофауна нашей страны, как и экология двустворчатых моллюсков, изучены весьма неравномерно. Лучше всего исследована фауна Европейской части России – там традиционно работало большинство отечественных малакологов. Южный, Средний Урал и Западная Сибирь в этом отношении исследованы гораздо слабее.

Цель и задачи. Выявить таксономический состав фауны и эколого-морфологические особенности видов двустворчатых моллюсков семейства Sphaeriidae, обитающих в водоемах Южного, Среднего Урала и юга Западной Сибири в условиях их антропогенного эвтрофирования. Для её решения были поставлены следующие задачи:

1. Выявить видовой состав двустворчатых моллюсков семейства Sphaeriidae в соответствии с современной таксономией.

2. Исследовать распространение двустворчатых моллюсков семейства Sphaeriidae в пределах изучаемого региона, в зависимости от условий обитания, провести зоогеографический анализ фауны моллюсков семейства Sphaeriidae.

3. Изучить изменчивость раковины моллюсков семейства Sphaeriidae в зависимости от условий обитания, включая возможное влияние ускоренного антропогенного эвтрофирования.

Научная новизна:

Впервые проведено целостное исследование фауны моллюсков семейства Sphaeriidae на территории Южного, Среднего Урала и юга Западной Сибири в свете новых таксономических ревизий;

Впервые для водоемов Южного и Среднего Урала указаны 3 вида: *Musculium compressum* (Middendorff, 1851), *Paramusculium inflatum* (Middendorff, 1851), *Amesoda caperata* (Westerlund, 1897), впервые для водоемов юга Западной Сибири указаны 2 вида: *Nucleocyclus ovale* (Ferussac, 1807) и *Sphaerium mamillanum* Westerlund, 1871;

Впервые проведен детальный зоогеографический анализ фауны семейства Sphaeriidae из водоемов Южного, Среднего Урала и юга Западной Сибири. Установлено, что моллюски данного семейства представлены 6 зоогеографическими группировками. В водоемах Южного и Среднего Урала доля сибирских видов резко уменьшается по сравнению с европейскими группировками. Выявлено воздействие условий обитания на распространение отдельных видов двустворчатых моллюсков семейства Sphaeriidae;

Впервые изучена изменчивость замка раковины и морфометрических признаков моллюсков семейства Sphaeriidae, обитающих в водоемах различного типа на территории Южного, Среднего Урала и юга Западной Сибири.

Выдвинута гипотеза, что ускоренное антропогенное эвтрофирование водоемов отрицательно сказывается на моллюсках семейства Sphaeriidae в виде нарушений в строении раковин, особенно замка.

Теоретическая и практическая значимость работы. Полученные данные следует учитывать для инвентаризации региональных фаун с целью оценки видового разнообразия и создания научных стратегий для его сохранения. Данные об экологии отдельных видов можно использовать для биоиндикации различных водоемов. Материалы работы могут быть использованы в лекционных курсах по экологии, зоологии беспозвоночных и гидробиологии в высших учебных заведениях и на занятиях при проведении летней полевой практики по данным учебным

дисциплинам. Полученные данные можно использовать в целях мониторинга окружающей среды, а именно для оценки состояния и прогноза изменений водных экосистем.

Положения, выносимые на защиту:

1. Фауна моллюсков семейства Sphaeriidae исследованного региона является производной от европейской с участием видов сибирского происхождения. Распределение видов двустворчатых моллюсков семейства Sphaeriidae в пределах исследованного региона зависит от типа водоемов.

2. Изменчивость раковины двустворчатых моллюсков семейства Sphaeriidae обусловлена изменением условий обитания в ряду водоемов «ручей – старица – пойменный водоем – материковое озеро».

Апробация работы. Материалы и основные результаты работы представлялись на Всероссийской конференции молодых учёных «Экология в меняющемся мире» (г. Екатеринбург, апрель 2006 г.), Международной научно-практической конференции «Эколого-экономическая эффективность природопользования на современном этапе развития Западно-Сибирского региона» (г. Омск, май 2008 г.), Всероссийской конференции молодых учёных «Эволюционная и популяционная экология (назад в будущее)» (г. Екатеринбург, апрель 2009 г.), Межвузовской конференции молодых исследователей «Проблемы экологической безопасности Прииртышья» (г. Омск, май 2009 г.), Международной научной конференции и международной школе для молодых ученых «Проблемы экологии: чтения памяти профессора М.М. Кожова» (г. Иркутск, сентябрь 2010 г.), Всероссийской конференции (с международным участием) «Водные экосистемы Сибири и перспективы их использования» (г. Томск, апрель 2011 г.)

Публикации. По теме диссертации опубликовано 10 работ, из них 1 – в издании, рекомендованном ВАК.

Структура диссертации. Диссертация изложена на 173 страницах машинописного текста, включая 32 таблицы и 49 рисунков, и состоит из введения, 5 глав, выводов, списка цитируемой литературы. Список литературы включает 185 названий, в том числе 44 работы на иностранных языках.

Благодарности. Автор выражает глубокую признательность своему научному руководителю д.б.н., проф. С.И. Андреевой за консультации и неоценимую помощь при обработке материала и написании диссертации, а также д.б.н., проф. Н.И. Андрееву (ОмГУПС), оказывавшему содействие на всех этапах исследования. Автор благодарен М.Е. Гребенникову (ИЭРиЖ УрО РАН) за любезно предоставленные сборы моллюсков из водоемов Южного и Среднего

Урала и помощь при подборе литературы по району исследования. Автор признателен к.б.н. М.В. Винарскому, к.б.н. Е.А. Лазуткиной (ОмГПУ), к.б.н. А.В. Каримову (ОмГМА) за дружескую поддержку и помощь на всех этапах выполнения работы. Автор благодарен Р. Gloer и К. Schniebs за предоставление сборов моллюсков семейства Sphaeriidae из Европы и зарубежных изданий по теме исследования.

Глава 1. КРАТКИЙ ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКИЙ ОЧЕРК ЮЖНОГО, СРЕДНЕГО УРАЛА И ЮГА ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

На основе литературных данных в главе приведена краткая характеристика климата, рельефа и гидрологической сети Южного, Среднего Урала (подглава 1.1) и юга Западной Сибири (подглава 1.2).

Глава 2. ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ ФАУНЫ МОЛЛЮСКОВ СЕМЕЙСТВА SPHAERIIDAE ИЗ ВОДОЕМОВ ЮЖНОГО, СРЕДНЕГО УРАЛА И ЮГА ЗАПАДНОЙ СИБИРИ. МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

2.1. История изучения моллюсков семейства Sphaeriidae из водоемов Южного, Среднего Урала и юга Западной Сибири

Изложена история изучения двустворчатых моллюсков семейства Sphaeriidae. По последним таксономическим данным (Кантор, Сысоев, 2005), фауна Sphaeriidae Южного и Среднего Урала включает 22, а юга Западной Сибири – 21 вид.

2.2. Материал и методика

Материалом для данной работы послужили собственные сборы водных моллюсков, выполненные в 2002 – 2010 гг. на территории Омской области, а также коллекции водных моллюсков, хранящиеся в фондах различных научных учреждений: Зоологического института РАН, Музея водных моллюсков Сибири, Зоологического музея Института экологии растений и животных Уральского отделения РАН, Института водных экологических проблем СО РАН и Алтайского государственного университета (рис. 1).

