



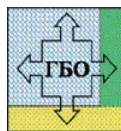
2-я международная
научная
конференция

МОЛЛЮСКИ:

**биология, экология, эволюция
и формирование малакофаун**

МАТЕРИАЛЫ ДОКЛАДОВ

**17-20 сентября 2024 г.
г. Архангельск, Россия**



Вторая международная научная конференция,
*посвященная 300-летию Российской академии наук,
Десятилетию науки и технологий в России и 30-летию
Дальневосточного малакологического общества*

«МОЛЛЮСКИ: БИОЛОГИЯ, ЭКОЛОГИЯ, ЭВОЛЮЦИЯ И ФОРМИРОВАНИЕ МАЛАКОФАУН»

Материалы докладов

(17–20 сентября 2024 г.,
г. Архангельск, Россия)

Электронное научное издание

Архангельск

КИРА

2024

УДК 564(082)
ББК 28.691.6я431
В 872

Редакционная коллегия:
М.В. Винарский, Е.С. Коноплева, О.В. Аксёнова

Вторая международная научная конференция «Моллюски: биология, экология, эволюция и формирование малакофаун»:
В 872 материалы докладов, 17-20 сентября 2024 г. / Архангельск : КИРА, 2024. – 214 с. – 1 электрон. опт. диск (CD-ROM); 12 см.

ISBN 978-5-98450-873-5

В сборнике представлены материалы докладов, которые посвящены основным направлениям малакологии: систематика, экология, биогеография и филогенетика морских, пресноводных и континентальных моллюсков, малакологические инвазии в морских, наземных и пресноводных экосистемах, моллюски как паразиты и как промежуточные хозяева паразитов, проблемы и перспективы развития палеомалакологии.

Сборник предназначен для специалистов, работающих в области зоологии и экологии, преподавателей, аспирантов и студентов.

The second international scientific conference «Mollusks: biology, ecology, evolution and formation of malacofauna»:
В 872 materials of reports, September 17-20, 2024 / Arkhangelsk: KIRA, 2024. - 214 p. – 1 electron. opt. disc (CD-ROM); 12 cm.

ISBN 978-5-98450-873-5

The book presents materials of reports devoted to the main areas of malacology: systematics, ecology, biogeography and phylogenetics of marine, freshwater and continental mollusks, malacological invasions in marine, terrestrial and freshwater ecosystems, mollusks as parasites and as intermediate hosts of parasites, problems and prospects for the development of paleomalacology.

The book is intended for specialists working in the field of zoology and ecology, teachers, graduate students and students.

УДК 564(082)
ББК 28.691.6я431

ЭЛЕКТРОННОЕ НАУЧНОЕ ИЗДАНИЕ

Вторая международная научная конференция «Моллюски: биология, экология, эволюция и формирование малакофаун»: материалы докладов, 17-20 сентября 2024 г.

Официальные спонсоры – ООО «ДИАЭМ» и ООО «Хеликон»

ISBN 978-5-98450-873-5

© Коллектив авторов, 2024
© ФГБУН ФИЦКИА УрО РАН, 2024
© Издательство «КИРА», 2024

МОЛЛЮСКИ СЕМЕЙСТВА VITHYNIIDAE (GASTROPODA, CAENOGASTROPODA) БАССЕЙНА РЕКИ ЧУСОВОЙ (СРЕДНЕЕ ТЕЧЕНИЕ)

С.И. Андреева,¹ М.Е. Гребенников², Л.И. Застольская³

¹ФГБОУ ВО Омский государственный университет путей сообщения, Россия, г. Омск

²ФГБУН Институт экологии растений и животных УрО РАН, Россия, г. Екатеринбург

³МАУДО "Городская станция юных натуралистов", Россия, г. Нижний Тагил

siandreeva@yandex.ru

Ключевые слова: Mollusca, пресноводные моллюски, Средний Урал, музейные коллекции

Река Чусовая – левый приток Камы, одна из крупных и красивейших рек Урала, единственная река перерезающая поперек Уральский хребет, длина реки составляет 592 км, а площадь бассейна 47600 км². Сведений о Vithyniidae, обитающих в бассейне реки немного. В изданном в 2003 г. каталоге малакологической коллекции Зоологического музея ИЭРиЖ УрО РАН¹ (Хохуткин и др., 2003) для бассейна р. Чусовой указывается *V. tentaculata* (местонахождения² 2, 5, 6 и 8, приведенные в табл. 1) и *Vithynia* sp. (МН 1 – там же). Позднее в обзоре семейства Vithyniidae Свердловской области (Андреева и др., 2018) были указаны 6 видов: *Vithynia decipiens*, *V. curta*, *V. tentaculata*, *V. producta*, *Digyracidum bourguignati*, *D. starobogatovi*. из 9 местонахождений по материалам из коллекции Музея ИЭРиЖ (МН 4, 7-11, 13, 19, 25) и одного местонахождения коллекции профессора С.И. Коржинского (ЗИН РАН) (Табл. 1). А И.В. Поздеевым (2023 г.) для реки Чусовой и ее притоков в районе города Чусового приводится только один вид – *V. tentaculata*.

Материалом для нашего исследования послужила фондовая коллекция Музея ИЭРиЖ и коллекция моллюсков, собранная профессором С.И. Коржинским в Пермской губернии в 1887 г., обнаруженная среди неопределенных коллекций Отдела континентальных моллюсков Зоологического института, г. Санкт-Петербург (Винарский, Гребенников, 2015).

Коллекционный материал по бассейну р. Чусовая Музея ИЭРиЖ включает 91 музейный номер, 237 экземпляров (раковины, сухое хранение) из 27 местонахождений, сборы в период с 1947 г. по 2021 гг. на территории двух регионов: Свердловской области и Пермского края. Самые ранние из них, это сборы Е. Мельниковой в июле 1947 года на реке Сулём у с. Большие Галашки, которые относятся к экспедиции в заповедник «Висим» (сейчас Висимский гос. заповедник) Уральского государственного университета, под руководством доцента Б.П. Иевлева (МН 6, Табл. 1). Сборы Н.Г. Ерохина (в настоящее время заведующий Музеем ИЭРиЖ) выполнены в период 1999-2012 гг. во время экспедиционных работ, в том числе, сплава по р. Чусовой, а также во время экскурсий и поездок с учащимися кружка дополнительного образования, всего 18 музейных номеров, включающих 45 экз. из 8 местонахождений (МН 1-3, 5, 8, 13, 22, 23) на территории Свердловской области и Пермского края. Сборы М.Е. Гребенникова в 2002 и 2017 гг. на территории Свердловской области и Пермского края представлены 8 музейными номерами из 2 местонахождений (МН 3, 27). Большая часть коллекции передана в фонды Музея ИЭРиЖ Л.И. Застольской: 63 музейных номера, 171 экз. из 17 местонахождений (МН 4, 7, 9-12, 14-21, 24-26) в период с 2006 по 2021 гг. Это непосредственно сборы фондообразователя в ходе экскурсий, сплавов и поездок совместно со студентами Нижнетагильской государственной социально-педагогической академии и учащимися Городской станции юных натуралистов (г. Нижний Тагил). А также сборы преподавателя ГСЮН Д.В. Шубина. Кроме того, это материалы собраны студентами и учащимися (Бызов Я.И., Акилова Е.А., Акилов Д.А. и др.), в ходе выполнения самостоятельных работы по изучению фауны пресноводным моллюсков р. Чусовой под руководством Л.И. Застольской. В том числе, сборы и из самых северных

¹ далее ИЭРиЖ.

² далее используется сокращение «МН».

(нижних по течению р. Чусовая) местонахождений на территории Свердловской области и Пермского края.

До вида из коллекции Музея ИЭРиЖ определены 209 экземпляров, 80 музейных номеров из 25 местонахождений. Для двух местонахождений (МН 3 и 18) определение произведено только до рода *Bithynia* sp. (молодь). В коллекции С.И. Коржинского имеется только одно местонахождение на р. Чусовая (Уткинский завод, сейчас пгт. Староуткинск Шалинского р-н Свердловской обл.), 6 проб, 8 экз. Таким образом, весь объем проанализированного материала составил 217 экз. из 27 местонахождений (Табл. 1).

Таблица 1 – Моллюски сем. Bithyniidae бассейна р. Чусовой

Номер местонахождения	Географическое описание местонахождения, дата сбора и коллектор	Видовое определение и объем материала (в скобках – объем материала, экз.)
Свердловская область (местонахождение 1 в административных границах ГО Первоуральск, 2 – Нижнесергинского р-на, 3-5 – Шалинского р-на, 6-15, 24-26 – Пригородного р-на)		
1	берег Волчихинского водохранилища (р. Чусовая) у ст. Спортивная, 3.10.1999, Ерохин Н.Г., Журавлев И.В. и 21.09.2003, Ерохин Н.Г.	<i>Bithynia decipiens</i> (5), <i>B. curta</i> (2), <i>B. tentaculata</i> (1), <i>B. producta</i> (1), <i>Digyracidum bourguignati</i> (3), <i>D. starobogatovi</i> (10)
2	р. Грязнушка (бассейн р. Утка), перед запрудой, окрестности пгт. Дружинино, 17.06.1998, Ерохин Н.Г.	<i>B. tentaculata</i> (1)
3	Староуткинский пруд (р. Утка), правый берег от плотины и выше, пгт. Староуткинск, 24.07.02, Гребенников М.Е.	<i>Bithynia</i> sp. (2)
коллекция С.И. Коржинского	р. Чусовая, пгт. Староуткинск, 29-30.07.1887, Коржинский С.И. <i>Этикетка: «Уткинский заводъ. Заводи р. Чусовой мелкія заросинія рдестомъ съ камен. дномъ. Проф. Коржинскій»</i>	<i>B. curta</i> (1), <i>B. tentaculata</i> (4), <i>D. bourguignati</i> (2), <i>D. starobogatovi</i> (1)
4	р. Чусовая, окрестности с. Чусовое, 8.09.2013, Шубин Д.В.	<i>B. decipiens</i> (1), <i>D. starobogatovi</i> (1)
5	р. Чусовая, Камень Мостовой, левый берег, береговые наносы, 9.07.1999, Ерохин Н.Г.	<i>D. starobogatovi</i> (1)
6	р. Сулём, с. Большие Галашки, 15.07.1947, Мельникова Е.	<i>Boreoelona sibirica</i> (6)
7	р. Чусовая, у с. Сулём, 8.09.2013, Шубин Д.В.	<i>B. producta</i> (1)
8	устье р. Сулём, правый берег, береговые наносы, 11.07.1999, Ерохин Н.Г., Подопригора И.Н.	<i>D. starobogatovi</i> (1)
9	р. Чусовая, правый берег у д. Усть-Утка: турбаза «Кедр», 11.07.2011, Акилов Д.А. и 1 км выше по течению от устья р. Межевая Утка, 8.07.2012, Акилова Е.А., Шубин Д.В.	<i>B. decipiens</i> (1), <i>B. curta</i> (1), <i>D. bourguignati</i> (1)

10	р. Чусовая, правый берег, в районе северной окраины д. Усть-Утка у памятника «Единение народов России» и старой пристани (а) и устье р. Межевая Утка (б): а). 5.07.2010 и 7.07.2012, Акилова Е.А.; 30.07.2017 и 12.08.2021, Застольская Л.И.; б). 05.07.2010, Акилова Е.А. и 12.08.2021, Застольская Л.И.	<i>B. decipiens</i> (10), <i>B. curta</i> (11), <i>B. tentaculata</i> (10), <i>B. producta</i> (6), <i>D. bourguignati</i> (17), <i>D. starobogatovi</i> (30)
11	р. Чусовая, Камень Красный, правый берег, 06.07.2010, Акилова Е.А. и 11.07.2011, Акилов Д.А.	<i>B. decipiens</i> (2), <i>B. curta</i> (2), <i>D. starobogatovi</i> (1)
12	р. Чусовая, д. Харёнки, 2.07.2010, Акилов Д.А.	<i>B. producta</i> (1)
13	р. Чусовая, ур. Кашка, 31.07.2012, Ерохин Н.Г.	<i>B. curta</i> (1)
14	р. Чусовая, Камень Омутной, 1.07.2010, Акилов Д.А.	<i>D. bourguignati</i> (10)
15	р. Чусовая, ск. Столбы, 26.06.2006 г., Застольская Л.И.	<i>B. decipiens</i> (1), <i>B. curta</i> (9), <i>B. tentaculata</i> (1), <i>B. producta</i> (4), <i>D. bourguignati</i> (2)
24	р. Чусовая, ск. Мултык, 28.06.2006, Застольская Л.И.	<i>D. starobogatovi</i> (2)
25	р. Чусовая, левый берег между Камнем Мултык и Камнем Востряк (Остряк), 28.07.2012, Застольская Л.И.	<i>B. decipiens</i> (1), <i>B. curta</i> (1), <i>D. bourguignati</i> (7), <i>D. starobogatovi</i> (4)
26	р. Чусовая, 1 км выше по течению от с. Верхняя Ослянка, правый берег, 29.07.2012, Акилова Е.А.	<i>B. decipiens</i> (1), <i>B. curta</i> (1), <i>D. starobogatovi</i> (1)
<i>Пермский край</i>		
(местонахождения 16-23 в административных границах ГО Лысьвенский, 27 – Суксунского р-на)		
16	р. Чусовая, правый берег, 0.5 км ниже по течению от Камня Самаринский, правый берег, 25.07.2012, Акилова Е.А., Бызов Я.И., Шубин Д.В.	<i>B. curta</i> (1)
17	р. Чусовая, Камень Новиков, правый берег, 25.07.2012, Акилова Е.А., Бызов Я.И., Шубин Д.В.	<i>D. bourguignati</i> (1)
18	р. Чусовая, ск. Великан, 26.06.2006, Застольская Л.И.	<i>Bithynia</i> sp. (3)
19	р. Чусовая, Камень Ростун, правый берег, 26.07.2012 Акилова Е.А., Бызов Я.И., Шубин Д.В.	<i>D. bourguignati</i> (1)
20	р. Чусовая, 0.5 км ниже по течению от устья р. Серебряная, правый берег, 26.07.2012, Акилова Е.А., Бызов Я.И.	<i>D. starobogatovi</i> (3)
21	р. Чусовая, левый берег напротив Рудниковой Горы, 26.07.2012, Акилова Е.А., Шубин Д.В.	<i>B. curta</i> (1),
22	р. Чусовая, 3 км северо-восточнее с. Кын, ск. Стеновой Камень, 24.07.2010, Ерохин Н.Г.	<i>B. curta</i> (1)
23	устье р. Кынок, 3 км северо-восточнее с. Кын, 26.07.2010, Ерохин Н.Г.	<i>B. decipiens</i> (1), <i>B. curta</i> (10), <i>B. tentaculata</i> (1), <i>D. starobogatovi</i> (3),
27	р. Сылва, д. Сасыково, правый берег у устья р. Истекаевка, 23.09.2017, Гребенников М.Е., Мазейна А.Е.	<i>B. decipiens</i> (3), <i>B. curta</i> (2), <i>D. bourguignati</i> (3), <i>D. starobogatovi</i> (1), <i>Opisthorcho-phorus valvatoides</i> (1), <i>Boreoelona</i> sp. (3)

Большая часть сборов произведена в среднем течении р. Чусовой. Только одно местонахождение на самом крупном притоке Чусовой р. Сылве находится достаточно далеко от остальных местонахождений (Суксунской район Пермского края, МН 27). Остальные местонахождения собственно на р. Чусовой и ее притоках находятся на западном макросклоне Урала (европейская часть) и по физико-географическому районированию располагаются в Среднеуральском низкогорном районе с таежными ландшафтами горных хребтов, увалов и кряжей на метаморфических и интрузивных породах (Капустин, 2009). Самое верхнее по течению местонахождение – берег Волчихинского водохранилища (МН 1), которое находится в горной части Урала, в районе, где р. Чусовая пересекает Уральский хребет. Формально это местонахождение лежит в 4 км выше от границы верхнего и среднего течения (по одной из версий, ей является устье р. Ревда). Около 290 км ниже по течению находится самое северное местонахождение (МН 26) у с. Верхняя Ослянка Пригородного района Свердловской области. Также имеются сборы из двух притоков Чусовой: на р. Утка (левый приток, МН 3) и ее верховьях в небольшом притоке на р. Грязнуша (МН 2); на р. Сулём у д. Большие Галашки (правый приток, МН 6).

Моллюски сем. *Bithyniidae* в просмотренных сборах представлены 9 видами, принадлежащими 4 родам: *Bithynia* (4), *Boreoelona* (2), *Digyracidum* (2) и *Opisthorchophorus* (1). Указанный как *Boreoelona* sp., по нашим представлениям, является новым для науки, еще не описанным восточноевропейско-сибирским видом рода *Boreoelona*. Ранее он был определен в пробах из бассейна Оки и водных объектов Тюменской области, а также бассейне р. Урал; для р. Иргиз указан как *Opisthorchophorus hispanicus* (Андреева и др., 2016; Андреева, 2023; Андреева, Гребенников, 2023). *Boreoelona* sp. присутствует только в одном местонахождении на р. Сылва (МН 27), и только в данном местонахождении зарегистрирован *Opisthorchophorus valvatoides* (представлен в коллекции 1 экз.). Вид *Boreoelona sibirica* также известен из одного местонахождения в реке Сулём, притоке Чусовой (МН 6). По имеющемуся коллекционному материалу, эти три вида (родов *Boreoelona* и *Opisthorchophorus*), видимо, являются редкими для данного бассейна.

В коллекционном материале в основном представлены виды родов *Bithynia* и *Digyracidum*, которые почти равномерно распределены в среднем течении р. Чусовой от Волчихинского водохранилища (МН 1) до самого нижнего по течению местонахождению в окрестностях с. Верхняя Ослянка (МН 26). Наиболее массовыми, по количеству экземпляров, являются *D. starobogatovi*, *D. bourguignati* и *B. curta* (27,2%, 21,7% и 20,3%, соответственно). Два из этих видов: *B. curta* и *D. starobogatovi* отличаются и наибольшей встречаемостью (53,8% и 50%, соответственно), реже встречаются *B. decipiens* и *D. bourguignati* (38,5%) (Табл. 2).