Сборы моллюсков семейства Sphaeriidae проводились целенаправленно и в процессе гидробиологической съёмки водоёмов при помощи сачка, драги и дночерпателя Петерсена с последующей отмывкой грунта и выборкой животных.

После сбора живые моллюски фиксировались 70% спиртом в полевых условиях. Пустые раковины моллюсков собирались из береговых выбросов и с обсохшей части дна водоёмов. Кроме того, раковины моллюсков извлекались

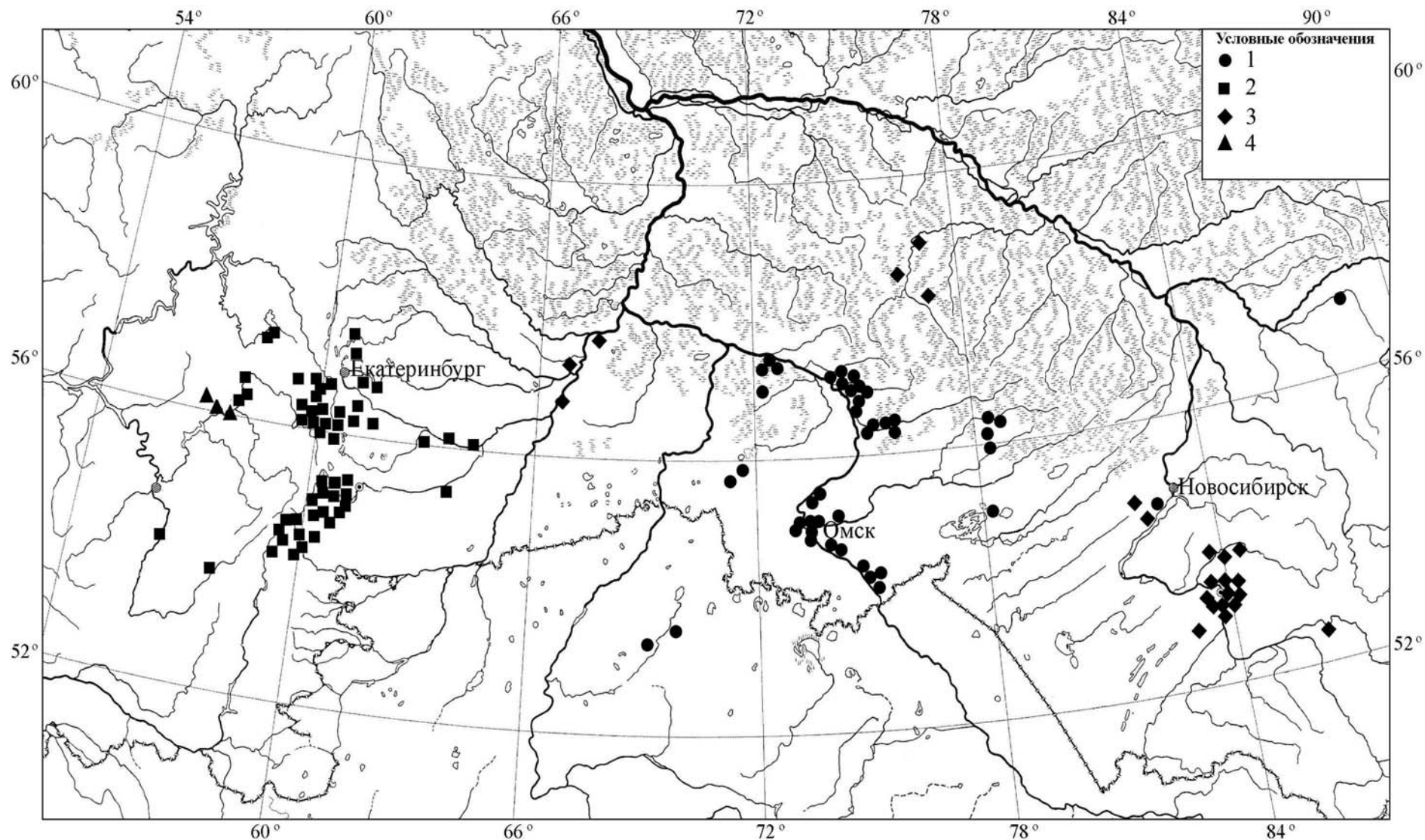


Рис. 1. Места сборов моллюсков Sphaeriidae в водоемах Южного и Среднего Урала, юга Западной Сибири. 1 – сборы из фондов Музея водных моллюсков Сибири, в том числе сборы автора; 2 – сборы из фондов Зоомузея ИЭРиЖ УрО РАН; 3 – сборы сотрудников Института водных экологических проблем СО РАН и Алтайского государственного университета; 4 – сборы из фондов Зоологического института РАН

из стенок домиков ручейников, сбор которых в ряде случаев дает более полную информацию о составе фауны того или иного водоёма, чем применение традиционных методов сбора (Piechocki, 1971).

Видовая диагностика проводилась по определителям моллюсков и отдельным статьям (Корнюшин 1994, 1996; Слугина, Старобогатов, 1999; Glöer, 2003; Старобогатов и др., 2004; Glöer, Zettler, 2006; Piechocki, 1989, 2006) с использованием компараторного метода.

При видовой диагностике особое внимание уделялось изучению строения замка раковины, в частности, форме и расположению отдельных зубов, форме и состоянию замочной площадки. Для выявления различных аберраций замка раковины обследованы моллюски из 36 водоемов различного типа.

Все рисунки раковин моллюсков выполнены с помощью модернизированного рисовального аппарата.

Всего было просмотрено 3592 экз. моллюсков, из них 2473 раковины и 1119 отдельных створок раковин моллюсков семейства Sphaeriidae. Для изучения изменчивости раковин моллюсков проведено измерение раковин по стандартной методике (Корнюшин, 1996; Старобогатов и др., 2004) при помощи окуляр-микрометра бинокулярного микроскопа МБС-10. Всего было промерено 852 раковины 24 видов семейства Sphaeriidae.

Для анализа формы и изменчивости раковин двустворчатых моллюсков использован ряд морфометрических индексов, вычисленных на основе стандартных промеров: отношения высоты раковины к ее длине (H/L), выпуклости раковины к ее высоте (W/H), выпуклости раковины к ее длине (W/L).

Полученные результаты обрабатывались по стандартным алгоритмам вариационной статистики (Плохинский 1980; Лакин, 1990; Зайцев, 1991) с применением программного пакета Microsoft Excel for Windows.

При помощи программного пакета Statistica 6.0 for Windows для характеристики внутривидовой изменчивости проводилось построение графиков зависимости высоты раковины от длины (H/L), выпуклости от высоты (W/H) и выпуклости от длины (W/L), а также вычисление уравнений регрессии (с нанесением линии регрессии и доверительного интервала) и коэффициента корреляции Пирсона (r) для 3-х массовых видов: *Sphaerium westerlundi* Clessin in Westerlund, 1873, *Sphaerium levinodis* Westerlund, 1876, *Sphaerium mamillanum*. Дополнительно использован факторный анализ.

После проведения анализа методом главных компонент выяснялся процент изменчивости моллюсков и число факторов (главных компонент) с собственным значением более 1,0 (т.е. выделенными по методу Кайзера). Дополни-

тельно отмечались нагрузки на факторы, превышающие по модулю 0,7. Так как верификация главных компонент была затруднительна, для улучшения интерпретируемости данных было проведено вращение главных компонент методом «Варимакс нормализованный». В результате этого точки, показывающие положение морфометрических показателей в плоскости главных компонент, располагались более компактно. Для большей наглядности были построены графики факторных нагрузок в проекции на плоскость двух выбранных факторов (2D график) и в проекции в пространство трех выбранных факторов (3D график).

Для установления степени общности изучаемых фаун в зоогеографическом анализе использовали индекс сходства Чекановского (Малышев, 2001):

$$I_c = \frac{2c}{(a + b)},$$

где a – число видов в фауне А; b – число видов в фауне В; c – число видов, общих для обеих фаун.

Для изучения видового разнообразия локальных фаун Sphaeriidae был применен метод конкретных, или элементарных, биот (Толмачев, 1974; Кафанов, Кудряшов, 2000; Малышев, 2001).

Глава 3. ФАУНА МОЛЛЮСКОВ СЕМЕЙСТВА SPHAERIIDAE ИЗ ВОДОЕМОВ ЮЖНОГО, СРЕДНЕГО УРАЛА И ЮГА ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

3.1. Краткая характеристика моллюсков семейства Sphaeriidae

В подглаве дана краткая характеристика рассматриваемого семейства: размеры, внешнее и внутреннее строение, образ жизни, размножение.

3.2. Видовой состав моллюсков семейства Sphaeriidae в водоёмах Южного, Среднего Урала и юга Западной Сибири

Приводится общий список обнаруженных видов и их описание, которое включает латинское название, синонимию, объём использованного материала, места сборов, описание видов, дифференциальный диагноз, распространение в водоемах Южного, Среднего Урала и юга Западной Сибири и информацию об их экологии. Приведены оригинальные рисунки раковин всех встреченных видов моллюсков исследуемого семейства и карты распространения. Для большинства видов даны таблицы с промерами, характеризующими конхологическую изменчивость вида.

Моллюски семейства Sphaeriidae в водоемах Южного, Среднего Урала и юга Западной Сибири относятся к двум подсемействам: Musculiinae и

Sphaeriinae. Первое включает 5 видов, принадлежащим двум родам (*Musculium* и *Paramusculium*), второе – 19 видов, принадлежащими к пяти родам (*Rivicoliana*, *Amesoda*, *Nucleocyclus*, *Sphaerium*, *Parasphaerium*).

В водоемах юга Западной Сибири найдено 19 видов, принадлежащих к семи родам. Впервые отмечены 2 вида: *Nucleocyclus ovale* и *Sphaerium mamillanum*. Не найдены отмечаемые ранее *Sphaerium dybowskii* Lindholm, 1909, *Musculium hungaricum* (Hazay, 1881) и *M. clessini* (Paulucci in Clessin, 1882).

В водоемах Южного и Среднего Урала отмечен 21 вид моллюсков семейства Sphaeriidae. Впервые указываются 3 вида: *Musculium compressum*, *Paramusculium inflatum*, *Amesoda caperata*. Не найдены из указанных ранее *M. clessini*, *Rivicoliana morini* (Servain, 1882), *R. boettgeriana* (Bourguignat in Servain, 1882).

Не встреченные нами виды в литературных источниках приведены без указания конкретного местонахождения на территории Южного, Среднего Урала и юга Западной Сибири, поэтому до подтверждения их обитания конкретными находками мы не включаем эти виды в список фауны исследуемого региона.

Глава 4. ПУТИ ФОРМИРОВАНИЯ ФАУНЫ И РАСПРОСТРАНЕНИЕ ВИДОВ ДВУСТВОРЧАТЫХ МОЛЛЮСКОВ СЕМЕЙСТВА SPHAERIIDAE В ВОДОЕМАХ ЮЖНОГО, СРЕДНЕГО УРАЛА И ЮГА ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

4.1. Зоогеографическая характеристика двустворчатых моллюсков семейства Sphaeriidae из водоемов Южного, Среднего Урала и юга Западной Сибири

Территория Южного, Среднего Урала и юга Западной Сибири по Я.И. Старобогатову (1970, 1986) частично принадлежат трем малакогеографическим провинциям: Среднеобской (СОБ), Иртышской (ИРТ) и Волжско-Камской (ВК) (табл. 1).

Видовое богатство фауны семейства Sphaeriidae Иртышской (ИРТ), Среднеобской (СО) и Волжско-Камской (ВК) провинций примерно одинаково. В водоемах Иртышской (ИРТ) и Среднеобской (СО) провинциях обитают по 17 видов (70,8% от общего числа видов). В водоёмах провинции (ВК) обитает 16 видов (66,6%). Впервые для Иртышской провинции указываются 2 вида (*Amesoda falsinucleus*, *Sphaerium mamillanum*), для Среднеобской провинции – 2 вида (*S. mamillanum*, *Nucleocyclus ovale*), для Волжско-Камской – 3 вида (*Musculium compressum* и *Paramusculium inflatum*, *Amesoda caperata*).

Таблица 1. Распределение Sphaeriidae по малакогеографическим провинциям ¹

Вид	Иртышская провинция	Среднеобская провинция	Волжско-Камская провинция
1. <i>Musculium creplini</i> (Dunker, 1845)	+	+	–
2. <i>M. lacustre</i> (Müller, 1774)	+	+	–
3. <i>M. compressum</i>	–	+	+*
4. <i>M. hungaricum</i> (Hazay, 1881)	–	–	+
5. <i>Paramusculium inflatum</i>	+	+	+*
6. <i>Rivicoliana rivicola</i> (Leach in Lamarck, 1818)	+	+	+
7. <i>R. bourguignati</i> (Lallemant et Servain, 1869)	–	–	+
8. <i>Amesoda solida</i> (Normand, 1844)	+	–	+
9. <i>A. asiatica</i> (Martens, 1864)	+	+	–
10. <i>A. caperata</i>	–	+	+*
11. <i>A. transversalis</i> (Westerlund, 1898)	–	+	+
12. <i>A. scaldiana</i> (Normand, 1844)	+	+	+
13. <i>A. draparnaldii</i> (Clessin in Westerlund, 1873)	–	–	+
14. <i>A. falsinucleus</i> Novik. in Star. et Korn., 1986 [1987]	+*	+	–
15. <i>Amesoda</i> sp.	+	–	–
16. <i>Nucleocyclus nucleus</i> (Studer, 1820)	+	+	+
17. <i>N. radiata</i> (Westerlund, 1897)	+	–	–
18. <i>N. ovale</i>	–	+*	+
19. <i>Sphaerium corneum</i> (Linnaeus, 1758)	+	–	+
20. <i>S. mamillanum</i>	+*	+*	+
21. <i>S. westerlundi</i>	+	+	+
22. <i>S. levinodis</i>	+	+	+
23. <i>Parasphaerium rectidens</i> (Starobogatov at Streletskaia, 1967)	+	+	–
24. <i>P. nitida</i> (Clessin in Westerlund, 1876)	+	+	–
Итого	17	17	16

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

Фауны Sphaeriidae трёх исследованных малакофаунистических провинций Западной Сибири имеют разную степень сходства (табл. 2).