Таблица 2 – Представленность видов моллюсков сем. *Bithyniidae*

Вид	Число экз. (n=217)	Доля вида в коллекции, %	Число местонахождений (n=26)	Встречаемость, %
<i>Bithynia decipiens</i>	26	12.0	10	38.5
<i>B. curta</i>	44	20.3	14	53.8
<i>B. tentaculata</i>	18	8.3	6	23.1
<i>B. producta</i>	13	6.0	5	19.2
<i>Digyracidum bourguignati</i>	47	21.7	10	38.5
<i>D. starobogatovi</i>	59	27.2	13	50.0
<i>Boreoelona sibirica</i>	6	2.8	1	3.8
<i>Boreoelona</i> sp.	3	1.4	1	3.8
<i>Opisthorchophorus valvatoides</i>	1	0.5	1	3.8

Видовой состав моллюсков семейства *Bithyniidae*, с преобладанием видов с плоскими оборотами завитка (рода *Bithynia* и *Digyracidum*) на данном участке реки Чусовая определяется, по всей видимости, характером ее течения. Здесь рекой образуются или узкие

каньонообразные долины с высокими склонами, скалами или в более широкие долины с пологими склонами, что обусловлено чередованием твердых известняков и более податливых к размыву угленосных и песчанистых толщ. Русло очень извилистое, много каменистых перекатов. Как мы предполагаем, значительно меньшая представленность сборов из водоемов с более спокойных характером течения (заливы и заводи), малопроточных и стоячих водоемов, скорее всего, является причиной редкой встречаемости (роды *Opisthorchophorus* и *Boreoelona*) или полным отсутствием (*Paraelona*) моллюсков с выпуклыми оборотами завитка.

В целом, по распространению видов, бассейн среднего течения р. Чусовой очень близок к отмечаемой нами ранее (Андреева и др., 2018) общей характеристике водоемов и водотоков всей Свердловской области.

В зоогеографическом плане Vithyniidae представлены преимущественно европейско-западносибирскими – 74,2% (*D. starobogatovi* и все *Vithynia*), южноевропейско-западносибирскими – 21,7% (*D. bourguignati*) видами. И только 2,7% и 1,4% составляют виды восточноевропейско-североазиатский (*Boreoelona sibirica*) и восточноевропейско-сибирский (*Boreoelona* sp.), соответственно.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

- Андреев Н.И., Андреева С.И., Абакумова Е.А. 1999. Моллюски семейства Vithyniidae бассейна среднего течения Иртыша. *Естественные науки и экология*. Омск: 152-161.
- Андреева С.И. 2023. Моллюски семейства Vithyniidae (Mollusca, Gastropoda) Тюменской области. *Ruthenica: Русский малакологический журнал*, 33 (2): 47-57.
- Андреева С.И., Андреев Н.И., Гребенников М.Е. 2016. К фауне гребнежаберных моллюсков водоемов Северного Приаралья. *Фауна Урала и Сибири*, 1: 7-16.
- Андреева С.И., Андреев Н.И., Гребенников М.Е. 2018. К фауне моллюсков семейства Vithyniidae (Gastropoda, Pectinibranchia) Свердловской области. *Фауна Урала и Сибири*, 1: 19-27.
- Андреева С.И., Гребенников М.Е. 2023. К фауне моллюсков семейства Vithyniidae (Gastropoda, Caenogastropoda) бассейнов рек Урал, Эмба, Ирғиз и Сырдарья. *Фауна Урала и Сибири*. 2: С. 8-27.
- Винарский М.В., Гребенников М.Е. 2015. Улитки в гербарии: малакологическая коллекция академика С.И. Коржинского и ее судьба. *Историко-биологические исследования*, 7 (3): 39-57.
- Капустин В.Г. 2009. О физико-географическом районировании Свердловской области. *Географические исследования на Урале и проблемы методики обучения географии*. Екатеринбург: 11-29.
- Лазуткина Е.А., Андреев Н.И., Андреева С.И. 2010. Фауна моллюсков семейства Vithyniidae Gray, 1857 водоемов Омской области. *Омский научный вестник*. 1 (94): 247-250.
- Поздеев И.В. 2023. Донная фауна реки Чусовой и ее притоков в районе города Чусового (бассейн Камы, Пермский край). *Фауна Урала и Сибири*, 2: 113-133.
- Хохуткин И.М., Ерохин Н.Г., Гребенников М.Е. 2003. *Моллюски: биоразнообразие, экология*. Екатеринбург: Екатеринбург, 236 с. (Каталоги коллекций Зоологического музея Института экологии растений и животных УрО РАН).

MOLLUSKS OF THE BITHYNIIDAE FAMILY (GASTROPODA,
CAENOLOGASTROPODA) OF THE CHUSOVAYA RIVER BASIN (MIDDLE COURSE)

S.I. Andreeva¹, M.E. Grebennikov², L.I. Zastolskaya³

¹ Omsk State Transport University, Omsk, Russia

² Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences,
Yekaterinburg, Russia

³ City station of young naturalists, Nizhny Tagil, Russia
siandreeva@yandex.ru

Keywords: Mollusca, freshwater mollusks, Middle Urals, museum collections

Abstract: We have identified 9 mollusk species of the Bithyniidae family belonging to 4 genera: *Bithynia* (4), *Boreoelona* (2), *Digyracidum* (2) and *Opisthorchophorus* (1) of the Chusovaya River basin used the materials from the collections of the Museum of the Institute of Plant and Animal Ecology of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences and the collection of S.I. Korzhinsky (Zoological Institute RAS). Zoogeographically, Bithyniidae are represented mainly by European-West Siberian (74,2 %) and Southern European-West Siberian (21,7 %) species typical for reservoirs in Europe and Western Siberia.

МОЛЛЮСКИ СЕМЕЙСТВА ВІТНУНІДАЕ: ВИДОВОЕ РАЗНООБРАЗИЕ И
ЗАРАЖЕННОСТЬ ВОЗБУДИТЕЛЕМ ОПИСТОРХОЗА НА ОТДЕЛЬНЫХ
ТЕРРИТОРИЯХ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

С.И. Андреева¹, О.Ю. Старостина², А.В. Свердлова², Т.С. Рязанова², А.В. Каримов²

¹ ФГБОУ ВО Омский государственный университет путей сообщения, пр. Маркса, 35,
Омск, Россия;

² ФБУН «Омский НИИ природно-очаговых инфекций» Роспотребнадзора, пр. Мира, 7, Омск,
Россия

siandreeva@yandex.ru

Ключевые слова: брюхоногие моллюски, первый промежуточный хозяин, зараженность Bithyniidae

Общеизвестно, что первым промежуточным хозяином возбудителя описторхоза – кошачьей двуустки, *Opisthorchis felineus* Rivolta, 1884 – являются брюхоногие моллюски из семейства Bithyniidae Gray 1857, однако, вопрос о конкретной видовой принадлежности первого промежуточного хозяина (или хозяев) до сего времени остается открытым. Увеличение числа видов в составе семейства в связи с ревизией семейства и перестройкой системы (Beriozkina et al., 1995; Старобогатов и др., 2004) при небольшом числе дискретных качественных признаков сделало видовую диагностику Bithyniidae достаточно сложной. В связи с чем исследователи–практики, сообразуясь с минимальностью затрат, обычно подразделяют моллюсков в сборах на две группы: Bithyniidae с плоскими оборотами завитка и закрытым в разной степени пупком (определяемые как *Bithynia tentaculata*) и Bithyniidae с выпуклыми оборотами завитка и открытым пупком (определяемые как *Bithynia troscheli*). Именно с таким определением приходилось сталкиваться при выполнении просьбы коллег определить или проверить определения их сборов.

В обзорах последнего десятилетия (Yurlova et al., 2017; Крылова и др., 2023 и др.) по исследованиям описторхозной инвазии в Западной Сибири в качестве первого промежуточного хозяина *Opisthorchis felineus* указываются *Bithynia tentaculata* и

Opisthorchophorus (Bithynia) troscheli, либо на основании определений в работах второй половины двадцатого века (до проведения ревизии Bithyniidae) *Bithynia tentaculata*, *B. troscheli*, *B. inflata*. В соответствии с типологической системой Г. В. Березкиной и Я. И. Старобогатова (Старобогатов и др., 2004) и более поздним описанием и находками новых для Западной Сибири видов (Андреева, Старобогатов, 2001; Андреева, Лазуткина 2003; Лазуткина и др., 2014; Андреева, 2022) в водоемах Западной Сибири выявлено 15 видов моллюсков семейства Bithyniidae. Как уже отмечалось ранее (Андреева, 2023) первые результаты секвенирования ДНК Bithyniidae из водоемов Азиатской России (Романов и др., 2010; Катохин и др., 2017) дали обнадеживающие результаты, подтверждающие справедливость выделения некоторых таксонов на основе типологического подхода (Старобогатов и др., 2004). Следует также указать работы по кариосистематике моллюсков родов *Bithynia* и *Digyracidum*. И. О. Першко (2010) исследованы кариотипы 4 видов *Bithynia* и 1 вида *Digyracidum* из водоемов Украины и выявлены хромосомные формулы, которые указывают на валидность видов.

Целью данного сообщения является публикация сведений по видовому разнообразию Bithyniidae и их зараженности возбудителем описторхоза в Западной Сибири.

Материалом для данного сообщения послужили сборы Bithyniidae 2022-2023 гг. на территории Омской и Новосибирской областей, а также спиртовая коллекция моллюсков одного из авторов (Андреева С.И.) за 2005, 2011, 2017 и 2019 гг., включающая сборы из водоемов Тюменской, Омской и Новосибирской областей. Моллюсков собирали при помощи гидробиологического сачка или драги и фиксировали 70% спиртом. Паразитарную ДНК выявляли в ПЦР с видоспецифическими праймерами, направленными на участок митохондриального гена цитохромоксидазы I *Opisthorchis felineus*. Экземпляры одного вида объединяли в пулы (от 1 до 6 экз.). Статистическую обработку материала проводили в программе Microsoft Excel 2010. Расчет зараженности моллюсков проведен по С. J. Williams, С. М. Moffitt (2001) для случаев с неодинаковыми размерами пулов, с доверительным интервалом 95%. Всего идентифицировано до вида более 2000 моллюсков из них 739 экз. исследовано на зараженность возбудителем описторхоза. Используемая в работе номенклатура Bithyniidae дана по «Определителю пресноводных моллюсков России и сопредельных стран» (Старобогатов и др., 2004).

Всего в водоемах и водотоках Западной Сибири обитает 15 видов Bithyniidae из 5 родов: *Bithynia* Leach in Abel, 1818 (4 вида), *Boreoelona* Starobogatov et Streletzkaja, 1967 (3 вида), *Digyracidum* Locard, 1882 (2 вида), *Opisthorchophorus* Beriozkina, Levina et Starobogatov in Anistratenko et Stadnichenko, 1994 (4 вида) и *Paraelona* Beriozkina et Starobogatov in Anistratenko et Stadnichenko, 1994 (2 вида). По использованным в работе сборам для водоемов Омской области зарегистрировано 15 видов Bithyniidae, Новосибирской – 12 видов, определять которых можно по нижеследующей таблице.

Таблица для определения моллюсков семейства Bithyniidae из водоемов и водотоков Западной Сибири (по С.И. Андреевой (2023) с дополнениями).

1(12) Обороты завитка уплощенные. Шов мелкий. Пупок закрыт или в виде очень узкой щели

2(9) Поверхность раковины гладкая, либо слегка исчерченная..... Род ***Bithynia***

3(4) Раковина ширококоническая, приплюснутая сверху; последний оборот сильно вздут, апикальный угол не меньше 74°..... ***Bithynia curta*** (Garnier in Picard, 1840)

4(3) Раковина яйцевидно-коническая или высоко-коническая, вытянутая в верхней части; последний оборот вздут слабо и почти не выделяется из общего массива раковины, апикальный угол не превышает 70°

5(6) Раковина высоко-коническая, очень стройная; ширина раковины составляет не более 0,55 ее высоты; высота завитка не меньше высоты последнего оборота; апикальный угол не превышает 55° ***Bithynia producta*** Moquin-Tandon, 1855

- 6(5) Раковина яйцевидно-коническая, ширина раковины составляет около 0,60 ее высоты; высота завитка меньше высоты последнего оборота; апикальный угол не менее 55°
- 7(8) Предпоследний оборот неравномерно выпуклый (грушевидный). Тангент-линия завитка прямая; пенис серповидный с укороченным и заостренным дистальным концом..... *Bithynia tentaculata* (Linnaeus, 1758)
- 8(7) Предпоследний оборот равномерно выпуклый. Тангент-линия завитка слабо выгнутая; пенис массивный, утолщенный с закругленным дистальным концом *Bithynia decipiens* (Millet, 1843)
- 9(2) Поверхность раковины покрыта поперечными и продольными ребрышками..... Род *Digyrcidum*
- 10(11) Раковина яйцевидно-коническая, пенис массивный, утолщенный с укороченным дистальным концом *Digyrcidum bourguignati* (Paladilhe, 1869)
- 11(10) Раковина коническая, пенис тонкий, изогнутый, дистальная его часть вытянута и заострена, дистальный конец загнут внутрь *Digyrcidum starobogatovi* Andreeva et Lazutkina in Lazutkina, Andreeva et Andreev, 2014
- 12(1) Обороты завитка выпуклые. Шов глубокий. Пупок открыт
- 13(18) На поверхности раковины четко выражены скульптурные элементы в виде невысоких густо расположенных продольных ребер.....Род *Boreoelona*
- 14(15) Раковина ширококоническая, пенис массивный с укороченным дистальным концом..... *Boreoelona sp.*
- 15(14) Раковина иной формы, пенис с удлиненным дистальным концом
- 16(17) Раковина башневидная, массивная, последний оборот сильно вздут, устье большое со слабозаметным углом в верхней части..... *Boreoelona sibirica* (Westerlund 1886)
- 17(16) Раковина коническая, стройная, последний оборот вздут слабее, устье небольшое с хорошо заметным углом в верхней части..*Boreoelona contortrix* (Lindholm 1909)
- 18(13) Поверхность раковины гладкая, либо слегка исчерченная
- 19(22) Раковина высоко-коническая, обороты умеренно выпуклые.....Род *Paraelona*
- 20(21) Завиток башневидный, последний оборот вздут слабо, его высота составляет примерно половину высоты раковины; пенис массивный, утолщенный с укороченным дистальным концом *Paraelona milachevitchi* Beriozkina et Starobogatov in Anistratenko et Stadnichenko, 1994
- 21(20) Завиток конический, последний оборот вздут, его высота составляет более половины высоты раковины; пенис тонкий, изогнутый, дистальная его часть вытянута и закруглена..... *Paraelona socialis* (Westerlund, 1886)
- 22(19) Раковина иной формы, обороты выпуклые..... Род *Opisthorchophorus*
- 25(28) Раковина кубаревидная или яйцевидно-коническая, отношение ширины раковины к ее высоте не меньше 0,66
- 26(27) Раковина кубаревидная, последний оборот вздут, пенис узкий, со слабо заостренным дистальным концом *Opisthorchophorus baudonianus* (Gassies, 1859)
- 27(26) Раковина яйцевидно-коническая, последний оборот вздут слабо, пенис тонкий и длинный на всем своем протяжении, часто с очень длинным, бичевидным, заостренным дистальным концом *O. valvatoides* Beriozkina et Starobogatov in Beriozkina, Levina et Starobogatov, 1995
- 28(25) Раковина коническая или узкоконическая, почти башневидная, отношение ширины раковины к ее высоте не больше 0,62
- 29(28) Раковина коническая, крупная; апикальный угол больше 60°; пенис тонкий, изогнутый, дистальная его часть вытянута и закруглена*Opisthorchophorus troscheli* (Paasch, 1842)
- 30(29) Раковина узкоконическая, почти башневидная, изящная, апикальный угол меньше 60°; пенис узкий, серповидный, с укороченным и слабо заостренным дистальным концом *Opisthorchophorus abacumovae* Andreeva et Starobogatov, 2001

Генетические маркеры возбудителя описторхоза выявлены в моллюсках, отловленных в водоемах Тарского, Омского и Тюкалинского районов Омской области и на территории г. Омска. В Тарском районе Омской области ДНК описторхисов детектирована в 13 из 97 пулов ($13,4 \pm 3,4\%$), сформированных из 320 экз. *Digyracidum starobogatovi*, в двух из 17 пулов ($11,8 \pm 7,8\%$) *D. bourguignati* (47 экз.) и в 1 пробе *Boreoelona contortrix*, составленной из 4 особей. В Тюкалинском районе – только в одном из 6 пулов (18 экз.) *Digyracidum starobogatovi* ($16,7 \pm 15,2\%$). В Омском районе положительной, по результатам ПЦР, оказалась единственная проба *D. bourguignati*, состоящая из трех особей. При исследовании битиниид из коллекции 2005 г., собранных на территории г. Омска, генетические маркеры *Opisthorchis felineus* выявлены в одном из 6 пулов, сформированных из 8 особей *Opistorchophorus troscheli* ($16,7 \pm 15,2\%$). Положительная реакция на наличие партенид описторхид ПЦР-методом также выявлена у 3 экз. *Boreoelona sp.* из пойменного водоема р. Большой Балык (Тюменская область, 2019 г.). При исследовании Bithyniidae из водоемов Седельниковского района Омской области и Усть-Таркского района Новосибирской области генетические маркеры возбудителя описторхоза не выявлены.

Расчетная индивидуальная зараженность *Digyracidum starobogatovi* составила 0,04%, *D. bourguignati* – 0,07%. Для *Opistorchophorus troscheli*, *Boreoelona sp.* и *B. contortrix* индивидуальную зараженность не рассчитывалась ввиду небольшого числа моллюсков. Для оценки индивидуальной зараженности как выявленных первых промежуточных хозяев *Opisthorchis felineus*, так и вероятных, в ряде районов Омской, а также Новосибирской областей планируются дальнейшие исследования.