Наиболее близки друг к другу фауны сферид Иртышской и Среднеобской провинции. Следует отметить, что Волжско-Камская провинция изучена нами не полностью, а только в Уральской её части, поэтому данные при изучении малакофауны провинции в целом могут отличаться. Наименее близки фау-

ны Sphaeriidae Иртышской и Волжско-Камской провинции (индекс Чекановского равен 0,59). Полученные данные позволяют предположить о том, что малакофауна Иртышской провинции формировалась за счет проникновения моллюсков и через Южно-Уральский, и через северный коридоры.

Таблица 2. Сходство фаун Sphaeriidae малакофаунистических провинций по индексу Чекановского

Провинция	Провинция		
	ИРТ	СОБ	ВК
ИРТ	–	0,85	0,59
СОБ	0,85	–	0,67
ВК	0,59	0,67	–

В фауне семейства Sphaeriidae отмечены представители шести зоогеографических группировок: европейско-азиатской, европейско-западносибирской, западно-сибирской, европейской, сибирской, сибирско-дальневосточной. По числу видов преобладает европейско-западносибирская зоогеографическая группировка. При этом для региона в целом, характерно преобладание европейско-западносибирских видов (12), далее следуют европейско-азиатская (4) и европейская (3) группировка. Сибирская группировка представлена 3 видами и по одному виду насчитывают западно-сибирская и сибирско-дальневосточная группировка.

Своеобразие фауны (доля видов сибирского происхождения) в конкретной фауне увеличивается в восточном направлении, достигая максимума на юго-востоке Западно-Сибирской равнины. При этом доля европейских видов на всей исследуемой территории велика, что подтверждает роль Южно-Уральского коридора в формировании малакофауны Западной Сибири. В водоемах Южного и Среднего Урала доля сибирских видов резко уменьшается. Следует отметить, что аналогичные данные получены для брюхоногих моллюсков семейств Lymnaeidae, Planorbidae, Bithyniidae, Valvatidae (Винарский, 2003; Лазуткина, 2004; Каримов, 2005).

4.2. Пути формирования фауны двустворчатых моллюсков семейства Sphaeriidae в водоемах Южного, Среднего Урала и юга Западной Сибири

На основе литературных данных представлена история формирования фауны Sphaeriidae региона.

Фауна семейства Sphaeriidae сформирована за счет проникновения моллюсков и через Южно-Уральский, и через северный коридоры.

4.3. Распространение двустворчатых моллюсков семейства Sphaeriidae в водоемах разного типа Южного, Среднего Урала и юга Западной Сибири

Рассмотрено распространение моллюсков семейства Sphaeriidae в водоемах разного типа: реки (Р), малые реки и ручьи (РР), пойменные водоемы (ПВ), водохранилища (В), материковые озера (МО), придаточные водоемы (ПРВ) (табл. 3).

Таблица 3. Распространение двустворчатых моллюсков семейства Sphaeriidae в водоемах разного типа Южного, Среднего Урала и юга Западной Сибири

Вид	Р	РР	ПВ	В	МО	ПРВ
1. <i>Musculium creplini</i>	+	+	+	–	+	+
2. <i>M. lacustre</i>	+	+	+	–	–	+
3. <i>M. compressum</i>	+	–	–	+	–	+
4. <i>M. hungaricum</i>	–	–	+	–	–	–
5. <i>Paramusculium inflatum</i>	+	+	–	–	–	+
6. <i>Rivicoliana rivicola</i>	+	+	–	–	+	+
7. <i>R. bourguignati</i>	+	–	–	–	+	–
8. <i>Amesoda solida</i>	+	–	+	–	–	–
9. <i>A. asiatica</i>	+	+	+	+	–	–
10. <i>A. caperata</i>	+	+	–	–	–	–
11. <i>A. transversalis</i>	+	+	–	–	–	–
12. <i>Amesoda</i> sp.	–	–	–	–	+	–
13. <i>A. scaldiana</i>	+	+	+	+	+	+
14. <i>A. draparnaldii</i>	+	–	–	–	–	–
15. <i>A. falsinucleus</i>	–	+	+	–	+	+
16. <i>Nucleocyclus nucleus</i>	–	–	+	–	+	+
17. <i>N. radiata</i>	–	–	–	–	–	+
18. <i>N. ovale</i>	+	+	+	–	+	–
19. <i>Sphaerium corneum</i>	+	–	+	–	+	+
20. <i>S. mamillanum</i>	+	+	+	–	+	+
21. <i>S. westerlundii</i>	+	+	+	–	+	+
22. <i>S. levinodis</i>	+	+	+	+	+	+
23. <i>Parasphaerium rectidens</i>	+	+	+	–	+	+
24. <i>P. nitida</i>	+	+	–	–	+	–
Итого	19	15	14	4	14	14

Большинство встреченных Sphaeriidae обитает в проточных водоемах: крупных реках, малых реках и ручьях (19 и 15 соответственно). В материковых озерах найдено 14 видов. В непойменных водоемах, то есть водоемах, расположенных на водоразделе или вдали от пойм рек, встречено 14 видов моллюсков, в том числе 2 вида (*Nucleocyclus radiata*, *Musculium hungaricum*) найдено только во впадинах на заболоченных берегах или заболоченных прибрежьях прудов или материковых озер. В пойменных водоемах встречено 14 видов, причем меньше всего двустворок найдено в пойменных водоемах старичного типа,

представляющих собой в районе исследования деградирующие водоемы с интенсивным «цветением воды». В водохранилищах отмечено 4 вида.

Большинство видов являются псаммофилами или псаммопелофилами и обитают, как правило, в участках водоемов с хорошим водообменом. Так, псаммопелофилами являются *Amesoda scaldiana*, *A. solida*, *Paramusculium inflatum*, причем *A. scaldiana* и *P. inflatum* встречены и на серых илах.

Amesoda asiatica является пелофилом, найден только на сером иле.

Sphaerium levinodis, *S. westerlundi*, *Musculium creplini* обитают на песчанистых илах и заиленных песках. *Sphaerium mamillanum* – на заиленных песках и среди зарослей водных растений. *Amesoda falsinucleus* – на песчанистых илах, а *Rivicoliana rivicola* и *R. bourguignati* на песках.

Глава 5. ИЗМЕНЧИВОСТЬ РАКОВИНЫ ДВУСТВОРЧАТЫХ МОЛЛЮСКОВ СЕМЕЙСТВА SPHAERIIDAE В ВОДОЕМАХ ЮЖНОГО, СРЕДНЕГО УРАЛА И ЮГА ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

5.1. Изменчивость морфометрических показателей раковины массовых видов двустворчатых моллюсков семейства Sphaeriidae в водоемах Южного, Среднего Урала и юга Западной Сибири

На основе предположения, что обитание в водоемах с различным гидрологическим режимом (реки, пойменные водоемы, материковые озера) должно вызывать изменчивость морфологических признаков раковины моллюсков двустворчатых моллюсков, была исследована изменчивость раковины трех массовых видов: *Sphaerium levinodis*, *S. westerlundi*, *S. mamillanum*.

В качестве примера здесь рассмотрены материалы по изменчивости раковины *Sphaerium levinodis*.

Анализ на нормальность распределения показал целесообразность использования параметрической статистики (Гланц, 1998; Халафян, 2008).