Таким образом, в наших сборах из водоемов Омской, Новосибирской и Тюменской областей идентифицировано 15 видов моллюсков семейства Bithyniidae, из которых в качестве первого промежуточного хозяина возбудителя описторхоза ПЦР-методом зарегистрированы *Digyracidum starobogatovi*, *D. bourguignati*, *Opistorchophorus troscheli*, *Boreoelona sp.* и *B. contortrix*.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

- Андреева С. И. 2022. Находки пресноводного брюхоногого моллюска *Opistorchophorus valvatooides* в водоемах Урала и Западной Сибири. *Фауна Урала и Сибири*, 2: 7–14.
- Андреева С. И. 2023. Моллюски семейства Bithyniidae (Mollusca, Gastropoda) Тюменской области. *Ruthenica: Русский малакологический журнал*, 33(2): 47–57.
- Андреева С.И., Старобогатов Я.И. 2001. Новый вид рода *Opisthorchophorus* (Gastropoda, Pectinibranchia, Bithyniidae) из Западной Сибири. *Ruthenica: Русский малакологический журнал*, 11(1): 77–78.
- Андреева С.И., Абакумова Е.А. 2003. Моллюски рода *Paraelona* из водоемов Западно-Сибирской равнины (Gastropoda, Pectinibranchia, Bithyniidae). *Ruthenica: Русский малакологический журнал*, 13(2): 139–140.
- Катохин А.В., Кузменкин Д.В., Малых И.М., Кислова Ю.А., Романов К.В. 2017. К изучению морфологической и генетической изменчивости сибирских представителей рода *Boreoelona* (Bithyniidae). *Актуальные вопросы современной малакологии: Сборник научных трудов Всероссийской научной конференции*. Белгород, 52–57.
- Крылова Е.Н., Катохин А.В., Ковешников М.И., Кириллов В.В. 2023. К исследованию описторхозной инвазии на юге Западной Сибири (бассейн р. Обь). *Вопросы экологии водоёмов и интенсификации рыбного хозяйства Сибири* / отв. ред. Д.С. Воробьев, В.И. Романов. – Томск, 55–61.
- Лазуткина Е.А., Андреева С.И., Андреев Н.И. 2014. Моллюски рода *Digyracidum* Locard, 1882 (Gastropoda, Pectinibranchia) в водоемах Западной Сибири и Урала. *Ruthenica: Русский малакологический журнал*, 24(1): 15–23.
- Романов К.В., Катохин А.В., Мордвинов В.А. 2010. Молекулярная филогения видов моллюсков семейства Bithyniidae на основе CO1- и ITS1 последовательностей.

Биоразнообразие: глобальные и региональные процессы: материалы Всерос. конф. молодых ученых. Улан-Удэ, 14-17 сентября 2010 г. Улан-Удэ, 11–13.

- Старобогатов Я. И., Прозорова Л. А., Богатов В. В., Саенко Е. М. 2004. Моллюски. *Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий*. СПб., Т. 6: 9–491.
- Першко І.О. 2010. Особливості каріології представників родини Bithyniidae (Mollusca: Gastropoda: Pectinibranchia) фауни України. *The Journal of V.N. Karazin Kharkiv National University. Series: biology*, 12(920): 98–103.
- Beriozkina G. V., Levina O. V., Starobogatov Ya. I. 1995. Revision of Bithyniidae from European Russia and Ukraine. *Ruthenica. Rus. Malacological J.*, 5(3): 27–38.
- Yurlova N.I., Yadrenkina E.N., Rastyazhenko N.M., Serbina E.A., Glupov V.V. 2017. Opisthorchiasis in Western Siberia: Epidemiology and distribution in human, fish, snail, and animal populations. *Parasitology International* 66(4): 355–364.
- Williams C. J., Moffitt C. M. 2001. A Critique of Methods of Sampling and Reporting Pathogens in Populations of Fish. *Journal of Aquatic Animal Health*, 13: 300–309.

SHELLFISHES OF THE FAMILY BITHYNIIDAE: SPECIES DIVERSITY AND INFECTION BY THE CAUSE OF OPISTHORCHIASIS IN SELECTED TERRITORIES OF WESTERN SIBERIA

S.I. Andreeva¹, O.Yu. Starostina², A.V. Sverdlova², T.S. Ryazanova², A.V. Karimov²

¹*Omsk State Transport University, Omsk, Russia*

²*Federal budgetary Institution of Science «Omsk Research Institute of Natural Foci Infectious» of the Federal Service on Customers Rights Protection and Human Well-Being Surveillance, Omsk, Russia*

siandreeva@yandex.ru

Keywords: gastropods, first intermediate host, infestation with Bithyniidae

Abstract: The results of species identification of mollusks of the Bithyniidae family from reservoirs and watercourses of Western Siberia are presented. 15 species of mollusks of the Bithyniidae family have been identified, of which *Digyracidum starobogatovi*, *D. bourguignati*, *Opisthorchophorus troscheli*, *Boreoelona* sp. and *B. contortrix* have been registered as the first intermediate host of the pathogen of opisthorchiasis by PCR.

ТЕСТИРОВАНИЕ СУЩЕСТВУЮЩИХ КЛАССИФИКАЦИЙ ВОДНЫХ ОБЪЕКТОВ И ПОДХОДЫ К СОЗДАНИЮ ТИПОЛОГИИ НА ОСНОВЕ СОСТАВА МАЛАКОЦЕНОЗОВ БАСЕЙНА РЕКИ БОЛЬШОЙ ЮГАН (СРЕДНЕЕ ПРИОБЬЕ)

Е.С. Бабушкин^{1,2}, М.В. Винарский³

¹*Сургутский государственный университет, Сургут, Россия*

²*Тюменский научный центр, Тюмень, Россия*

³*Санкт-Петербургский государственный университет, Санкт-Петербург, Россия*
babushkines@yandex.ru

Ключевые слова: пресноводные моллюски, статистический анализ, Западная Сибирь

Существует большое число классификаций водных объектов, используемых в гидробиологических исследованиях, однако ни одна из них не стала общепринятой. При этом проблема типологии водоемов и водотоков одной из первых возникает перед

исследователем, сопровождая весь процесс работы вплоть до этапа осмысления полученных результатов. Классификация водных объектов актуальна не только в качестве самостоятельной задачи, но и для выявления особенностей распределения видов по местообитаниям, моделирования и прогноза будущих изменений, что с развитием нейронных сетей, искусственного интеллекта становится рутинной задачей. Ее важность и злободневность в условиях изменений глобальной экосистемы Земли едва ли нуждается в особом доказательстве.

При изучении водных беспозвоночных традиционно используется ряд имеющихся в литературе априорных типологий водоемов и водотоков. Гидробиологи Западной Сибири уже на протяжении более чем полувека делят природные водные объекты на: 1) речные воды (водотоки), 2) придаточные водоемы рек, 3) пойменные водоемы и 4) материковые озера (Johansen, 1966; Johansen et al., 1981; Pavlov, Mochek, 2006; далее классификация Б.Г. Иоганзена). В течение последнего десятилетия активно исследуется роль продольной и латеральной гидрологической связанности в формировании сообществ водных животных (Bellmore et al., 2015; Dube et al., 2019; Reis et al., 2019). Сторонники данного подхода выделяют несколько дискретных типов пресноводных экосистем: 1) основное русло реки, 2) водоемы, постоянно связанные с основным руслом, 3) регулярно связанные во время безледного периода, 4) соединяющиеся иногда, во время сильных половодий и паводков, 5) практически изолированные, восстанавливающие связь с руслом в результате экстремальных половодий и паводков, либо непосредственно не связанные (Guan et al., 2023; далее классификация Q. Guan et al.).

В настоящей работе мы тестируем две эти классификации водных объектов статистическими методами, используя данные о населении пресноводных моллюсков бассейна р. Большой Юган (Западная Сибирь, Среднее Приобье). Мы использовали данные многолетних мониторинговых исследований, проведенных в 2010–2017 гг. в заповеднике «Юганский» и сопредельных районах. За это время в 66 различных водоемах и водотоках дночерпателем Петерсена было отобрано 526 количественных проб, в которых обнаружено 8 620 экз. пресноводных моллюсков. Характеристика района работ, описание методов и подходов исследований, результаты изучения фауны и населения моллюсков опубликованы ранее (Andreev et al., 2016; Babushkin, 2018; Babushkin et al., 2023). Информация о видовой принадлежности собранных моллюсков была приведена в соответствии с недавними таксономическими ревизиями (Aksenova et al., 2018; Bolotov et al., 2020; Bepalaya et al., 2024), номенклатура приведена по международной базе MolluscaBase (<https://www.molluscabase.org/>).

При проведении ординации видов и местообитаний использована информация о следующих факторах среды:

- бассейновые или ландшафтные – принадлежность к речному бассейну (Негусьях, Малый Юган, Большой Юган); участок течения (верховья, средняя часть, низовья); порядок притока; расстояние от русла до каждого водоема; тип водоема по Б.Г. Иоганзену и по Q. Guan et al.

- локальных местообитаний – средняя глубина в местах сборов моллюсков (в метрах); наличие и скорость течения воды (балльная оценка); глазомерная оценка содержания (доля) детрита, ила, песка, водных растений и лесной подстилки в составе субстратов, с которых были собраны моллюски.

Для сравнения изменчивости малакоценозов различных типов водных объектов использовали многомерный однофакторный непараметрический аналог дисперсионного анализа One-way ANOSIM, поскольку нормальность многомерного распределения в анализируемом наборе данных не наблюдается. Тест One-way ANOSIM в целом подтвердил обоснованность классификации Б.Г. Иоганзена. Изменчивость внутри групп немного, но статистически значимо была ниже, чем между ними ($R = 0,3$; $p = 0,0003$). Однако, не все группы различались между собой. Слабые, но значимые различия обнаружены между реками

и придаточными водоемами ($R = 0,3; p = 0,0041$), реками и пойменными водоемами ($R = 0,4; p = 0,0008$), придаточными и пойменными водоемами ($R = 0,3; p = 0,0162$).

Для классификации водных объектов по латеральной гидрологической связанности тот же тест показал схожие результаты – изменчивость внутри групп была несколько ниже, чем между ними ($R = 0,3; p = 0,0002$). Слабые, но значимые различия обнаружены между руслами рек и всеми остальными тестируемыми типами: водоемами, лишь иногда соединяющимися с основным руслом (частично можно отождествить с пойменными водоемами; $R = 0,4; p = 0,0049$), водоемами, регулярно (отчасти – это придаточные водоемы; $R = 0,3; p = 0,0041$) и водоемами, связанными с ними постоянно ($R = 0,3; p = 0,0498$).

В обоих случаях схожие результаты получены как при анализе видового состава, так и данных обилия (отдельно численности и биомассы). При тестировании классификации Б.Г. Иоганзена наиболее убедительные результаты получены при анализе бинарной матрицы присутствия-отсутствия видов, с использованием индекса Дайса, в качестве меры дистанции. В случае с классификацией по латеральной гидрологической связанности, только при анализе матрицы биомассы статистически значимые различия получены еще для одной пары водоемов: связанных с основным руслом иногда («пойменных») и связанных с ним регулярно («придаточных») ($R = 0,2; p = 0,0464$), при этом в качестве меры дистанции использован индекс Брея-Кертиса. В этой части обе классификации очень близки и подтверждаются статистическими выводами.

Отсутствие значимых различий между малакоценозами материковых озер и других типов водных объектов, особенно водотоков, можно объяснить небольшим количеством водоемов этого типа, включенным в анализ. Кроме того, ни один из анализируемых водоемов нельзя отнести к типу практически изолированных водных объектов в классификации по латеральной гидрологической связанности, который логично соответствует материковым озерам. Все включенные в анализ озера, по-видимому, не связанные с реками по происхождению и значительно удаленные друг от друга, оказались связанными с речными руслами постоянно действующими ручьями-протоками, длиной от 1,2 до 3,2 км. В обследованных практически полностью изолированных от рек водоемах ($N = 6$) моллюски не были обнаружены, либо находки были единичными.

В результате кластерного анализа данных о составе малакоценозов бассейна р. Большой Юган на основе индекса Дайса мы получили надежное разделение (бутстреп-поддержка 100%) всех обследованных водных объектов только на два почти равных кластера. Деление на более мелкие кластеры имело слабые поддержки, поэтому далее мы их не анализировали. Один из двух больших кластеров содержал реки, протоку и заливы-курьи, регулярно связанные с руслами во время безледного периода, второй – все остальные типы водных объектов. Детальный анализ второго кластера показал, что он состоит из водоемов и водотоков с лентическими условиями: 1) придаточных, пойменных, материковых, по одной классификации, – соединяющихся с основным руслом иногда и постоянно связанных с ним, по другой, а также 2) нескольких ручьев и малых рек. Последние вытекают из озер (ручей из оз. Египамынглор), впадают в более крупную реку через старицу (Вачемпеу и Хомысигай), либо во время исследований были запружены дорожной насыпью (Угутка в среднем течении) или паводком на принимающей приток реке (Енорд и Хильхигый). Кластерный анализ на основе данных обилия (численности и биомассы) не был успешным. В целом, при помощи этого метода анализа не удалось ни подтвердить, ни опровергнуть выделение каких-либо типов водных объектов из рассматриваемых классификаций.

Для построения классификации водных объектов бассейна р. Большой Юган на основе существующих естественных связей проведена ординация видов и местообитаний. Метод непрямой ординации, не требующий нормального распределения признаков – неметрическое многомерное шкалирование (NMDS) показал лишь слабые тенденции: 1) к разделению на группы лентических и лотических водоемов, соответствующие результатам кластерного анализа, 2) к обособлению группы водоемов, соединяющихся с основным руслом иногда, во

время сильных половодий и паводков («пойменных»), что также соответствует вышеизложенным результатам.

Метод прямой ординации с учетом факторов среды – канонический анализ соответствий (ССА), с одной стороны еще раз показал, что облака групп сильно перекрываются, с другой – подтвердил обособление малых водотоков с лентическими условиями и показал в градиентах факторов среды три основных типа малакоценозов. В водотоках с интенсивным течением, естественно с учетом региональных особенностей (равнина, отсутствие горного рельефа), формируются речные малакоценозы (*Sphaerium asiaticum*, *Pisidium amnicum*, *Euglesa supina* и др.), в водоемах с лентическими условиями – малакоценозы мягких грунтов (*Valvata depressa*, *V. sorensis*, *Gyraulus stromi* и др.). Между этими крайними типами складываются различные переходные малакоценозы со значительным участием эврибионтных видов (*Sphaerium corneum*, *Euglesa casertana*, *E. subtruncata* и др.).

Однако, наиболее надежные (80,9% объясненной дисперсии) и статистически значимые ($p = 0,02, 999$ перестановок) результаты ординации получены путем канонического анализа соответствий с использованием всего пяти факторов: латеральной гидрологической связанности, а также доли в составе грунта песка, ила, детрита и сапропеля (Рис. 1).

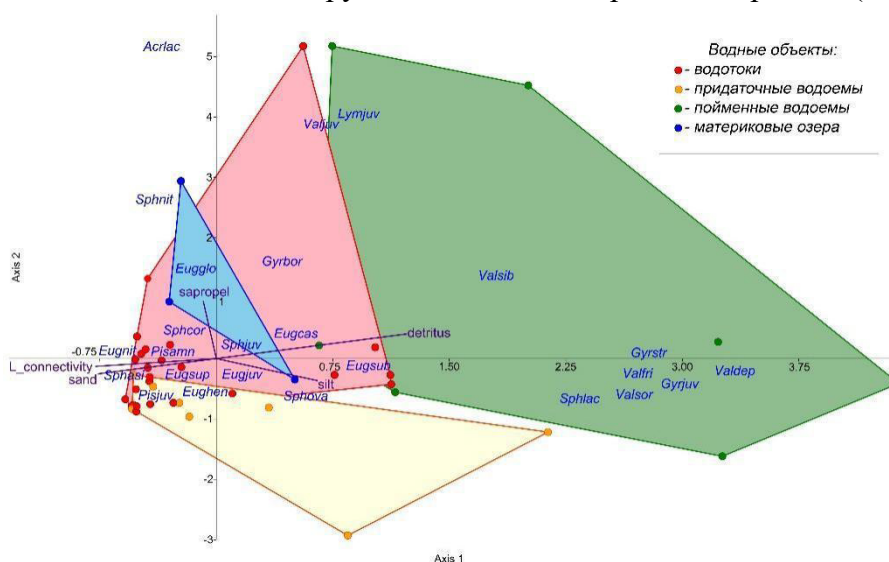


Рисунок 1 – Ординационная диаграмма канонического анализа соответствий (ССА) видов и местообитаний пресноводных моллюсков Бассейна р. Большой Юган. L_connectivity – тип водного объекта по латеральной гидрологической связанности; sand, silt, detritus, sapropel – доля в составе грунта песка, ила, детрита и сапропеля, соответственно. Синим даны аббревиатуры таксонов моллюсков: Sphasi – *Sphaerium asiaticum*; Sphcor – *Sph. corneum*; Sphlac – *Sph. lacustre*; Sphnit – *Sph. nitidum*; Sphova – *Sph. ovale*; Sphjuv – неидентифицированная молодь рода *Sphaerium*; Pisamn – *Pisidium amnicum*; Pisjuv – неидентифицированная молодь рода *Pisidium*; Eugcas – *Euglesa casertana*; Eugglo – *E. globularis*; Eughen – *E. henslowana*; Eugnit – *E. nitida*; Eugsub – *E. subtruncata*; Eugsup – *E. supina*; Eugjuv – неидентифицированная молодь рода *Euglesa*; Valdep – *Valvata depressa*; Valfri – *V. frigida*; Valsib – *V. sibirica*; Valsor – *V. sorensis*; Valjuv – неидентифицированная молодь рода *Valvata*; Acrlac – *Acroloxus lacustris*; Lymjuv – неидентифицированная молодь семейства *Lymnaeidae*; Gyrbor – *Gyraulus borealis*; Gyrstr – *G. stroemi*; Gyrjuv – неидентифицированная молодь рода *Gyraulus*

Облака групп, выделенных по классификации Б.Г. Иоганзена, практически не перекрываются, за исключением материковых озер, причины этого «перекрывания», другими словами, высокого сходства состава малакоценозов, по-видимому, объясняются связью с реками и обсуждены выше. Таким образом, латеральная гидрологическая связанность и тип грунта – факторы, оказывающие наибольшее влияние на распределение

моллюсков в районе исследований. С учетом полученных результатов мы предлагаем следующую классификацию водных объектов (Табл. 1).