На основании стандартных промеров раковины моллюсков *S. levinodis*, обитающих в ручье, пойменных водоемах, заливаемых речными водами во время паводка и материковых (плакорных) озерах установлено, что зависимость высоты раковины от её длины, выпуклости раковины от её высоты и выпуклости раковины от её длины (рис. 2) для всех выборок является линейной. Отмеченная вариабельность морфометрических индексов была вполне сопоставима с данными, приведенными в среднем для вида А.В. Корнюшиным (1996).

На основании исследований изменчивости раковин *S. levinodis* в ряду водоемов «ручей – старица – пойменный водоем – материковое озеро» было выявлено, что выборки моллюсков из водоемов разного типа достоверно различа-

ются ($p < 0,05$) как по абсолютным размерам раковин, так и по ряду морфометрических индексов (табл. 4).

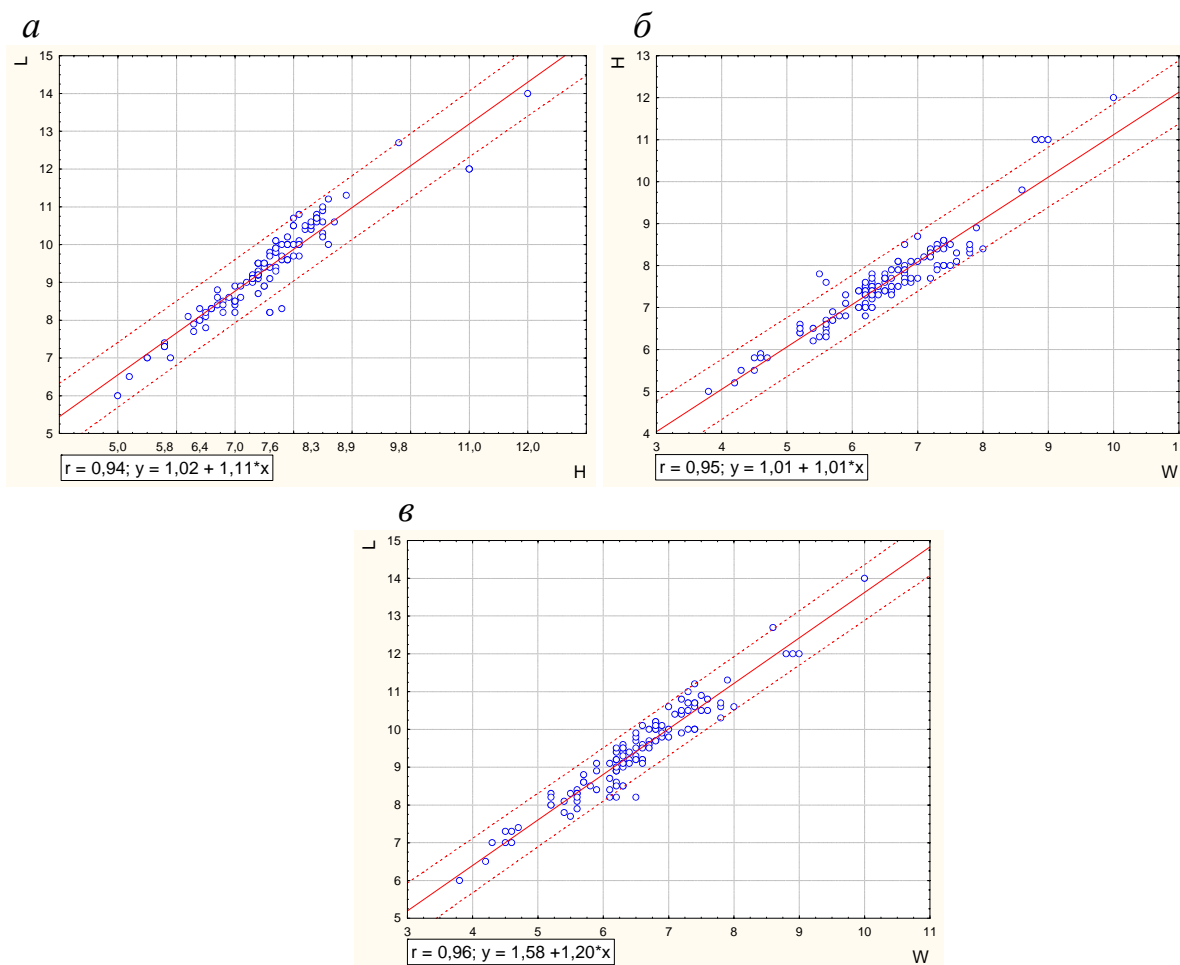


Рис. 2. Зависимость высоты раковины *S. levinodis* от её длины (а), выпуклости раковины от её высоты (б) и выпуклости раковины от её длины (в).

r – коэффициент корреляции Пирсона; $y = a + b(x)$ – уравнение регрессии, где a – свободный член, b – коэффициент регрессии

Различия в абсолютных размерах раковин могут быть связаны со временем сбора материала и географическим положением водоемов. Общеизвестно, что эти факторы обуславливают температурный режим в водоеме, в том числе и сумму эффективных температур, определяющих темп роста и размеры пойкилотермных видов (Алимов, 1981). Предположив, что различия в морфометрических индексах раковин из разнотипных водоемов должны определяться не темпами роста моллюсков, а другими факторами среды, в частности проточностью водоема и, как следствие, характером грунта, было проанализировано влияние проточности на морфометрические индексы раковин.

Для исследования влияния проточности на морфологию раковины *S. levinodis* были взяты выборки моллюсков из ручья, впадающего в оз. Кривое, озер Кривое и Чередовое и старицы р. Тобол. Оз. Кривое является проточным

водоемом, поскольку в него впадает безымянный ручей и вытекает р. Атачка. Моллюски были собраны в ручье и в озере на участке между местом впадения ручья и истоком р. Атачки. Оказалось, что выборки достоверно различаются ($p < 0,05$) только по одному морфометрическому индексу (W/H), по остальным исследованным признакам достоверных различий нет (см. табл. 4). Раковины из оз. Кривого более выпуклы, чем раковины из впадающего в озеро ручья, что связано, скорее всего, с типом грунта в местах обитания. В озере при замедлении течения гранулометрический состав грунтов изменяется, а поскольку остальные условия обитания сходны, то и не наблюдается существенных отклонений морфометрических показателей. При анализе выборок из ручья, впадающего в оз. Кривое, и материкового оз. Чередовое, через которое протекает р. Чередовая появляются большие различия. Раковины моллюсков в оз. Чередовое более выпуклы, на что указывают как абсолютные промеры, так и отношение W/H и W/L . Выборки же из ручья, впадающего в оз. Кривое и старицы р. Тобол, которая ежегодно заливается полыми водами, достоверно ($p < 0,05$) различаются по всем анализируемым признакам.