Таблица 1 – Классификация водных объектов бассейна р. Большой Юган на основе гидрологических характеристик и состава малакоценозов

№	Тип водного объекта	Гидрологические характеристики	Характерные виды моллюсков	Источник информации
1	Водотоки	основные русла и протоки, их заливы (курьи); преобладают песчаные и илистые грунты	<i>Sphaerium asiaticum</i> , <i>Pisidium amnicum</i> , <i>Euglesa nitida</i> , <i>E. supina</i>	текущее исследование
2	Придаточные водоемы	старые русла рек, их проток, сохраняющие периодическую связь с основным руслом; в грунтах преобладает ил и детрит	<i>Sphaerium ovale</i> , эврибионты и речные виды	текущее исследование
3	Пойменные водоемы	водоемы в поймах рек, заливаемые речными водами нерегулярно; в грунтах много растительных остатков, детрита	<i>Sphaerium lacustre</i> , <i>Valvata depressa</i> , <i>V. sorensis</i> , <i>Gyraulus stroemi</i>	текущее исследование
4	Материковые озера	водоемы, не связанные по происхождению с реками, располагаются вне речных пойм; грунты различные	эврибионты и речные виды, в т.ч. <i>Sphaerium nitidum</i> , <i>Euglesa globularis</i> , <i>Acroloxus lacustris</i>	текущее исследование
5	Временные водоемы	периодически и/или не периодически высыхают в течение года, грунт содержит древесные остатки и лесную подстилку	<i>Stagnicola saridalensis</i> , <i>Ladislavella terebra</i> , <i>Aplexa hypnorum</i> , <i>Gyraulus borealis</i> , <i>G. stroemi</i>	Babushkin et al., 2023
6	Мадидные водоемы	тонкая пленка воды на илистом и/или глинистом субстрате с примесью песка и детрита	<i>Galba truncatula</i> , <i>Ampullaceana balthica</i> , <i>A. fontinalis</i> , <i>A. intermedia</i> , <i>A. lagotis</i> , <i>Peregriana dolgini</i> , <i>Oxyloma</i>	Babushkin et al., 2023
7	Водоемы и водотоки болот	высокое обилие макрофитов, медленный или отсутствующий сток, стабильность гидрологического режима в течение года	<i>Valvata sibirica</i> , <i>Bathyomphalus contortus</i>	Babushkin et al., 2023

Исследование выполнено в рамках проекта Департамента образования и науки Ханты-Мансийского автономного округа – Югры (№ 2023-227-04), а также государственного задания Министерства науки и высшего образования РФ (ИПОС ТюмНЦ СО РАН, тема № FWRZ-2021-0006).

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

- Aksenova O.V., Bolotov I.N., Gofarov M.Y., Kondakov A.V., Vinarski M.V., Bespalaya Y.V., Kolosova Y.S., Palatov D.M., Sokolova S.E., Spitsyn V.M., Tomilova A.A., Travina O.V., Vikhrev I.V. 2018. Species richness, molecular taxonomy and biogeography of the radicine pond snails (Gastropoda: Lymnaeidae) in the Old World. *Scientific Reports*, 8(1): 1–17. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-29451-1>
- Andreev N.I., Andreeva S.I., Babushkin E.S. 2016. The fauna and distribution of Bivalvia of the Malyi Yugan river basin (Middle Ob Region). *Ruthenica: Russian malacological journal*, 26(3–4): 191–201 [In Russian].
- Babushkin E.S. 2018. *Freshwater mollusks of the Bolshoy Yugan River basin (fauna and ecology)*. Abstract of PhD Thesis. Borok, 22 p. [In Russian].
- Babushkin E.S., Andreeva S.I., Nekhaev I.O., Vinarski M.V. 2023. The “Minor water bodies” and their malacofauna: are freshwater gastropod communities usable for habitat classification? *Water*, 15(6): 1178. <https://doi.org/10.3390/w15061178>
- Bellmore J.R., Baxter C.V., Connolly P.J. 2015. Spatial complexity reduces interaction strengths in the meta-food web of a river floodplain mosaic. *Ecology*, 96: 274–283. <https://doi.org/10.1890/14-0733.1>
- Bespalaya Yu.V., Vinarski M.V., Aksenova O.V., Babushkin E.S., Gofarov M.Yu., Kondakov A.V., Konopleva E.S., Kropotin A.V., Mabrouki Y., Ovchankova N.B., Palatov D.M., Sokolova S.E., Shevchenko A.R., Travina O.V., Taybi A.F., Soboleva A.A., Zubrii N.A., Bolotov I.N. 2024. Phylogeny, taxonomy, and biogeography of the Sphaeriinae (Bivalvia: Sphaeriidae). *Zoological Journal of the Linnean Society*, 201: 305–338. <https://doi.org/10.1093/zoolinnea/zlad139>
- Bolotov I.N., Kondakov A.V., Konopleva E.S., Vikhrev I.V., Aksenova O.V., Aksenov A.S., Bespalaya Y.V., Borovskoy A.V., Danilov P.P., Dvoryankin G.A., Gofarov M.Y., Kabakov M.B., Klishko O.K., Kolosova Y.S., Lyubas A.A., Novoselov A.P., Palatov D.M., Savvinov G.N., Solomonov N.M., Spitsyn V.M., Sokolova S.E., Tomilova A.A., Froufe E., Bogan A.E., Lopes-Lima M., Makhrov A.A., Vinarski M.V. 2020. Integrative taxonomy, biogeography and conservation of freshwater mussels (Unionidae) in Russia. *Scientific Reports*, 10(1): 1–20. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-59867-7>
- Dube T., Pinceel T., De Necker L., Wepener V., Lemmens P., Brendonck L. 2019. Lateral hydrological connectivity differentially affects the community characteristics of multiple groups of aquatic invertebrates in tropical wetland pans in South Africa. *Freshwater Biology*, 64: 2189–2203. <https://doi.org/10.1111/fwb.13406>
- Guan Q., Wu H., Xu L., Kang Y., Lu K., Liu D., Han D., Xue Z., Yuan Y., Wang W., Zhang Z. 2023. Hydrological connectivity shapes multiple diversity facets of snail (Mollusca: Gastropoda) assemblages in freshwater floodplain wetlands. *Ecological Indicators*, 153: 110467. <https://doi.org/10.1016/J.ECOLIND.2023.110467>
- Johansen B.H. 1966. The principle of unity of biotope and biocenosis. In: Zemtsov A.A. (Ed.). *Voprosy geografii Sibiri*, 6: 142–154 [In Russian].
- Johansen B.H., Glazyrina E.I., Zaloznyi N.A., Medvedev F.S., Novikov E.A., Novikova O.D., Ruzanova A.I., Faizova L.V. 1981. Succession of aquatic ecosystems in the Middle Ob basin. In: Maksimov A.A. (Ed.). *Sukcessii zhivotnogo naseleniya v biotsenozakh poimyy reki Obi*. Nauka, Novosibirsk: 78–99 [In Russian].
- Pavlov D.S., Mochev A.D. 2006. Ecological sketch of the Ob-Irtysh basin. In: Pavlov D.S., Mochev A.D. (Eds.). *Ekologiya ryb Ob-Irtyshskogo basseina*. KMK Scientific Press, Moscow: 6–22 [In Russian].
- Reis V., Hermoso V., Hamilton S.K., Bunn S.E., Linke S. 2019. Conservation planning for river-wetland mosaics: a flexible spatial approach to integrate floodplain and upstream catchment connectivity. *Biological Conservation*, 236: 356–365. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2019.05.042>

A TESTING OF EXISTING CLASSIFICATIONS OF WATER OBJECTS AND
THE APPROACHES TO DEVELOPMENT OF THEIR TYPOLOGY BASED ON SPECIES
CONTENT OF MALACOCOENOSSES OF THE BOLSHOY YUGAN RIVER BASIN
(MIDDLE OB BASIN)

E.S. Babushkin^{1,2}, M.V. Vinarski³

¹ *Surgut State University, Surgut, Russia*

² *Tyumen Scientific Centre RAS, Tyumen, Russia*

³ *Saint-Petersburg State University, St.-Petersburg, Russia*

babushkines@yandex.ru

Keywords: freshwater mollusks, statistical analysis, Western Siberia

Abstract: We report some results of an empirical testing of two existing classifications of freshwater habitats (waterbodies and watercourses) – these of Ioganzen (1966) and Guan et al. (2023) – based on the data on mollusks of the Bolshoy Yugan River basin (Middle Ob River basin). Both qualitative and quantitative indicators of mollusk communities were included into analyses as well as the values of some abiotic parameters of the studied habitats, which are important for mollusks' life. A set of statistical approaches was used to create a workable typology of the water objects. Though both classifications we tested proved to be statistically sound and ecologically valid, we propose here our own typology of the waterbodies, which included seven types of aquatic habitats: 1) streams; 2) waterbodies connected to riverbeds; 3) floodplain habitats; 4) watershed lakes; 5) temporary habitats; 6) madide habitats; 7) swampy waterbodies and watercourses.

**ГЕНЕТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ ХЕМОСИМБИОТРОФНОГО
ДВУСТВОРЧАТОГО МОЛЛЮСКА *CALYPTOGENA PACIFICA* (VESICOMYIDAE)
ВОССТАНОВИТЕЛЬНЫХ БИОТОПОВ БЕРИНГОВА МОРЯ ПО ДАННЫМ ОБ
ИЗМЕНЧИВОСТИ COI И ND4**

Д.А. Белов, А.В. Кременецкая, Е.М. Крылова

Институт океанологии им. П.П. Ширшова РАН (ИО РАН), Москва, Россия

Belov.da@ocean.ru

Ключевые слова: Pliocardiinae, метановые выходы, гидротермы, COI, ND4

Моллюски подсемейства Pliocardiinae (Vesicomylidae) ведут симбиотический образ жизни, сосуществуя с хемоавтотрофными гамма-протеобактериями, окисляющими сульфиды. Бактерии обитают в эпителиальных клетках жабр моллюсков и синтезируют органические соединения, которые служат основным, а возможно, и единственным источником питания для моллюсков-хозяев. Для поддержания жизнедеятельности бактериям необходимы сульфиды, которые имеются в специфических восстановительных биотопах на дне океана, таких как гидротермальные источники, холодные метановые выходы и скопления разлагающегося органического вещества, например скелеты китов. Эти местообитания значительно отличаются от окружающей среды по физическим и химическим условиям и разделены протяженными участками, непригодными для жизни плиокардин.

Calyplogena pacifica Dall, 1891 (Pliocardiinae) обитает в восстановительных биотопах в восточной части Тихого океана, от пролива Диксон-Энтранс (Британская Колумбия) на севере до полуострова Калифорния на юге, на глубинах от 361 до 2423 метров. Кроме того, моллюск встречен в западной части Берингова моря в двух районах, расположенных на расстоянии 800 км друг от друга: на вулкане Пийпа (470-490 м) (Krylova, Sahling, 2006) и на

Коряжском склоне (400-695 м) (Данилин, 2013). Условия жизни калиптоген в гидротермальных биотопах вулкана Пийпа и в районе холодных метановых выходов Коряжского склона различны (Rybakova et al., 2022; 2023). На вулкане, помимо повышенной температуры (зарегистрированная максимальная температура гидротермальных флюидов на выходе - около 10°C), наблюдаются более высокие концентрации тяжелых металлов в придонной воде; например, концентрация Mn на 3 порядка превышает концентрацию, отмеченную для Коряжского склона (Demina et al., 2021; 2022). В связи с различиями физико-химических условий районов обитания, а также с их пространственной разобщенностью, возникают вопросы о том, есть ли генетические отличия популяций *S. pacifica* из восстановительных биотопов различных типов Берингова моря, и различаются ли пространственно удаленные популяции Берингова моря и восточной части Тихого океана. Эта информация необходима для выявления путей формирования фаун восстановительных биотопов различных районов.

В ходе 75-го и 82-го рейсов судна «Академик М.А. Лаврентьев», организованных ННЦМБ ДВО РАН (г. Владивосток) в 2016 и 2018 гг. в Берингово море, моллюски были собраны из районов гидротерм (вулкан Пийпа, 470 м) и метановых выходов (Коряжский склон, 660-690 м) с помощью манипулятора телеуправляемого необитаемого подводного аппарата «Команч-18». Ткани ног и аддукторов моллюсков фиксировали в 96% охлажденном этаноле и хранили при температуре -20°C. Для молекулярного анализа использовали фрагменты митохондриальных генов COI и ND4. Кроме того, в анализ была включена 31 последовательность COI и 2 митохондрия *S. pacifica* из восточной части Тихого океана (Genbank; <https://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/>). Полученные результаты были использованы для построения сети гаплотипов с помощью алгоритма медианного сцепления в программе POPART (Leigh, Bryant, 2015).

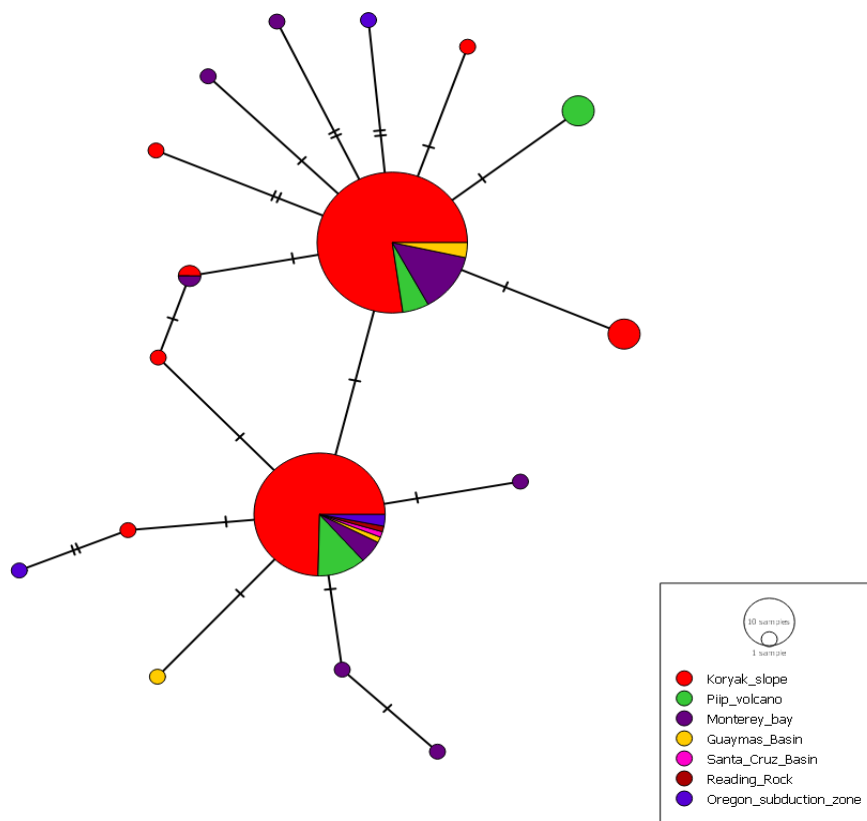


Рисунок 1 – Сеть гаплотипов *Calyptogenia pacifica* по гену COI, представленных в западной части Берингова моря (Коряжский склон и вулкан Пийпа) и восточной части Тихого океана (все остальные местообитания)

Молекулярный анализ с использованием маркера COI для 165 моллюсков (129 образцов с Коряжского склона, 35 – с вулкана Пийпа) на Коряжском склоне выявил 8 гаплотипов, причем 5 из них были уникальными, а один – общим только для склона и залива Монтерей. На вулкане Пийпа было обнаружено 3 гаплотипа, два из которых вошли в группу самых массовых гаплотипов, отмеченных и на Коряжском склоне, и в восточной части Тихого океана, включая залив Монтерей, а один был уникальным (Рис. 1).

Анализ сети гаплотипов, построенной по гену ND4 для 49 образцов (28 образцов с Коряжского склона, 21 образец с вулкана Пийпа), выявил 6 гаплотипов на Коряжском склоне и 5 гаплотипов на вулкане Пийпа при отсутствии уникальных (Рис. 2).

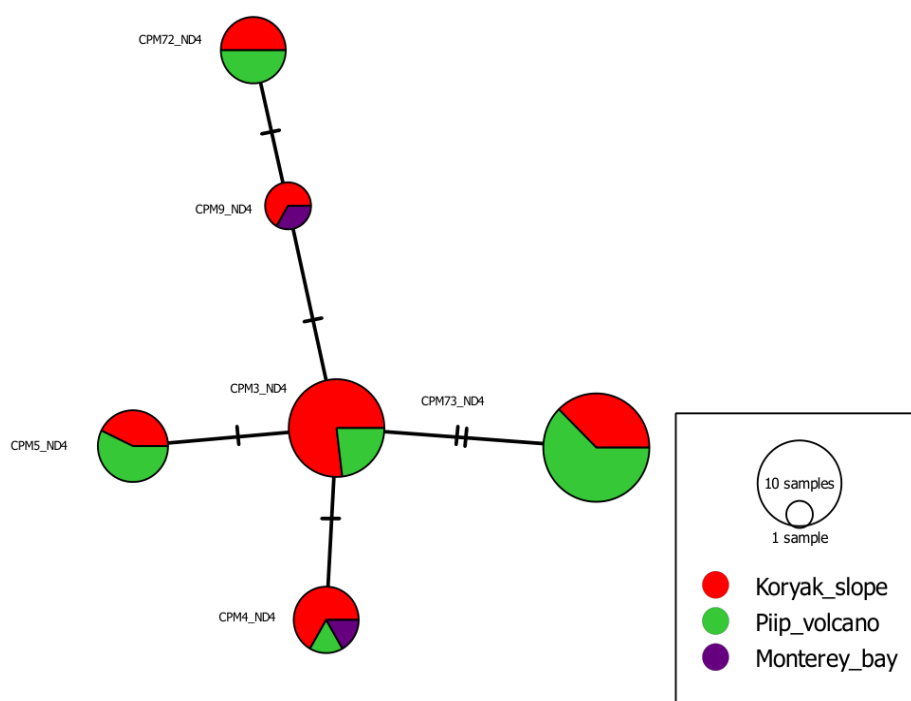


Рисунок 2 – Сеть гаплотипов *Calyptogenia pacifica* по гену ND4, представленных в западной части Берингова моря (Коряжский склон и вулкан Пийпа) и восточной части Тихого океана (залив Монтерей)

Предварительные результаты демонстрируют высокую степень сходства популяций вулкана Пийпа и Коряжского склона Берингова моря, несмотря на различие условий и расстояние в 800 км. Более высокий уровень генетического полиморфизма популяции склона, возможно, объясняется не только большей по численности выборкой, но и отражает реальную ситуацию: на более протяженных, чем гидротермы вулкана, участках метановых выходов склона, обитает более многочисленная популяция. Уровень сходства между популяциями склона и восточной Пацифики выше, чем между популяциями вулкана и восточной Пацифики. Об этом свидетельствует наличие общих гаплотипов только между популяциями залива Монтерей и популяцией склона, причем и для маркера COI, и для ND4. Отсутствие гаплотипов, общих только для вулкана и каких-либо популяций из восточной Пацифики может свидетельствовать о том, что пополнение относительно малочисленной популяции вулкана Пийпа происходит только через Коряжский склон.

Значительное сходство между популяциями Коряжского склона и восточной части Тихого океана предполагает возможность интенсивного генетического обмена. Минимальное расстояние между известными на сегодняшний день местообитаниями *C. pacifica*, расположенными по западному и восточному побережьям Пацифики, составляет

около 3200 км. Механизмы поддержания высокого генетического сходства популяций, разделенных пространствами, непригодными для жизни калиптоген, нуждаются в дополнительных исследованиях.

Авторы выражают благодарность «Национальному научному центру морской биологии» (ННЦМБ) ДВО РАН (г. Владивосток) за организацию и проведение экспедиции, научному составу экспедиции, капитану В.Б. Птушкину и команде судна “Академик М.А. Лаврентьев”, пилотам и техникам ТНПА «Команч» за всестороннюю помощь при сборе материала.

Работа выполнена при поддержке гранта Российского научного фонда N 24-27-00242.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

- Данилин Д.Д. 2013. Двустворчатые моллюски как потенциальные индикаторы районов гидротермальной активности. *Вулканизм и связанные с ним процессы: традиционная региональная Научная конференция, посвященная Дню вулканолога*. Петропавловск-Камчатский, 28–29.
- Demina L.L., Galkin S.V., Krylova E.M., Budko D.F., Solomatina A.S. 2021. Some Biogeochemical Characteristics of the Trace Element Bioaccumulation in the Benthic Fauna of the Piip Volcano (The Southwestern Bering Sea). *Minerals*, 11: 1233. <https://doi.org/10.3390/min11111233>
- Demina L.L., Galkin S.V., Krylova E.M., Polonik N.S., Budko D.F., Solomatina A.S. 2022. Trace metal biogeochemistry in methane seeps on the Koryak slope of the Bering Sea. *Deep-Sea Research II*, 206: 105219. <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2022.105219>
- Krylova E. M., Sahling H. 2006. Recent bivalve molluscs of the genus *Calyplogena* (Vesicomidae). *Journal of Molluscan Studies*, 72: 359–395.
- Leigh J. W., Bryant D. 2015. POPART: full-feature software for haplotype network construction. *Methods in ecology and evolution*, 6: 1110–1116.
- Rybakova E., Krylova E., Mordukhovich V., Galkin S., Alalykina I., Sanamyan N., Nekhaev I., Vinogradov G., Shilov V., Pakhnevich A., Gebruk A., Adrianov A., 2023. Mega- and macrofauna of the hydrothermally active submarine Piip Volcano (the southwestern Bering Sea). *Deep-Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 208: 105268. <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2023.105268>
- Rybakova E., Krylova E., Mordukhovich V., Galkin S., Alalykina I., Smirnov I., Sanamyan N., Nekhaev I., Vinogradov G., Shilov V., Prudkovsky A., Kolpakov E., Gebruk A., Adrianov A. 2022. Methane seep communities on the Koryak slope in the Bering Sea. *Deep-Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography*, 204: 105203. <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2022.105203>

POPULATION GENETIC STRUCTURE OF THE CHEMOSYMBIOTROPHIC BIVALVE *CALYPTOGENA PACIFICA* IN REDUCING BIOTOPES OF THE BERING SEA ON THE BASIS OF DATA ON VARIABILITY OF COI AND ND4

D.A. Belov, A.V. Kremenetskaia, E.M. Krylova

Shirshov Institute of Oceanology, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia
Belov.da@ocean.ru

Keywords: Pliocardiinae, methane seeps, hydrothermal vents, COI, NH4

Abstract: *Calyplogena pacifica* (Bivalvia: Vesicomidae: Pliocardiinae) lives in symbiosis with chemoautotrophic bacteria that provide nutrition for the molluscs. This species inhabits reducing biotopes in the eastern and western Pacific. To investigate the genetic relationships between spatially distant populations of hydrothermal vents and methane seeps, samples were collected from the Piip Volcano and Koryak Slope in the Bering Sea. Molecular analysis using

mitochondrial markers (COI, ND4) revealed a high degree of similarity between the Bering Sea populations. The level of similarity between the slope and eastern Pacific populations is higher than between the volcano and eastern Pacific populations. These results suggest intense gene flow between populations of the western and eastern Pacific.

ФАУНА ПРЭСНОВОДНЫХ МОЛЛЮСКОВ ОСТРОВА БЕРИНГА (КОМАНДОРСКИЕ ОСТРОВА, КАМЧАТСКИЙ КРАЙ, РОССИЯ)

Ю.В. Беспалая¹, О.В. Аксёнова¹, А.С. Аксёнов², С.Е. Соколова¹, А.В. Кропотин¹,
О.В. Травина¹, И.С. Хребтова¹, А.В. Кондаков¹, Т.А. Елисева¹, Н.А. Зубрий¹,
Е.В. Буторина²

¹ФИЦКИА УрО РАН, г. Архангельск, Россия

²САФУ им. М.В. Ломоносова, г. Архангельск, Россия

jbespalaja@yandex.ru

Ключевые слова: пресноводные моллюски, фауна, видовое разнообразие, Командорские острова

Несмотря на длительную историю исследований пресноводной фауны Дальнего Востока России (Розен, 1926; Старобогатов, Стрелецкая, 1967; Старобогатов, Будникова, 1985, Корнюшин, 1996; Aksenova et al., 2016), малакофауна Командорских островов остается малоизученной. Первые сведения о пресноводных моллюсках о-ва Беринга были получены У.Х. Даллом (Dall, 1884), по его данным на Командорских островах обитают только три вида пресноводных моллюсков – *Limnaea ovata* Draparnaud, *Limnaea humilis* Say и *Pisidium aequilatele* Prime. В дальнейшем исследования моллюсков проводились в рамках гидробиологических исследований (Чужекова, Сажнев, 2013), в результате которых было обнаружено два вида моллюсков *Radix* sp. и *Euglesa* sp.

В настоящее время территория Командорских островов с прилегающей акваторией является крупнейшим национальным парком России. Очевидно, что инвентаризация фауны, в том числе пресноводных моллюсков, необходима для оценки и сохранения биологического разнообразия этой уникальной территории.

Исследование проводилось на острове Беринга (Командорские острова, Камчатский край, Россия). Моллюски были собраны в июне 2022 года из семи озер и одного ручья. Всего на 19 станциях было собрано 106 проб бентоса с 2113 экз. моллюсков. Применяемые методики отбора и последующей обработки собранного материала изложены в наших публикациях (Bespalaya et al., 2021, 2022). Достоверность видового определения помимо морфолого-анатомических данных подтверждена результатами молекулярно-генетического анализа.

В ходе исследований выявлено 12 видов пресноводных моллюсков, относящихся к 4 родам и 2 семействам. Наибольшее видовое богатство (10 видов) обнаружено у семейства Sphaeriidae, представленное видами: *Sphaerium nitidum* (Clessin in Westerlund, 1876), *Euglesa casertana* (Poli, 1791), *E. globularis* (Clessin in Westerlund, 1873), *E. lilljeborgii* (Clessin in Esmark & Hoyer, 1886), *E. milium* (Held, 1836), *E. nitida* (Jenyns, 1832), *E. nordenskioldi* (Clessin in Westerlund, 1876), *E. obtusalis* (Lamarck, 1818), *E. parvula* (Clessin in Westerlund, 1873) и *E. waldeni* (Kuiper, 1975). Семейство Lymnaeidae было представлено двумя видами: *Galba pacifica* Bolotov, Vinarski, Aksenova, Ohari & Itagaki, 2024 и *Radix auricularia* (Linnaeus, 1758). Наибольшую плотность имели *Euglesa parvula* $192,1 \pm 9,9$ экз/м² (31,7% от общего количества собранных моллюсков), *E. casertana* $128,6 \pm 11,6$ экз/м² (15,6%) и *E. lilljeborgii* $78,1 \pm 6,4$ экз./м² (17,7%).

В целом, обнаруженные на о-ве Беринга моллюски являются широко распространёнными видами в Палеарктике и Голарктике, за исключением *Galba pacifica*, обитающего в Японии и Сахалинской области, а также на Камчатке (Aksenova et al., 2024). Эндемичные виды не выявлены.

Результаты настоящего исследования представляют первые данные о таксономическом и генетическом разнообразии пресноводных моллюсков о-ва Беринга.

Исследование выполнено при поддержке Министерства науки и высшего образования Российской Федерации (№ FUUW 2022-0039). Молекулярный анализ моллюсков выполнен при финансовой поддержке Российского научного фонда (проект № 21-74-10155). Выражаем благодарность коллективу Национального парка «Командорские острова» им. С.В. Маракова за помощь в проведении полевых исследований и сборе материала.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

- Aksenova O.V., Vinarski M.V., Bolotov I.N., Bespalaya Y.V., Kondakov A.V., Paltser I.S. 2016. An overview of Radix species of the Kamchatka Peninsula (Gastropoda: Lymnaeidae). *Bulletin of the Russian Far Eastern Malacological Society*, 20: 5–27.
- Aksenova O.V., Vinarski M.V., Itagaki T., Ohari Y., Oshida T., Kim S.K., Lee J.H., Kondakov A.V., Khrebtova I.S., Soboleva A.A., Travina O.V., Sokolova S.E., Palatov D.M., Bespalaya Yu.V., Vikhrev I.V., Gofarov M. Yu., Bolotov I.N. 2024. Taxonomy and trans-Beringian biogeography of the pond snails (Gastropoda: Lymnaeidae) of East Asia: an integrative view. *Zoological Journal of the Linnean Society*. DOI: 10.1093/zoolinnean/zlae083
- Bespalaya Yu., Przhiboro A., Aksenova O., Berezina N., Gofarov M., Kondakov A., Kurashov E., Litvinchuk L., Sokolova S., Spitsyn V., Shevchenko A., Tsiplenkina I., Travina O., Tomilova A. 2021. Preliminary study of the benthic fauna in lakes of the Novaya Zemlya Archipelago and Vaigach Island (the Russian Arctic). *Polar Biology*, 44(3): 539–557.
- Bespalaya Yu.V., Travina O.V., Tomilova A.A., Khrebtova I.S., Aksenova O.V., Aksenov A.S., Vinarski M.V., Kondakov A.V., Nekhaev I.O., Palatov D.M., Spitsyn V.M., Shevchenko A.R., Bolotov I.N. 2022. Species Diversity, Settlement Routes, and Ecology of Freshwater Mollusks of Kolguev Island (Barents Sea, Russia). *Inland Water Biology*, 15: 836–849.
- Dall W.H. 1884. Contributions to the history of Commander Islands. No. 3. Report on the Mollusca of the Commander Islands, Bering Sea, collected by Leonhard Stejneger in 1882 and 1883. *Proceedings of the United States National Museum*, 7(442): 340–349.
- Корнюшин А.В. 1996. Двустворчатые моллюски надсемейства *Pisidioidae* Палеарктики: фауна, систематика, филогения. Киев, Ин-т зоол. НАНУ, 176 с.
- Розен О.В. 1926. Наземные и пресноводные моллюски, собранные Камчатской экспедицией Ф.П. Рябушинского в 1908-1909 гг. *Ежегодник Зоологического музея Академии наук СССР*, 27: 261–274.
- Старобогатов Я.И., Будникова Л.Л. 1985. Моллюски семейства *Pisidiidae* (=Sphaeriidae) озера Лагунного на острове Кунашир (Курильские острова). Новые данные по систематике и экологии моллюсков. *Труды Зоологического института АН СССР*, 135: 95–114.
- Старобогатов Я.И., Стрелецкая Э.А. 1967. Состав и зоогеографическая характеристика пресноводной малакофауны Восточной Сибири и севера Дальнего востока. Моллюски и их роль в биоценозах и формировании фауны. *Труды Зоологического института АН СССР*, 42: 221–268.
- Чужекова Т.А., Сажнев А.С. 2013. К познанию биоразнообразия макробеспозвоночных пресных вод заповедника «Командорский» (о-в Беринга, Камчатский край). *Биология внутренних вод: материалы XV Школы-конференции молодых ученых*: 416–420.

FAUNA OF FRESHWATER MOLLUSKS OF BERING ISLAND (THE COMMANDER ISLANDS,
KAMCHATKA TERRITORY, RUSSIA)

Yu.V. Bepalaya¹, O.V. Aksenova¹, A.S. Aksenov², S.E. Sokolova¹, A.V. Kropotin¹, O.V. Travina¹,
I.S. Khrebtova¹, A.V. Kondakov¹, T.A. Eliseeva¹, N.A. Zubrii¹, E.V. Butorina²

¹*N. Laverov Federal Center for Integrated Arctic Research of the Ural Branch of the Russian
Academy of Sciences, Arkhangelsk, Russia*

²*Northern (Arctic) Federal University, Arkhangelsk, Russia
jbespalaja@yandex.ru*

Keywords: freshwater mollusks, fauna, species diversity, the Commander Islands

Abstract: This study presents the new data on diversity of freshwater mollusks of Bering Island. Twelve species of freshwater mollusks belonging to four genera and two families were identified on Bering Island. In general, detected mollusks are widespread in Holarctic and Palearctic.

**ФИЛОГЕНИЯ, СИСТЕМАТИКА И БИОГЕОГРАФИЯ ПОДСЕМЕЙСТВА
SPHAERIINAE (BIVALVIA: SPHAERIIDAE)**

Ю.В. Беспалая¹, М.В. Винарский², О.В. Аксёнова¹, Е.С. Бабушкин³,
М.Ю. Гофаров¹, А.В. Кондаков¹, Е.С. Коноплева¹, А.В. Кропотин¹, Н.Б. Овчанкова⁴,
Д.М. Палатов⁵, С.Е. Соколова¹, А.Р. Шевченко¹, О.В. Травина¹, И.Н. Болотов¹

¹*ФГБУН Федеральный исследовательский центр комплексного изучения Арктики имени
академика Н.П. Лаверова УрО РАН, г. Архангельск, Россия*

²*Санкт-Петербургский государственный университет, г. Санкт-Петербург, Россия*

³*Сургутский государственный университет, г. Сургут, Россия*

⁴*Зоологический институт Российской академии наук, г. Санкт-Петербург, Россия*

⁵*Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, г. Москва, Россия
jbespalaja@yandex.ru*

Ключевые слова: двустворчатые моллюски, Sphaeriidae, таксономия, распространение, филогения

Двустворчатые моллюски подсемейства Sphaeriinae являются разнообразной и экологически значимой группой пресноводных беспозвоночных (Корнюшин, 1996; Korniushev, Glaubrecht, 2002). Это довольно богатое видами подсемейство распространено практически по всему миру (Bepalaya et al., 2024). Несмотря на долгую историю изучения этой группы, таксономическая структура и видовой состав Sphaeriinae являются предметом дискуссии между малакологами (Старобогатов, Стрелецкая, 1967; Shikov, Zatravkin, 1991; Korniushev, Glaubrecht, 2002; Lee, Ó Foighil, 2003).

К настоящему времени многие авторы подчёркивают, что таксономия Sphaeriinae нуждается в существенном пересмотре, поскольку на сегодняшний день молекулярные исследования выполнены лишь для небольшой части глобального разнообразия моллюсков этой группы (Lee, 2019; Clewing et al., 2022). В молекулярных исследованиях последних лет отсутствует ряд африканских видов (Bölsnek et al., 2016; Clewing et al., 2022), не учтены эндемичные виды двустворчатых моллюсков древних озёр (Schultheiß et al., 2008), номинальные виды, эндемичные для Сибири, Кавказа и севера европейской части России (Vinarski et al., 2021). Соответственно, реальное разнообразие Sphaeriinae в различных регионах мира остается неизвестным. Таким образом, несмотря на 20-летнюю историю молекулярной таксономии Sphaeriinae, филогенетические взаимоотношения между

таксонами этой группы до сих пор остаются недостаточно изученными, что является причиной разногласий в классификации семейства Sphaeriidae, особенно на уровне родов (Schultheiß et al., 2008; Clewing et al., 2022). Отсутствие надёжной филогении семейства, основанной на сочетании морфологических, анатомических и молекулярных признаков, существенно снижает наше понимание эволюции пресноводных двустворчатых моллюсков (Graf, 2013). Представленная работа направлена, прежде всего, на выявление родовой и подродовой структуры подсемейства и не является его полной ревизией на видовом уровне.