Таблица 4. Уровни значимости различий (p) морфометрических показателей *S. levinodis* из разнотипных водоемов

Признаки	L1/L2	H1/H2	W1/W2	(H1/L1)/(H1/L2)	(W1/H1)/(W2/H2)	(W1/L1)/(W2/L2)
Ручей, впадающий в оз. Кривое / Оз. Кривое						
Значения p	0,705191	0,908403	0,451893	0,217868	0,033622	0,178280
Ручей, впадающий в оз. Кривое / Оз. Чередовое						
Значения p	0,231841	0,321848	0,010352	0,886596	0,000301	0,000010
Ручей, впадающий в оз. Кривое / Старица р. Тобол						
Значения p	0,000001	0,000001	0,000001	0,000150	0,000001	0,000001
Старица р. Тобол / Оз. Чередовое						
Значения p	0,000001	0,000001	0,000001	0,000001	0,058083	0,019696
Старица р. Тобол / Оз. Кривое						
Значения p	0,000001	0,000001	0,000004	0,009904	0,023094	0,331919
Старица р. Тобол/ Отсеченный залив р. Иртыш, п. Междуречье						
Значения p	0,000001	0,000001	0,000001	0,001010	0,000001	0,002060
Отсеченный залив р. Иртыш, п. Междуречье / Безымянное озеро в районе п. Усть-Заостровка						
Значения p	0,000001	0,000001	0,000001	0,000001	0,119400	0,000026
Оз. Чередовое / Отсеченный залив р. Иртыш, п. Междуречье						
Значения p	0,006699	0,132156	0,553739	0,001820	0,024046	0,000015
Оз. Чередовое / Безымянный водоем в районе п. Усть-Заостровка						
Значения p	0,000017	0,000004	0,000007	0,000497	0,014148	0,400899
Старица р. Тобол / безымянный водоем в районе п. Усть-Заостровка						
Значения p	0,000104	0,000001	0,000001	0,000001	0,000050	0,008900

Примечание: полужирным шрифтом выделены статистически достоверные различия между выборками.

Выборки из озер (Кривое и Чередовое) и старицы р. Тобол достоверно

отличаются по большинству морфометрических признаков, что связано, вероятно, с различным гидролого-гидрохимическим режимом этих водоемов, за исключением W/H для выборки из оз. Чередового и W/L для выборки из оз. Кривого. А вот достоверные отличия выборок из пойменных водоемов, заливаемых в период паводка (старица р. Тобол и отсеченный залив р. Иртыш в районе поселка Междуречье), по всем показателям нуждаются в более обстоятельном анализе. Отсеченный залив р. Иртыш, расположенный вблизи поселка Междуречье, превращен в мелководный хорошо прогреваемый водоем округлой формы, используемый жителями в рекреационных целях. Старица р. Тобол представляет собой неширокий удлинённый водоем с обрывистыми берегами. Различия в морфологии водоемов формируют существенные отличия и в условиях обитания моллюсков, например, различия в температурном режиме, условиях осадконакопления и т.д. и, как следствие, вызывают отличия в морфометрических показателях раковин, что и подтвердил проведенный нами анализ.

Еще одним доказательством того, что морфология водоема оказывает существенное влияние на формирование условий обитания двустворчатых моллюсков, являются выборки из отсеченного залива р. Иртыш в районе поселка Междуречье и безымянного материкового озера в районе поселка Усть-Заостровка. Оба водоема со слабоизрезанной береговой линией, мелководны; грунты с обилием детрита в местах сбора моллюсков. Выборки достоверно различаются лишь по отношению выпуклости раковины к ее высоте. Сравнение же выборок из материковых водоемов (оз. Чередовое и озеро в районе поселка Усть-Заостровка) показывает достоверные отличия по всем признакам, за исключением выпуклости раковины к ее длине.

Факторный анализ подтверждает указанные выше различия, которые наиболее показательны в плоскости первой и второй главных компонент (рис. 3). Таким образом, проточность, формирующая определенный характер грунта, существенно влияет на морфометрические признаки *S. levinodis*; моллюски в выборках из проточных водоемов обладают менее выпуклой раковиной, чем в выборках из непроточных водоемов.

Таким образом, в пределах отдельных участков ареала *S. levinodis* имеет место изменчивость его раковин. Раковины моллюсков, обитающие в водоемах различного типа, достоверно различаются ($p < 0,05$) по одному или нескольким морфометрическим показателям. Эти различия связаны с гидролого-гидрохимическим режимом водоемов (проточностью, заливанием полыми водами в период паводка), что в свою очередь обуславливает различия в температурном режиме, характере донных осадков, имеющих значение для существо-

вания *S. levinodis*. Вместе с тем, морфометрические индексы в выборках *S. levinodis*, имеющих достоверные различия, практически не выходят за пределы известной нормы реакции вида.

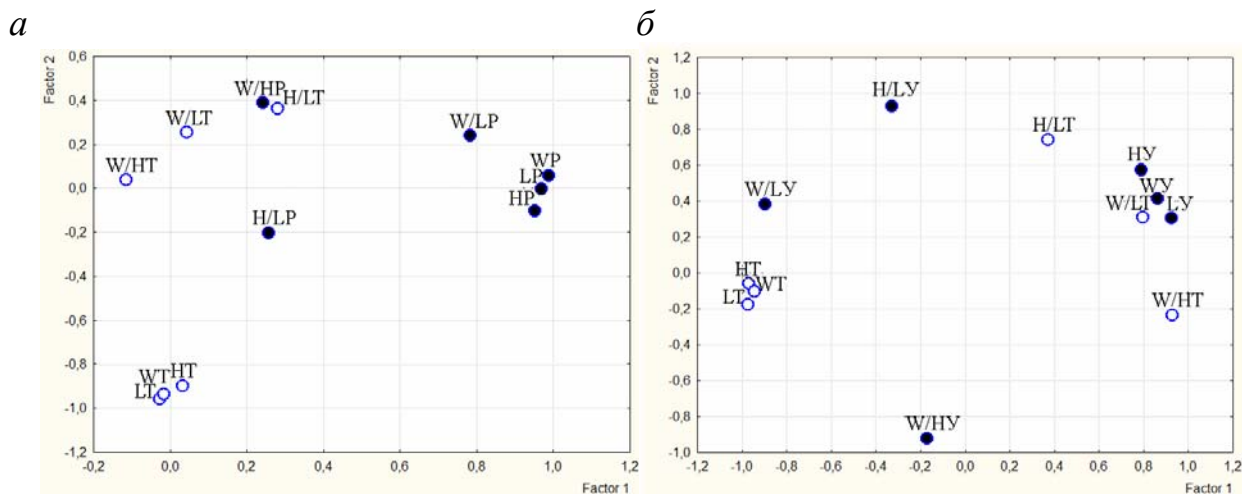


Рис. 3. Различия длины, ширины, выпуклости и морфометрических индексов раковин моллюсков *S. levinodis* в плоскости 1 и 2 главных компонент.

a – из ручья, впадающего в оз. Кривое (P), и из старицы р. Тобол (Т) (точки с заливкой соответствуют первой выборке, без – второй); *б* – из старицы р. Тобол (Т) и из безымянного озера в районе п. Усть-Заостровка (У) (точки с заливкой соответствуют второй выборке, без – первой)

5.2. Изменчивость замка двустворчатых моллюсков семейства Sphaeriidae из водоемов Южного, Среднего Урала и юга Западной Сибири

В результате анализа выборок моллюсков из водоемов Южного, Среднего Урала и юга Западной Сибири было обнаружено, что не во всех случаях замок соответствует типичному для вида описанию (рис. 4).

Кардинальные зубы на обеих створках могут менять очертания, длину и пространственное расположение. Изменения основных латеральных зубов менее выражены. Как правило, наблюдается разрастание вершины зуба, появление в верхней трети зуба выростов, изгибов, а так же жемчужных образований, коралловидных выростов. Дополнительные латеральные зубы на левой створке развиваются в разной степени, от хорошо выраженных как у типичных экземпляров, до полной редукции, причем можно обнаружить все переходы между этими состояниями. Также в этих выборках были встречены раковины с вмятинами, бороздами, складками не характерными для вида.