В настоящей работе мы уточняем таксономию, распространение и эволюционную биогеографию Sphaeriinae, основываясь на самом большом наборе нуклеотидных последовательностей ДНК этих моллюсков, собранных из различных пунктов по всему Земному шару. В ходе исследования проанализированы 1032 последовательности 16S рРНК и 191 последовательность 28S рРНК, включая последовательности, полученные из Генбанка (NCBI GenBank). Методики выделения ДНК, наборы праймеров и условия ПЦР, секвенирования, обработки первичных сиквенсов, их выравнивания, а также филогенетических и филогеографических исследований детально изложены в наших предыдущих работах (Bespalaya et al., 2017; Bolotov et al., 2017; Konopleva et al., 2023).

Анализ полученных филогенетических данных показывает, что подсемейство Sphaeriinae является монофилетической группой, содержащей, по меньшей мере, семь клад на уровне рода: *Sphaerium* Scopoli, 1777, *Pisidium* C. Pfeiffer, 1821 (s. str.), *Euglesa* Jenyns, 1832, *Odhneripisidium* Kuiper, 1962, *Conventus* Pirogov & Starobogatov, 1974, группа *Pisidium sterkianum* и *Hindupisidium* Vinarski & Bespalaya, 2024. На филогенетическом дереве, построенном на основе 16S рРНК, можно выделить 80 клад с высокой поддержкой, которые могут быть отнесены к таксонам видового уровня согласно расчетным моделям разграничения видов (species delimitation models). В ходе работы описаны четыре новых для науки вида – *Euglesa kolymensis* Bespalaya, Aksenova & Bolotov, 2024, *E. kyrgyzica* Bespalaya, Aksenova, Kondakov & Palatov, 2024, *E. moroccana* Bespalaya, Vinarski, Aksenova, Mabrouki, Kondakov & Palatov, 2024, *Odhneripisidium caucasus* Bespalaya, Vinarski, Aksenova, Kondakov & Palatov, 2024. Откалиброванная по ископаемым данным филогения и вероятностные биогеографические модели указывают на то, что самый недавний общий предок подсемейства Sphaeriidae мог возникнуть на территории современного Китая в раннемеловую эпоху (готеривский век).

Результаты настоящего исследования существенно расширяют существующие представления о филогении, системе, распространении и эволюционной биогеографии Sphaeriinae в мировом масштабе. Будущие исследования должны быть сосредоточены на филогении, биогеографии и таксономической ревизии Sphaeriinae в регионах Восточной и Юго-Восточной Азии, Южной Америки и Африки, которые характеризуются недостаточно полной изученностью данной группы.

Исследование проведено при финансовой поддержке грантов Российского научного фонда № 19-14-00066-Р (биогеографические реконструкции и изучение коллекций ЗИН РАН), № 21-74-10155 (морфологические и анатомические исследования), полевые работы были частично профинансированы Департаментом образования и науки Ханты–Мансийского автономного округа – Югры (проект № 2023-227-04).

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

- Корнюшин А.В. Двустворчатые моллюски надсемейства Pisidioidea Палеарктики. Фауна, систематика, филогения. Киев. 1996. 165 с.
- Старобогатов Я.И., Стрелецкая Э.А. 1967. Состав и зоогеографическая характеристика пресноводной малакофауны восточной Сибири и Дальнего Востока моллюски и их роль в биоценозах и формировании фаун. Труды Зоологического института АН СССР, 42: 221-268.

- Bespalaya Y.V., Bolotov I.N., Aksenova O.V., Kondakov A.V., Spitsyn V.M., Kogut Y.E., Sokolova S.E. 2017. Two *Pisidium* species inhabit freshwater lakes of Novaya Zemlya Archipelago: the first molecular evidence. *Polar Biology*, 40: 2119–2126.
- Bespalaya Yu.V., Vinarski M.V., Aksenova O.V. et al. 2024. Phylogeny, taxonomy, and biogeography of the Sphaeriinae (Bivalvia: Sphaeriidae). *Zoological Journal of the Linnaean Society*, 201, 305–338.
- Bolotov I.N., Kondakov A.V., Vikhrev I.V. et al. 2017. Ancient River Inference Explains Exceptional Oriental Freshwater Mussel Radiations. *Scientific Reports*. 7: 2135.
- Clewing C, Geertz T, Rassam H et al. 2022. Freshwater diversity at a biogeographic edge zone: the high-mountain pea-clams of Ethiopia. *Systematics and Biodiversity*, 20:1–15.
- Graf D.L. 2013. Patterns of freshwater bivalve global diversity and the state of phylogenetic studies on the Unionoidea, Sphaeriidae, and Cyrenidae. *American Malacological Bulletin*, 31:135–53.
- Konopleva E.S., Bolotov I.N., Vikhrev I.V., Inkhavilay K., Gofarov M.Yu. et al. 2023. A freshwater mussel species reflects a Miocene stream capture between the Mekong Basin and East Asian rivers. *Zoosystematics and Evolution*. 99(1): 29-43.
- Korniushin AV, Glaubrecht M. 2002. Phylogenetic analysis based on the morphology of viviparous freshwater clams of the family Sphaeriidae (Mollusca, Bivalvia, Veneroidea). *Zoologica Scripta*, 31: 415–459.
- Lee T, Ó Foighil D. 2003. Phylogenetic structure of the Sphaeriinae, a global clade of freshwater bivalve molluscs, inferred from nuclear (ITS-1) and mitochondrial (16S) ribosomal gene sequences. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 137: 245–260.
- Lee T. Sphaeriidae Deshayes, 1855 (1820). In: Lydeard C, Cummings KS, eds. *Freshwater Mollusks of the World. A Distribution Atlas*. Baltimore: Johns Hopkins University Press, 2019, 197–201.
- Schultheiß R, Albrecht C, Bößneck U et al. 2008. The neglected side of speciation in ancient lakes: phylogeography of an inconspicuous mollusc taxon in lakes Ohrid and Prespa. *Hydrobiologia* 615:141–56.
- Shikov E.V., Zatravkin M.N. 1991. The comparative method of taxonomic studies of Bivalvia used by Soviet malacologists. *Malakologische Abhandlungen. Staatliche Museum für Tierkunde Dresden*, 15: 149-159
- Vinarski MV, Bolotov IN, Aksenova OV et al. 2021. Freshwater mollusks of the circumpolar Arctic: a review on their taxonomy, diversity and biogeography. *Hydrobiologia*, 848: 2891–918.

PHYLOGENY, SYSTEMATICS, AND BIOGEOGRAPHY OF THE SUBFAMILY
SPHAERIINAE (BIVALVES: SPHAERIIDAE)

Yu.V. Beshpalaya¹, M.V. Vinarski², O.V. Aksenova¹, E.S. Babushkin³, M.Yu. Gofarov¹,
A.V. Kondakov¹, E.S. Konopleva¹, A.V. Kropotin¹, N.B. Ovchankova⁴, D.M. Palatov⁵,
S.E. Sokolova¹, A.R. Shevchenko¹, O.V. Travina¹, I.N. Bolotov¹

¹*N. Laverov Federal Center for Integrated Arctic Research of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, Arkhangelsk, Russia*

²*Laboratory of Macroecology & Biogeography of Invertebrates, Saint Petersburg State University, Saint Petersburg, Russia*

³*Surgut State University, Surgut, Russian Federation*

⁴*Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, Saint Petersburg, Russia*

⁵*A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution of the Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia*

jbespalaja@yandex.ru

Keywords: bivalves, Sphaeriidae, taxonomy, distribution, phylogeny

Abstract: We clarify the taxonomy, distribution, and evolutionary biogeography of the Sphaeriinae from around the world. Our 16S rRNA and two-locus phylogenies reveal that the Sphaeriinae is a monophyletic group, containing at least seven genus-level clades: *Sphaerium* Scopoli, 1777, *Pisidium* C. Pfeiffer, 1821 (s.s.), *Euglesa* Jenyns, 1832, *Odhneripisidium* Kuiper, 1962, *Conventus* Pirogov & Starobogatov, 1974, '*Pisidium*' *sterkianum* group, and *Hindupisidium* Vinarski & Beshpalaya 2024. Four species new to science were described based on our own research. Our new fossil-calibrated phylogeny and generalized statistical biogeographic model indicate that the most recent common ancestor of the Sphaeriidae could have originated in China in the Lower Cretaceous epoch (Hauterivian age).

ДИНАМИКА ПЛОТНОСТИ ЛИЧИНОК BIVALVIA
У ЧЕРНОМОРСКОГО ПОБЕРЕЖЬЯ КРЫМА В 2023–2024 ГГ.

Д.С. Борисова, Е.В. Лисицкая, В.И. Рябушко

ФГБУН ФИЦ "Институт биологии южных морей имени А.О. Ковалевского РАН"

Россия, г. Севастополь

sergei_diana@mail.ru

Ключевые слова: моллюски, пелагические личинки, гидролого-гидрохимические показатели, Черное море

Двустворчатые моллюски являются одним из основных компонентов зообентоса. У берегов Крыма зарегистрировано 49 видов *Bivalvia* (Ревков, 2003). Все они имеют пелагическую стадию развития. Оседая из планктона, личинки пополняют бентосные популяции и способствуют расселению моллюсков на большие расстояния. В связи с интенсивным развитием марикультуры в Черном море, изучение динамики плотности личинок *Bivalvia* имеет и практическое значение. Показано, что одним из факторов, влияющим на интенсивность оседания личинок мидий на коллекторы мидийных ферм, является численность их личинок в планктоне (Холодов и др., 2017). Динамика плотности личинок *Bivalvia* зависит как от сроков нереста моллюсков и обилия пищи, так и от сезонных и межгодовых колебаний многих абиотических и биотических факторов (Холодов и др., 2017; Трошенко и др., 2019; Kapranov et al., 2020). Исследование термогалинных и

гидрохимических параметров, как абиотических факторов среды, даёт возможность изучить их влияние на структуру вод и состояние планктонных организмов. Целью нашей работы было получить данные по сезонной динамике плотности личинок *Bivalvia* в прибрежной зоне Крыма и проанализировать их связь с изменениями гидролого-гидрохимических показателей.

Исследования проведены в прибрежных районах Крыма в период 2023–2024 гг. В августе 2023 г. и марте 2024 г. материал собран в рейсах № 128, 130 НИС «Профессор Водяницкий» от мыса Сарыч до мыса Чауда. В течение 2023 г. комплексный мониторинг был выполнен в районе мидийно-устричной фермы, расположенной на внешнем рейде г. Севастополь между бухтой Карантинной и Южным молотом. Пробы меропланктона отбирали ежемесячно в слое 10–0 м сетью Джели (диаметр входного отверстия 36 см, ячейка 135 мкм). Обработку материала проводили в живом виде путем тотального подсчёта личинок в камере Богорова под световыми микроскопами МБС-9 и «Микмед-5». При идентификации личинок *Bivalvia* пользовались определителем (Захваткина, 1972). Одновременно отбирали пробы воды в поверхностном слое для определения гидролого-гидрохимических показателей: температуры, солёности, содержания растворенного кислорода, концентрации нитритов, нитратов, фосфатов, аммония и кремния. Всего отобрано 69 проб меропланктона, выполнено 475 гидролого-гидрохимических анализов, проведенных согласно общепринятым методикам (Руководство, 1993; Методические, 2003).

Открытые районы моря относятся к динамически активным зонам, где гидролого-гидрохимические характеристики меняются вследствие перемещения водных масс и стонно-нагонных явлений (Карганов et al., 2020). В августе 2023 г. на шельфе Крыма температура воды на поверхности менялась от 24.0° С в районе пгт Форос до 26.8° С в Феодосийском заливе, при среднем значении 25.2° С. Толщина верхнего квазиоднородного слоя (ВКС) на станциях от мыса Сарыч (пгт Форос) до мыса Ай-Фока (г. Судак) составляла 12–14 м. В восточном побережье Крыма, где средняя глубина прибрежных станций составляла 27 м, наблюдали равномерный прогрев воды от поверхности до дна со средней температурой 25.9° С. Абсолютное содержание кислорода в поверхностном слое характеризовалось небольшой изменчивостью с диапазоном колебаний от 5.82 в районе пгт Гурзуф до 6.09 мл/л в Двухъякорной бухте. Значения повышенного насыщения кислородом были отмечены в районах пгт Алушка и г. Ялта (116.2 и 117 % соответственно), что вероятно вызвано активной жизнедеятельностью фитопланктона в летний период (Финенко и др., 2022). Содержание минеральных форм азота характеризовалось невысокими концентрациями и изменялось в следующих диапазонах: нитриты от 0.2 до 1.3 мкг/л; нитраты от 1.1 до 8.7 мкг/л; аммонийный азот – от 2.8 до 25.5 мкг/л. Максимум нитратов наблюдали в Феодосийском заливе и в акватории пгт Коктебель. Концентрации аммонийного азота увеличивались в прибрежной акватории городов Ялты и Алушты. Такую разнородность показателей вероятно можно объяснить локальными гидрологическими особенностями прибрежных зон при интенсивной антропогенной нагрузке в летний период. Содержание минерального фосфора изменялось от 3.2 до 9.4 мкг/л при среднем значении 6.1 мкг/л. Увеличение концентрации фосфатов наблюдали с запада на восток с достижением максимума в районе пгт Коктебель. Концентрация кремния в поверхностном слое при среднем значении 50.2 мкг/л, также увеличивалась с запада на восток и изменяясь от 8.9 мкг/л у мыса Сарыч до 312 мкг/л в Феодосийском заливе.

Распределение личинок *Bivalvia* на шельфе Крыма было неравномерным (Рис. 1). В августе максимальные показатели плотности (892 экз./м³) отмечены в акватории пгт Коктебель. В планктоне преобладали личинки митилястера *Mytilaster lineatus* (Gmelin, 1790). Плотность личинок анадары *Anadara inaequivalvis* (Bruguiere, 1789) не превышала 5 экз./м³. Единично встречались не идентифицированные до вида личинки семейства Veneridae. Вероятно, количество личинок двустворок в районе пгт Коктебель зависело от обилия пищи – в воде зарегистрировано повышенное содержание биогенов, относительно их средних величин по исследуемой акватории, а именно азота минерального и фосфатов. Плотность

личинки *Bivalvia* у побережья Крыма увеличивалась с запада на восток, достигая максимальных значений в Феодосийском заливе. Содержание нитритов и нитратов в этих районах также было повышено, но не превышало ПДК.

В марте 2024 г. температура поверхностной воды на шельфе Крыма изменялась от 9.3 до 11.2° С, значения солёности находились в диапазоне от 18.36 ‰ у пгт Алушка до 17.83 ‰ в Феодосийском заливе. Абсолютное содержание кислорода колебалось в пределах 6.92–7.22 мл/л – на всех станциях наблюдали хорошую обеспеченность кислородом. Содержание минеральных форм азота в поверхностном слое также, как и в августе 2023 г., характеризовалось невысокими концентрациями. Содержание нитритов изменялось от 0 до 0.5 мкг/л, нитратов – от 1.5 до 15.8 мкг/л, концентрация аммония находилась в диапазоне 0–43.5 мкг/л. Концентрация фосфатов по всей исследуемой акватории была близка к нулю, изменяясь от 0 до 3 мкг/л. Показатели концентрации кремния были пониженными, уменьшались с запада на восток, минимальная концентрация составила 17 мкг/л в акватории г. Судак, максимальная – 88.8 мкг/л у пгт Алушка.

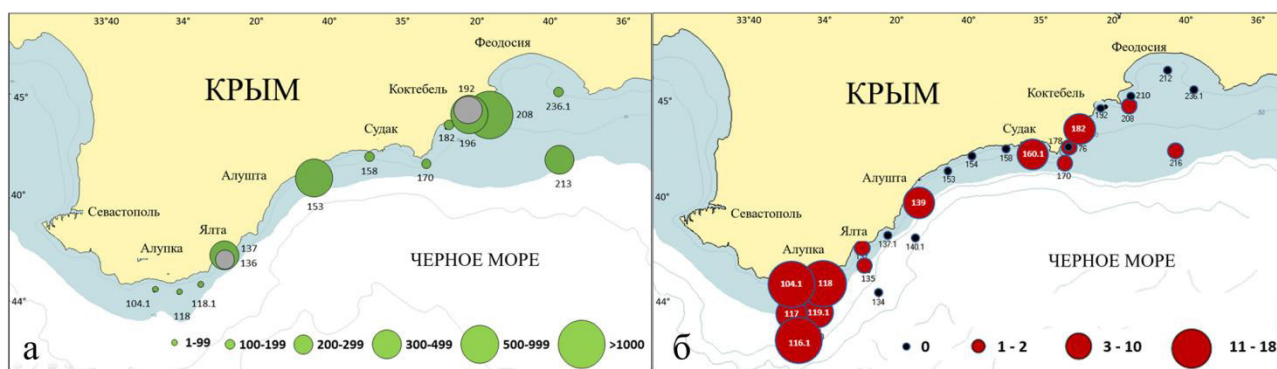


Рисунок 1 – Распределение плотности (экз./м³) личинок *Bivalvia* на шельфе Крыма в августе 2023 г. (а) и в марте 2024 г. (б)

В марте количество личинок *Bivalvia* было невелико (Рис. 16). В планктоне преобладали великонхи мидии *Mytilus galloprovincialis* Lamarck, 1819. Их плотность колебалась от 1 до 18 экз./м³. Единично отмечены личинки *Spisula subtruncata* (Costa, 1778). По сравнению с августом, в марте скопления личинок отмечены в акватории пгт Алушка, здесь же были зафиксированы и максимальные показатели кремния и фосфатов. Возможно, это объясняется более активной динамикой вод в данном районе.

В 2023 г. проведено комплексное исследование в акватории мидийно-устричной фермы. Температура воды на поверхности была минимальной в феврале (8.1 °С) и максимальной в августе (25.2 °С) при среднегодовой температуре 15.6 °С. Диапазон изменчивости содержания кислорода находился в пределах от 5.26 в августе до 7.24 мл/л в апреле при среднем значении равном 6.52 мл/л, насыщенность вод кислородом изменялась от 93 до 110 %, гипоксии в течение всего года не наблюдалось. Максимальная концентрация кислорода (7.24 мл/л) в акватории фермы совпадала с весенним «цветением» фитопланктона (Финенко и др., 2022). Диапазон показателей солёности воды составил 17.70–18.50 ‰ при среднем значении 18.23‰. Предположительно, пониженные значения солёности летом обусловлены влиянием хозяйственно-бытовых стоков за счёт возрастающей антропогенной нагрузки. Содержание минеральных форм азота характеризовалось невысокими концентрациями. Содержание нитритов менялось в диапазоне от 0.4 до 2.9 мкг/л в октябре, нитратов – от 0.4 в марте до 220 мкг/л в сентябре при среднем значении 42.0 мкг/л. Пониженные концентрации нитратов в марте, по-видимому, вызваны их расходом в связи с весенней вегетацией фитопланктона (Финенко и др., 2022). Повышенные концентрации нитратов в августе обусловлены усилением антропогенной нагрузки на акваторию в летний период (Karpanov et al., 2020). Концентрация азота аммонийного изменялась от 3.1 в феврале до 61 мкг/л в ноябре, что характеризует исследуемую акваторию как незагрязнённую.

Содержание фосфора минерального находилось в пределах 1.3–7.0 мкг/л, при среднем 4.2 мкг/л. Все указанные концентрации биогенных элементов существенно ниже ПДК.

Личинки *Bivalvia* встречались в акватории мидийной фермы круглый год. Их плотность, как и суммарная плотность меропланктона, была наиболее высокой в летний гидрологический сезон (Рис. 2а). В июне, когда был зарегистрирован апвеллинг и температура воды понизилась до 19.6 °С, плотность личинок не превышала 3 экз./м³, вероятно, личинки с водными массами были вынесены в открытое море. В июле температура воды была в пределах нормы, плотность личинок *Bivalvia* достигала 505 экз./м³, в августе 188 экз./м³ при температуре 25.3° С. В остальные месяцы плотность личинок двустворчатых моллюсков не превышала 88 экз./м³.

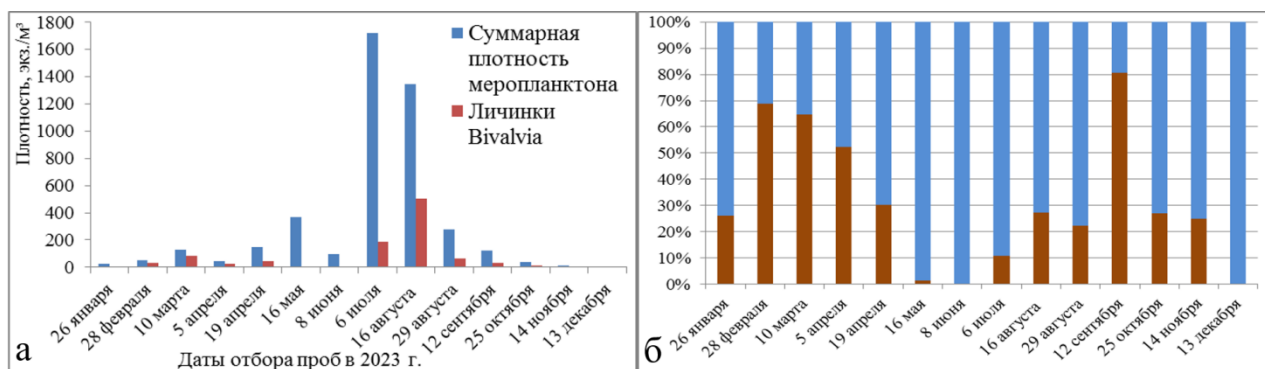


Рисунок 2 – Динамика плотности меропланктона (а) и процентное соотношение личинок *Bivalvia* (б) в акватории марихозияства в 2023 г.

В течение года структура меропланктона существенно менялась (Рис. 2б). В период гидрологической зимы на долю личинок *Bivalvia* приходилось от 25 до 69 % суммарной плотности меропланктона. При прогреве воды до 15° С плотность личинок не превышала 5 экз./м³, при этом их процентное соотношение составляло всего 1 % от суммарного меропланктона. В летне-осенний период на долю личинок *Bivalvia* приходилось 20–30 % суммарного меропланктона, и лишь в сентябре при температуре воды 24° С – 80 %. Наиболее представлены в планктоне были моллюски семейства *Mytilidae*: личинки *M. galloprovincialis* преобладали с осени до весны, а *M. lineatus* доминировали в летний период. В летне-осенний период зарегистрированы великонхи *Modiolus* sp. и личинки семейства *Cardiidae*. В августе и сентябре в планктоне отмечены личинки *A. inaequalvis*, *Teredo navalis* Linne', 1758.

В период исследований получены данные по динамике плотности личинок мидии *M. galloprovincialis* – одного из основных объектов марикультуры у берегов Крыма. Весенний пик численности был слабо выражен, максимальная плотность личинок мидий составила 82 экз./м³ в марте при температуре воды 9° С (Рис. 3). Осенний пик численности личинок мидий зарегистрирован не был, их максимальная плотность не превышала 6 экз./м³. Полученные нами результаты хорошо согласуются с литературными данными (Казанкова, 2014).

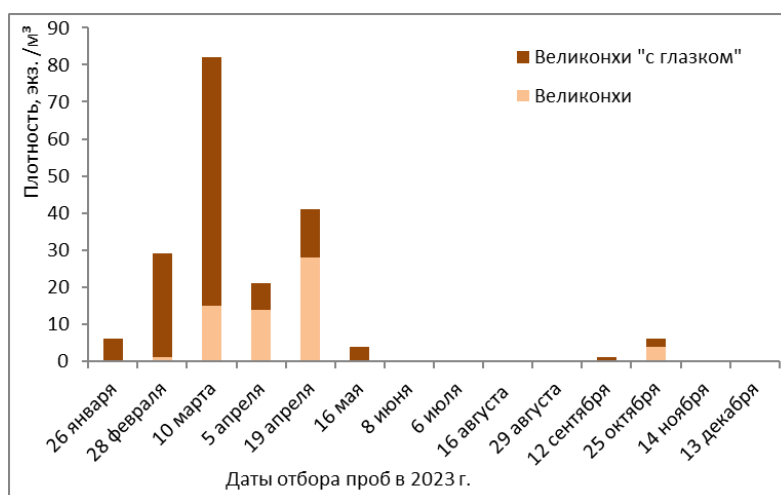


Рисунок 3 – Сезонная динамика плотности личинок мидии *Mytilus galloprovincialis*

Для выявления зависимости между гидролого-гидрохимическими параметрами и количеством личинок *Bivalvia* был рассчитан коэффициент парной корреляции Пирсона (Табл. 1). Показано, что на плотность личинок двустворчатых моллюсков влияла температура воды (коэффициент корреляции 0.51). Известно, что от температуры воды зависят сроки размножения моллюсков (Холодов и др., 2017). Остальные факторы существенного воздействия не оказывали, так как значения коэффициентов парной корреляции не превышали 0.5.

Таблица 1 – Матрица парной корреляции

	Т, °С	S, ‰	O ₂ , мл/л	мкг/л				Bivalvia, экз./м ³	Окисляемость, мгО/л
				NO ₂	NO ₃	PO ₄	Si		
Т, °С		-0.77	-0.73	-0.31	0.46	-0.28	0.15	0.51	0.25
S, ‰	-0.77		0.39	0.30	-0.45	-0.45	-0.13	-0.51	-0.24
O ₂ , мл/л	-0.73	0.39		-0.03	-0.43	-0.07	0.15	-0.61	-0.61
NO ₂ , мкг/л	-0.31	0.30	-0.03		0.44	0.18	0.32	-0.42	0.52
NO ₃ , мкг/л	0.46	-0.45	-0.45	0.44		-0.29	-0.29	-0.07	0.71
PO ₄ , мкг/л	-0.28	0.65	-0.07	0.18	-0.29		0.06	0.00	0.04
Si, мкг/л	0.15	-0.13	0.15	0.32	-0.29	0.06		-0.29	0.65
Bivalvia, экз./м ³	0.51	-0.51	-0.61	-0.42	-0.07	0.00	-0.29		0.00
Окисляемость, мгО/л	0.25	-0.24	-0.61	0.52	0.71	0.04	0.65	0.00	

Таким образом, отмечена зависимость между температурой воды и количеством личинок двустворчатых моллюсков в планктоне. Влияние биогенных элементов на плотность личинок *Bivalvia* не установлено, возможно, это объясняется тем, что в период исследований превышений предельно допустимых концентраций ни по одному показателю зарегистрировано не было.

За помощь в сборе материала выражаем благодарность С.В. Щурову и А.В. Завьялову. Работа выполнена по теме госзадания ФИЦ ИнБЮМ «Комплексное исследование механизмов функционирования морских биотехнологических комплексов с целью получения биологически активных веществ из гидробионтов», № 124022400152-1.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

- Захваткина К.А. 1972. Личинки двустворчатых моллюсков – Bivalvia. В: Водяницкий В.А., Мордохай-Болтовской Ф.Д. (ред.). *Определитель фауны Черного и Азовского морей*. Киев: Наукова думка: 250–270.
- Казанкова И.И. 2014. Особенности сезонной динамика численности личинок мидии *Mytilus galloprovincialis* у берегов Крыма (по многолетним данным). *Гидробиологический журнал*, 1(50): 15–23.
- Ревков Н.К. 2003. Таксономический состав донной фауны крымского побережья Черного моря. В: Еремеев В.Н. (Ред.) *Современное состояние биоразнообразия прибрежных вод Крыма (черноморский сектор)*. Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика: 209–218.
- Руководство по гидрологическим работам в океанах и морях*. 1977. Л.: Гидрометеиздат, 725 стр.
- Руководство по химическому анализу морских вод*. 2003. С-Пб: Гидрометеиздат, 265 стр.
- Финенко З.З., Мансурова И.М., Суслов В.В. 2022. Временная динамика биомассы фитопланктона в поверхностном слое Черного моря по данным спутниковых наблюдений. *Океанология*, 62 (3): 416–427.
- Трошенко О.А., Субботин А.А., Еремин И.Ю. 2019. Изменчивость основных лимитирующих факторов среды в процессе выращивания двустворчатых моллюсков на ферме в районе Севастополя. *Учёные записки Крымского федерального университета имени В.И. Вернадского. География. Геология*. 5(2): 308–321.
- Холодов В.И., Пиркова А.В., Ладыгина Л.В. 2017. *Выращивание мидий и устриц в Чёрном море*. 2-е издание, дополненное. Рябушко В.И. (Ред.). Воронеж: ООО «ИЗДАТ-ПРИНТ», 508 стр.
- Kapranov S.V., Kovrigina N.P., Troshchenko O.A., Rodionova N.Yu. 2020. Long-term variations of thermohaline and hydrochemical characteristics in the mussel farm area in the coastal waters off Sevastopol (Black Sea) in 2001-2018. *Continental Shelf Research*, (206): 104185 <https://doi.org/10.1016/j.csr.2020.104185>

DYNAMICS OF THE DENSITY OF BIVALVIA LARVAE OF THE BLACK SEA COAST OF CRIMEA IN 2023-2024

D.S. Borisova, E.V. Lisitskaya, V.I. Ryabushko

*A.O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas of RAS Sevastopol, Russia
e-mail: sergei_diana@mail.ru*

Keywords: mollusks, pelagic larvae, hydrology-hydrochemical parameters, the Black Sea

Abstract: Comprehensive monitoring of Bivalvia larvae density dynamics and thermohaline and hydrochemical characteristics of seawater were carried out in the coastal areas of Crimea in 2023-2024. In the summer, larvae of *Mytilaster lineatus* (Gmelin, 1790) dominated the plankton. In the remaining seasons, larvae of *Mytilus galloprovincialis* Lamarck, 1819, prevailed. In 2023, the autumn peak density of mussel larvae was not recorded. The results of the comprehensive studies showed a correlation between the water temperature and the number of bivalve larvae in the plankton. The effect of nutrients on the density of Bivalvia larvae was not established.

ЛИЧИНКИ ГОРЧАКОПОДОБНЫХ КАРПОВЫХ КАК ПАРАЗИТЫ ЖАБЕР МОЛЛЮСКОВ *NODULARIA DOUGLASIAE* (GRAY, 1833) НА ЮГЕ ПРИМОРСКОГО КРАЯ

К.С. Вайнутис^{1,2}, В.В. Богатов³

¹ФГБУН «Национальный научный центр морской биологии им. А.В. Жирмунского»
Дальневосточного отделения Российской академии наук (ФГБУН ННЦМБ ДВО РАН),
Владивосток, Россия

²Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего
образования «Дальневосточный государственный технический рыбохозяйственный
университет» («Дальрыбвтуз»), Владивосток, Россия

³Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН
(ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН), Владивосток, Россия
vainutisk@gmail.com

Ключевые слова: Unionidae, Acheilognathinae, *Rhodeus sericeus*, малакопатология, река Раздольная

За последние двадцать лет в Восточной Азии (Китай, Корея, Япония, Дальний Восток России) проведено немало исследований относительно взаимоотношений крупных двустворчатых моллюсков семейства Unionidae Rafinesque, 1820 и карповых рыб из подсемейства Acheilognathinae Bleeker, 1863. Основное внимание уделяется изучению механизмов взаимозаражения перловицы *Nodularia douglasiae* (J. E. Gray, 1833) и горчака *Rhodeus sericeus* (Pallas, 1776), что выражается в вынашивании потомства друг друга. Нами было собрано 15 двустворок *N. douglasiae* из искусственного озера недалеко от реки Раздольная в Надеждинском районе Приморского края. В общей сложности из жабр 11 моллюсков извлечено 74 личинки предположительно амурского горчака *Rhodeus sericeus sericeus* (Pallas, 1776). Экстенсивность инвазии нодулярий составила 73,3%, средняя интенсивность инвазии – шесть личинок горчаков на одного моллюска, амплитуда интенсивности инвазии – от четырёх до семи горчаков.

Как упоминалось выше, география исследований взаимоотношений моллюсков и горчаков охватывает Дальний Восток России (Хлопова и др., 2011; Богуцкая и др., 2009; Саенко & Палатов, 2023), Китай (Li et al., 2017), Корея (Seo et al., 2023), Япония (Uemura et al., 2018; Nata et al., 2019, 2020). В 2017 году в Китае был описан новый род и новый вид *Sinorhodeus microlepis*, личинки которого вопреки многим горчакам паразитируют в жабрах *Corbicula fluminea* из семейства Cyrenidae. Известно, что в норме размножение горчаков происходит благодаря моллюскам из семейства Unionidae. Параллельно с тем, как самцы и самки горчаков внедряют половые продукты в моллюсков, последние успевают прикрепить своих личинок, паразитических глохий, к телу рыбы. Таким образом обеспечивается постоянный взаимный перенос обоих видов, а вместе с тем и распространение на удалённые участки водоёмов от исходной точки. Многие исследования касались фактов обнаружения горчаковых рыб в моллюсках семейства Unionidae, их морфологического и генетического анализа. Однако меньшее количество работ описывало морфологию ранних стадий развития горчаков, их поведение и локализацию в хозяине-моллюске.

Цель исследования – характеристика морфологии и поведения ранних личинок горчакоподобных рыб, извлечённых из жабр моллюсков *Nodularia douglasiae* на юге Приморского края.

Сбор перловиц *Nodularia douglasiae* проводили в отмели в искусственном озере (более 600 м в длину) недалеко от реки Раздольная в Надеждинском районе в середине мая 2023 года (Рис. 1). Моллюски были среднего размера, с раковиной 3–5 см в длину. Всего на участке сбора (протяжённость около 60 м) в песке было обнаружено более 100 раковин. На контрольное паразитологическое обследование отобрали 15 моллюсков.

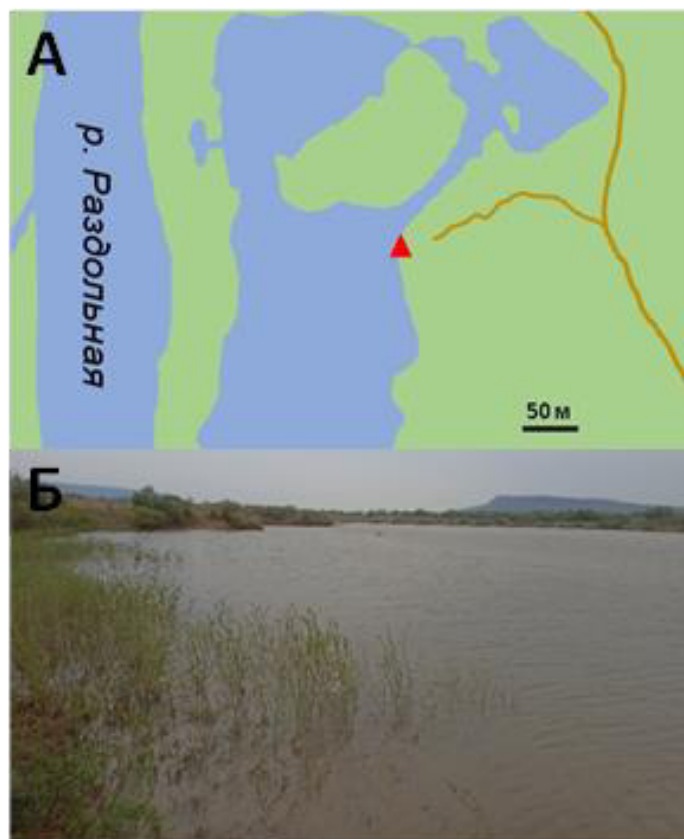


Рисунок 1 – Место сбора материала. А – Схематическое изображение озера, в котором были собраны моллюски *Nodularia douglasiae* близ реки Раздольная. Б – Участок озера, где был произведён сбор. Красный треугольник обозначает точку сбора

Личинки рыб были обнаружены только в наружных жабрах, их длина составляла около 3 мм (Рис. 2 А). Тело имело форму вытянутого эллипса, всё внутреннее пространство было заполнено желточным мешком, все личинки имели хвост в длину около половины от длины тела (Рис. 2 Б). В течение трёх недель были проведены наблюдения за поведением и ростом личинок горчаков. Рассаживали по пять личинок в отдельных чашках Петри диаметром 12 см. Через неделю после начала содержания рыб в лаборатории наблюдали сокращение желточного мешка в передней части тела, где появлялись контуры головы рыбы, хвост сократился примерно в два раза, тело приобрело веретеновидную форму (Рис. 2 В). На протяжении недели сохранялась активность, движение обеспечивалось поступательными волнообразными движениями хвоста и тела. Через две недели желточный мешок сократился примерно до половины от первоначального состояния. Частично сформированы глазницы и глаза без пигмента, хвост редуцирован, хвостовой плавник на начальном этапе формирования. Через три недели от начала эксперимента желточный мешок сократился примерно до трети или четверти от изначального объёма, тело сохраняло веретеновидную форму, появились крупные пигментные пятна, хвостовой плавник дельтавидный с закруглёнными краями. К концу третьей недели менее десяти личинок сохранили жизнеспособность, движение также обеспечивается поступательно, но с меньшей амплитудой. Впоследствии все личинки, отобранные для морфологического и генетического анализа, были зафиксированы по стандартной методике в 70% и 96% этаноле соответственно.