Для характеристики этого явления проанализированы нарушения раковины и строения замка у отдельных видов моллюсков семейства Sphaeriidae и распространенность этого отклонения в водоемах различного типа.

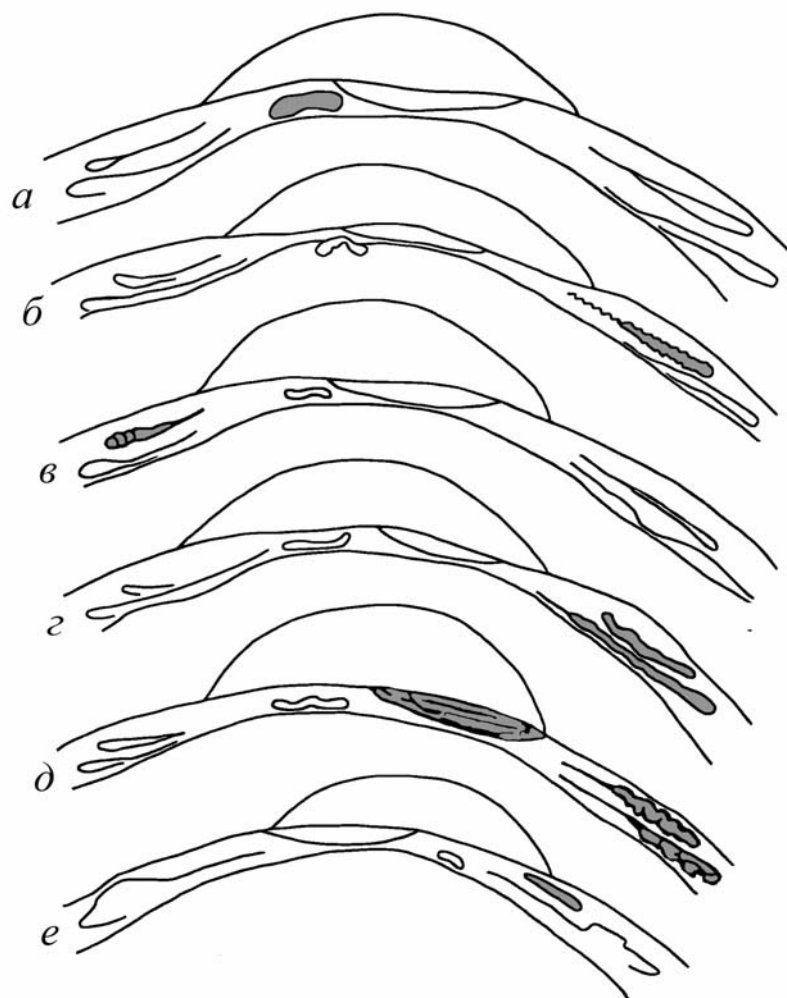


Рис. 4. Аберрации замка раковин *Sphaeriidae* из водоемов Омской области (ориг.).

a – разрастание вершины кардинального зуба; *б* – коралловидные выросты на латеральных зубах; *в* – жемчужные образования на переднем латеральном зубе; *г* – изгибы задних латеральных зубов; *д* – жемчужные образования на задних латеральных зубах и морщинистость нимфы; *е* – дополнительный задний латеральный зуб и отсутствие верхнего кардинального зуба на левой створке. Затенены аберрации замка

Ранее нами была выдвинута гипотеза (Красногорова, 2006, 2009), что аномалии в строении замка вызваны техногенным загрязнением водоемов, но при более детальном изучении водоемов Омской области было установлено, что отклонения в строении замка встречаются и в водоемах, не подверженных техногенному загрязнению, но там, где отмечено «цветение воды» (табл. 5).

Известно, что обычно «цветение» пресных водоемов обусловлено массовым развитием цианобактерий (Шилькрот, 1975).

Цианобактерии являются источником разнообразных вторичных метаболитов, в том числе токсинов и ингибиторов ферментов (Codd и др., 2005). В ряде водоемов Омской области, в том числе и в обследованных нами, в период

«цветения» доминируют токсичные цианобактерии. Так, в оз. Чередовом летом 2008 г. биомасса цианобактерий, среди которых преобладал токсичный вид *Microcystis aeruginosa*, достигала 57,09 г/м³, а численность – 1795 млн кл./л (Баженова и др., 2010). Токсины цианобактерий – алкалоиды, по химическому и патологическому эффекту близки к термостабильному яду гриба бледной поганки и обладают протоплазматическим либо гемолитическим действием (Метелев и др., 1971). Вероятно, что критические концентрации цианобактерий, воздействуя на двустворчатых моллюсков в начальные этапы онтогенеза, вызывают отклонения в строении замка и другие нарушения раковины. Отклонения в строении зубов отмечены у 13 видов моллюсков семейства Sphaeriidae (табл. 6).

Таблица 5. «Цветение воды» и аберрации замка раковины моллюсков семейства *Sphaeriidae* в водоемах Омской области

Водоемы	«Цветение воды»	Наличие отклонения в строении замка
Р. Атачка, Тарский район, 26.09.99.	–	–
Оз. Кривое, Тарский район, 25.06.98.	–	–
Пойменный водоем р. Иртыш в районе р.п. Тевриз, Тевризский район, 14.07.00.	–	–
Отсеченный залив р. Иртыш в 0,5 км севернее п. Междуречье, Тарский район, 28.06.98.	+	+
Р. Иртыш в черте г. Омска, 11.07.00.	+	+
Оз. Чередовое в черте г. Омска, 02.08.08.	+	+
Безымянное озеро в районе п. Усть-Заостровка, Омский район, 28.07.00.	+	+

Выявлено, что частота встречаемости отклонений в строении замка раковины зависит и от типа водоемов (табл. 7).

Наибольшее число отклонений встречено в пойменных и искусственных водоемах, что связано с тем, что обследованные пойменные водоемы старичного типа, представляют собой деградирующие водоемы с интенсивным «цветением воды», что обусловлено регулированием стока р. Иртыш.

Таблица 6. Частота встречаемости аберраций замка моллюсков семейства Sphaeriidae, %

Вид	Жемчужные образования	Коралловидные выросты и искривления зубов	Морщинистость нимфы
<i>Paramusculium inflatum</i>	100	100	–
<i>Rivicoliana rivicola</i>	34,7	22,4	4,3
<i>R. bourguignati</i>	87	21,7	8,9
<i>Amesoda caperata</i>	100	–	–
<i>A. transversalis</i>	50	–	–
<i>A. scaldiana</i>	86,7	75	5,5
<i>Nucleocyclus radiata</i>	100	–	–
<i>Sphaerium corneum</i>	68,8	12,5	–
<i>S. mamillanum</i>	60,7	46,0	–
<i>S. westerlundii</i>	68,7	31,5	11
<i>S. levinodis</i>	57,2	43,1	7,1
<i>Parasphaerium rectidens</i>	88,2	46,3	–
<i>P. nitida</i>	50	–	–

Примечание: у одного моллюска одновременно встречается несколько аберраций, расчет частоты встречаемости приведен для каждой аберрации.

Таблица 7. Частота встречаемости аберраций замка моллюсков семейства Sphaeriidae в водоемах разного типа, %

Тип водоема	Число водоемов, в которых обнаружены отклонения	Отклонения		
		Жемчужные образования	Коралловидные выросты и искривления зубов	Морщинистость нимфы
Реки, ручьи	11	55,2	37,5	–
Пойменные водоемы	2	80	17,5	–
Материковые озера	8	77,0	49,1	9,1
Водохранилище	1	30,2	18,6	2,3
Пруды	2	80	67,5	2,5
Всего	24	–	–	–

Примечание: у одного моллюска одновременно встречается несколько аберраций, расчет частоты встречаемости приведен для каждой аберрации.

ВЫВОДЫ

1. Фауна моллюсков семейства Sphaeriidae в водоемах Южного, Среднего Урала и юга Западной Сибири включает 24 вида. В водоемах Южного и Среднего Урала обитает 21 вид, юга Западной Сибири – 19 видов, из них впервые для Южного и Среднего Урала указываются 3 вида (*Musculium compressum*, *Paramusculium inflatum*, *Amesoda caperata*), для юга Западной Сибири – 2 вида (*Nucleocyclus ovale* и *Sphaerium mamillanum*).

2. Фауна двустворчатых моллюсков семейства Sphaeriidae в водоемах Южного, Среднего Урала и юга Западной Сибири является производной от европейской и сибирской с невысоким уровнем эндемизма. Европейско-западносибирские виды составляют 50%, европейские – 12,5%, сибирские – 12,5%, западно-сибирские – 4,2%. Своеобразие фауны (доля видов сибирского происхождения) в конкретной фауне увеличивается в восточном направлении, достигая максимума на юго-востоке Западно-Сибирской равнины; наименьшее своеобразие фауны отмечено на юго-западе исследуемого района, где доминируют виды европейского происхождения. При этом доля европейских видов на всей исследуемой территории велика, что подтверждает роль Южно-Уральского коридора в формировании малакофауны Западной Сибири. В водоемах Южного и Среднего Урала доля сибирских видов резко уменьшается.

3. Наибольшее число видов моллюсков семейства Sphaeriidae встречено в проточных и придаточных водоемах, материковых озерах. Большинство видов являются псаммофилами или псаммопелофилами и обитают, как правило, в участках водоемов с хорошим водообменом.

4. Наблюдается изменчивость морфометрических признаков раковин моллюсков семейства Sphaeriidae, обитающих в водоемах различного типа (речной поток – пойменные водоемы – материковые водоемы), обусловленная различиями в условиях обитания. Раковины моллюсков, обитающих в проточных водоемах менее выпуклые, чем в плакорных (материковых), что, вероятнее всего, связано с условиями осадконакопления (типом грунта). Моллюски речных и материковых вод достоверно различаются по морфометрическим показателям, но эти различия не выходят за пределы нормы реакции вида.

5. Ускоренное антропогенное эвтрофирование отрицательно сказывается на моллюсках семейства Sphaeriidae в виде нарушений строения раковин, особенно замка. Наблюдаются отклонения в строении замка (жемчужные образования, коралловидные выросты и др.), возможно, вызванные изменением среды обитания в онтогенезе за счет «цветения» водоемов.

СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

в изданиях, рекомендованных ВАК

1. Андреев Н.И. Фауна двустворчатых моллюсков семейства Sphaeriidae водоемов лесостепной зоны Западной Сибири и Урала / Н.И. Андреев, А.Н. Красногорова, С.И. Андреева // Омский научный вестник. – Омск, 2010. – № 1 (94). – С. 243 – 246.

в других изданиях:

2. **Красногорова, А. Н.** Изменчивость замка раковины моллюсков семейства Sphaeriidae (Molluska: Bivalvia) и её потенциальное значение для биоиндикации / А. Н. Красногорова // Экология в меняющемся мире : Материалы конф. молодых ученых, 24-28 апреля 2006 г. – ИЭРиЖ УрО РАН. – Екатеринбург: Изд-во «Академкнига», 2006. – С. 100 – 103.

3. Андреева, С. И. К вопросу об изменчивости сфериид (Molluska, Bivalvia) из водоемов Омской области / С. И. Андреева, **А. Н. Красногорова** // Естественные науки и экология. Ежегодник. Вып. 10 : Межвузовский сборник научных трудов. – Омск : Изд-во ОмГПУ, 2006. – С. 73 – 76.

4. Андреева, С. И. Моллюски в бентосе водоемов лесостепной зоны Западно-Сибирской равнины / С. И. Андреева, С. И. Андреева, М. В. Винарский, А. В. Каримов, **А. Н. Красногорова**, Е. А. Лазуткина // Эколого-функциональные и фаунистические аспекты исследования моллюсков и их роль в биоиндикации состояния окружающей среды. № 2. – Житомир, 2006. – С.

5. Андреева, С. И. К экологии двустворчатых моллюсков Новосибирского водохранилища / С. И. Андреева, Н. И. Андреев, **А. Н. Красногорова**, И. Е. Казанцев // Эколого-экономическая эффективность природопользования на современном этапе развития Западно-Сибирского региона : Материалы II Международ. науч.-практич. конф. – Омск : Изд-во ОмГПУ, 2008. – С. 11 – 12.

6. Андреев, Н. И. К вопросу об использовании моллюсков в мониторинговых исследованиях водоемов г. Омска и его окрестностей / Н. И. Андреев, С. И. Андреева, **А. Н. Красногорова** // Актуальные проблемы охраны атмосферного воздуха и перспективы развития мониторинговых исследований на территории Омской области : науч.-метод. пособ. – Омск, 2008. С. 67 – 69.

7. Фараон А. А. Бентос оз. Чередовое в условиях антропогенного воздействия / А. А. Фараон, **А. Н. Красногорова**, Е. С. Дорошенко // Проблемы экологической безопасности Прииртышья: материалы межвузовской конференции молодых исследователей (21 мая 2009 г., Омск). – Омск : Изд-во ОмГПУ, 2009. – С. 33 – 35.

8. **Красногорова, А. Н.** К экологии двустворчатых моллюсков Урала / А. Н. Красногорова // Эволюционная и популяционная экология (назад в будущее). Материалы конф. молодых ученых, 30 марта – 3 апреля 2009 г. ИЭРиЖ УрО РАН. – Екатеринбург : Гощицкий, 2009. – С. 89 – 91.

9. Андреев Н.И. Изменчивость таксономических признаков двустворчатых моллюсков в условиях загрязнения водоемов / Н.И. Андреев, С.И. Андреева, **А.Н. Красногорова** // Проблемы экологии: чтения памяти профессора М. М. Кожова : тез. докл. междунар. науч. конф. и междунар. шк. для мол. ученых (Иркутск, 20–25 сентября 2010 г.). – Иркутск : Изд-во Иркут. гос. ун-та, 2010. – С. 374 – 376.

10. Андреева С.И. Изменчивость *Sphaerium tamillanum* Westerlund, 1871 (Mollusca, Bivalvia) из водоемов Западной Сибири, Южного и Среднего Урала / С.И. Андреева, **А.Н. Красногорова**, Н.И. Андреев // Всероссийская конференция (с международным участием) «Водные экосистемы Сибири и перспективы их использования», посвящённая 100-летию со дня рождения Б.Г. Иоганзена и 80-летию открытия кафедры ихтиологии и гидробиологии в ТГУ (Томск, 19–21 апреля 2011 г.). – Томск, 2011. – С. 16 – 19.