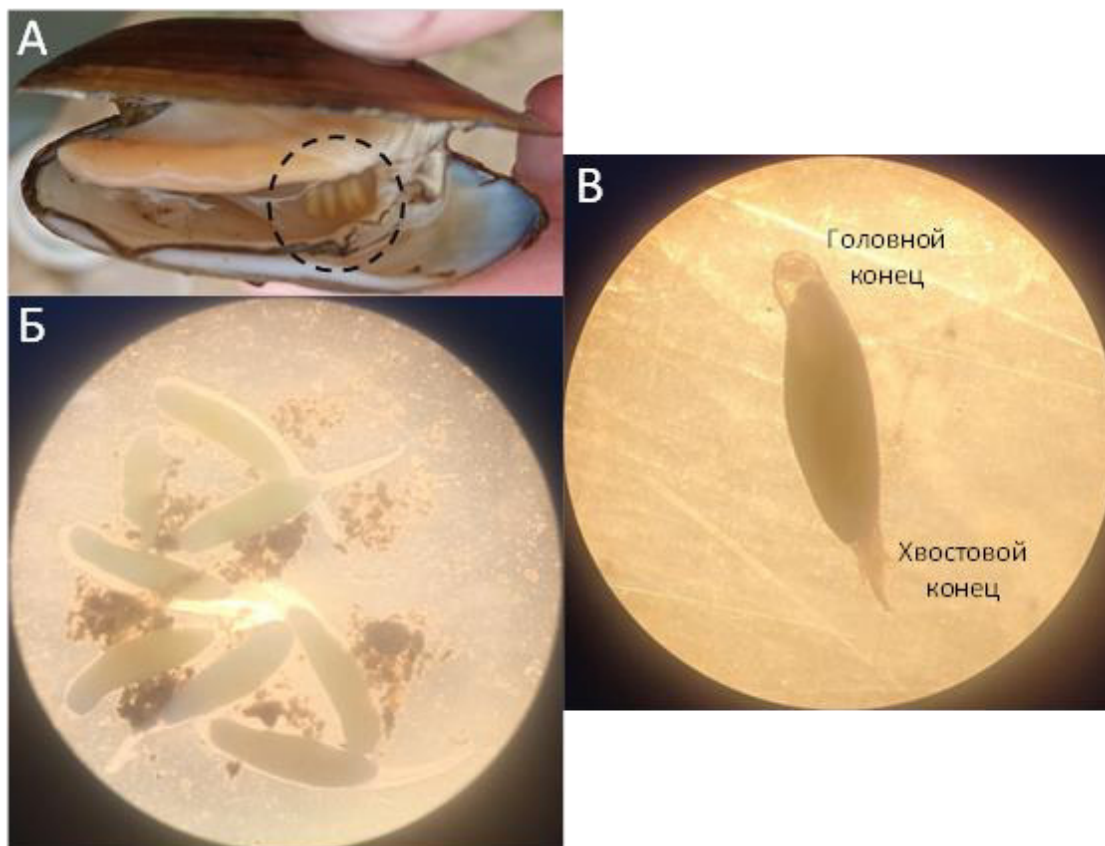


Рисунок 2 – Малакопатологический материал. А – Моллюск *Nodularia douglasiae* с личинками рыб в жабрах. Б – Личинки, извлечённые из жабр моллюсков. В – Личинка через неделю после содержания в лабораторных условиях.

В общей сложности из жабр 11 нодулярий *Nodularia douglasiae* извлечено 74 личинки горчачоподобных рыб, предположительно амурского горчака *Rhodeus sericeus sericeus* (Pallas, 1776). Основные показатели заражённости были следующими: экстенсивность инвазии нодулярий составила 73,3%, средняя интенсивность инвазии – шесть личинок горчаков на одного моллюска, амплитуда интенсивности инвазии – от четырёх до семи горчаков (Табл. 1).

Таблица 1 – Показатели заражённости нодулярий в искусственном озере недалеко от реки Раздольная Приморского края

Хозяин	Паразит <i>Rhodeus sericeus</i>			Индекс обилия
	Экстенсивность инвазии	Интенсивность инвазии		
		Средняя	Амплитуда	
<i>Nodularia douglasiae</i>	73,3%	6	4–7	4,9

Как предположили Уэмура и соавт. (Uemura et al., 2018), необходимо сохранить двустворчатых моллюсков-юнионид (семейство Unionidae), которые служат нерестовым субстратом для горчаков, а также ограничить искусственное внедрение горчаков с целью предотвращения дальнейшей инвазивной гибридизации. Вместе с тем стоит обратить внимание на влияние рыб, развивающихся в жабрах моллюсков, на физиологию этих моллюсков. На основе наших данных, как и множества других, в том числе зарубежных (Богуцкая и др., 2009; Хлопова и др., 2011; Li et al., 2017; Uemura et al., 2018; Nata et al., 2019, 2020; Seo et al., 2023; Саенко & Палатов, 2023), личинки горчака являются симбиотами по отношению к моллюскам. В ходе нашей работы не наблюдалось нарушений в поведении и

подвижности заражённых моллюсков. Обнаружение нодулярий, заражённых личинками горчачковых рыб, в искусственном озере близ реки Раздольная, согласуется с недавней работой Саенко и Палатова (Саенко & Палатов, 2023) по локалитету. В дальнейшем планируется проведение подробной молекулярно-генетической характеристики и популяционного анализа личинок горчачков в бассейне реки Раздольная. Кроме того, наблюдение и оценку заражённости отдельных видов моллюсков горчачковыми рыбами необходимо проводить с целью контроля вредоносного воздействия на моллюсков.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

- Богуцкая Н.Г., Насека А.М., Клишко О.К. 2009. Горчак и моллюск: необычный пример межвидовых отношений. *Biological Communications*, (3): 31-42.
- Хлопова А.В., Новомодный Г.В., Кульбачный С.Е. 2011. Особенности биологии размножения самок горчачков (Cyprinidae: Acheilognathinae) из бассейна реки Амур. *Вопросы ихтиологии*, 51(3): 367–378.
- Саенко Е.М., Палатов Д.М. 2023. Новые данные о взаимоотношениях рыб (Cyprinidae) и моллюсков (Bivalvia, Margaritiferidae, Unionidae) российского Дальнего Востока. *Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова*, 10. <https://doi.org/10.25221/levanidov.10.19>
- Li F., Liao T.Y., Aria R., Zhao L. 2017. *Sinorhodeus microlepis*, a new genus and species of bitterling from China (Teleostei: Cyprinidae: Acheilognathinae). *Zootaxa*, 4353(1): 69–88.
- Seo J.K., Choi H.K., Lee H.J. 2023. Spawning patterns of three bitterling fish species (Pisces: Acheilognathinae) in host mussels and the first report of their spawning in Asian clam (*Corbicula fluminea*) from Korea. *Korean Journal of Environmental Biology*, 41(3): 229-246. [In Korean]
- Hata H., Uemura Y., Ouchi K., Matsuba H. 2019. Hybridization between an endangered freshwater fish and an introduced congeneric species and consequent genetic introgression. *PLoS ONE*, 14(2): e0212452. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0212452>
- Uemura Y., Yoshimi S., Hata H. 2018. Hybridization between two bitterling fish species in their sympatric range and a river where one species is native and the other is introduced. *PLoS ONE*, 13(9): e0203423. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0203423>
- Hata H., Uemura Y., Ouchi K. 2020. Decline of unionid mussels enhances hybridisation of native and introduced bitterling fish species through competition for breeding substrate. *Freshw Biol.*, 00: 1–13. <https://doi.org/10.1111/fwb.13629>

LARVAE OF ACHEILOGNATHIN CYPRINIDS AS PARASITES OF THE GILLS OF THE MUSSEL *NODULARIA DOUGLASIAE* (GRAY, 1833) IN THE SOUTH OF PRIMORSKY TERRITORY

K.S. Vainutis^{1,2}, V.V. Bogatov³

¹ A.V. Zhirmunsky National Scientific Center of Marine Biology, Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences, Vladivostok, Russian Federation

² The Far Eastern State Technical Fisheries University (FESTFU), Vladivostok, Russian Federation

³ Federal Scientific Center of the East Asia Terrestrial Biodiversity, Far East Branch of the Russian Academy of Sciences, Vladivostok, Russian Federation

vainutisk@gmail.com

Keywords: Unionidae, Acheilognathinae, *Rhodeus sericeus*, malakopathology, Razdolnaya River

Abstract: We collected 15 bivalves *N. douglasiae* from an artificial lake near the Razdolnaya River in the Nadezhdinsky district of Primorsky region. A total of 74 larvae of the presumably bitterling *Rhodeus sericeus sericeus* were extracted from the gills of 11 mollusks. The prevalence of

infestation of nodularia was 73.3%, the mean intensity of infestation was six bitterling larvae per mollusk, the amplitude of intensity of infestation was from four to seven bitterlings. The aim of the study is to characterize the morphology and behavior of early larvae of acheilognathin fish isolated from the gills of the mussels *Nodularia douglasiae* in the south of Primorsky region.

ТРИ ВЕКА РОССИЙСКОЙ МАЛАКОЛОГИИ (К 300-ЛЕТИЮ РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК)

М.В. Винарский

Санкт-Петербургский государственный университет, Санкт-Петербург, Россия
Санкт-Петербургский филиал Института истории естествознания и техники им.
С.И. Вавилова РАН, Санкт-Петербург, Россия
radix.vinarski@gmail.com

Ключевые слова: история малакологии, Российская академия наук, Зоологический институт РАН

В сообщении делается попытка кратко очертить основные этапы развития малакологических исследований в Российской империи – СССР – постсоветской России за прошедшие с момента основания Петербургской академии наук триста лет (1724–2024). По соображениям объема из рассмотрения выпущен ряд крупных разделов малакологии (в первую очередь – её прикладные аспекты и исследование ископаемых моллюсков).

В допетровскую эпоху сведения о моллюсках доступные русским людям, носили донаучный, «фолкбиологический» характер, и касались почти исключительно промысловых видов (пример – пресноводная жемчужница, *Margaritifera margaritifera*, интенсивно промышлявшаяся на русском Севере; см. Bartenev, 1902; Bessalaya et al., 2012).

Начало малакологии (точнее – конхологии) в нашей стране следует связывать с реформами Петра Великого, причем фундамент исследований моллюсков был заложен ещё до основания Петербургской академии наук. Речь идет о первом в стране публичном музее – Кунсткамере, основанной в 1714 г. Ещё в ходе своего первого европейского путешествия, Петр активно скупал естественноисторические коллекции, в состав которых входили и морские раковины (Pekarsky, 1862). Однако в то время в России ещё не было специалистов, которые могли бы заняться научной обработкой привезенных коллекций. В составе первого «призыва» петровской Академии наук, составленного исключительно из иностранцев, не было ни одного ученого, которого можно было бы назвать профессиональным зоологом.

Начало формирования малакологической литературы на русском языке также было продиктовано интересами практики. Первые публикации, посвященные моллюскам, датируются началом 1730-х гг. Они были посвящены морским древоточцам (*Teredinidae*) – проблеме, которая интересовала в те времена все морские державы (Англию, Голландию, Россию). Эти работы не были самостоятельными, будучи основаны на доступных западноевропейских источниках. Они знакомили читающую публику с особенностями морфологии и биологии «морских червей» (Reznichenko, 1961). Известно, что М.В. Ломоносов также интересовался вопросами малакологии. Помимо древоточцев, он занимался и проблемой жемчуга, однако при жизни ученого написанные им работы на эту тему не увидели света (Reznichenko, 1961).

Роль Академии наук в изучении фауны России в 18 в. ярче всего сказалась в организации ряда масштабных «академических» экспедиций, члены которых посетили самые отдаленные уголки Империи (Камчатка, Даурия, Каспийское море, русские владения в Северной Америке и т.п.), собрали значительные естественноисторические коллекции и тем самым заложили фундамент инвентаризации отечественной фауны и флоры. В трудах

академических путешественников 18 в. (Гюльденштедта, Георги, Лепехина, Фалька, Штеллера, Крашенинникова) можно найти отдельные, довольно разрозненные упоминания о моллюска. Ни один из этих авторов не публиковал специальных трудов по мягкотелым и, видимо, выраженного интереса к малакологии не проявлял (Middendorff, 1848).

Первым отечественным малакологом (хотя и иностранного происхождения) следует признать П.-С. Палласа, универсального натуралиста второй половины 18 в., которому принадлежат фундаментальные труды не только по ботанике и зоологии, но и по самым разным областям естественных и гуманитарных наук. Паллас известен своим многолетним путешествием по Азиатской России (1768-1774), в ходе которого открыл и описал большое число новых видов животных, включая и моллюсков. Для современных специалистов большой интерес имеет открытие им в верховьях реки Урал вида *Dreissena polymorpha*, входящего в глобальный список наиболее вредных инвазивных видов.

Итогом зоологической деятельности Палласа стал многотомный и неоконченный автором труд “*Zoographia Rosso-Asiatica*”. Хотя Паллас планировал опубликовать в его составе том, посвященный моллюскам и зоофитам, это намерение не было осуществлено. По мнению А.Ф. Миддендорфа (Middendorff, 1848), он в ходе своего путешествия «охладел» к изучению моллюсков, потому что последние тома его «Путешествия» в сравнении с первыми, никаких малакологических наблюдений не содержат. В целом отечественная зоологическая литература 18 в. была не очень богата малакологическими публикациями (Levin, 1957).

Важной вехой в исследовании малакофауны России является сводка о фауне Империи, составленная И.Г. Георги (Georgi, 1801). Всего в ней содержались сведения о 2849 видах животных, расположенных в соответствии с системой Линнея. 89 из них в современной системе относятся к типу Mollusca. В этой сводке представлены виды морских, наземных и пресноводных моллюсков, принадлежащих всем классам, от хитонов до головоногих.

19 век в истории отечественной малакологии характеризуется доминированием Зоологического музея Императорской академии наук (ныне – Зоологический институт РАН в г. Санкт-Петербурге) как ведущего центра по изучению фауны России, созданию и поддержанию центральной зоологической коллекции. Именно с этим учреждением были связаны крупнейшие отечественные малакологи позапрошлого века, из которых особая роль как организатора и историографа малакологических исследований в России принадлежит А.Ф. Миддендорфу. Им был разработан и частично осуществлен проект полного описания морских, пресноводных и наземных моллюсков Империи – проект, который окончательно не завершен и по сей день (Vinarski, 2021). С Зоологическим музеем были аффилированы такие именитые малакологи, как Л.И. Шренк, С.М. Герценштейн в 19 в., В.А. Линдгольм, В.И. Жадин, Н.П. Горбунов – в первой половине 20 в. Уже к началу прошлого столетия коллекция моллюсков этого учреждения стала одной из крупнейших в мире, а в отношении малакофауны Российской империи – наиболее представительной в мировом масштабе. Одной из важнейших задач института была и остается полная систематическая инвентаризация фауны России и сопредельных государств, что, среди прочего, нашло выражение в публикации серий трудов «Фауна России» (позднее – «Фауна СССР») и «Определители по фауне СССР». В составе этих серий вышло более десятка томов, специально посвященных моллюскам. Их авторами были ведущие отечественные малакологи, включая К.О. Милашевича, В.И. Жадина, А.Н. Голикова, И.М. Лихарева, О.А. Скарлато, А.А. Шилейко.

В то же время в дореволюционный период большую роль в познании моллюсков России играли натуралисты, не аффилированные с Зоомузеем и работавшие в других учреждениях, прежде всего образовательных – И.А. Криницкий, К. Эйхвальд, О.А. Гримм, К.О. Милашевич и др. Заметный вклад в изучение моллюсков России в то время вносили (и продолжают вносить до сих пор) специалисты, работавшие в Зоологическом музее Московского университета. Его малакологическая коллекция начала складываться ещё на рубеже 18-19 вв. и имеет большую ценность, в том числе, как депозиторий типовых серий многих видов моллюсков (Ivanov, Kantor, 1991; Ivanov, Sysoyev, 2000).

Определенное значение в 19 в. имели и усилия просвещенных натуралистов-любителей, интересовавшихся конхологией и занимавшихся не только фаунистическими, но и таксономическими исследованиями (О.В. Розен, О.В. Ретовский, Л.В. Круликовский и др.).

Советский период развития российской зоологии характеризовался рядом противоречивых тенденций. С одной стороны, после 1917 г. новая власть взяла курс на резкое увеличение числа научно-исследовательских учреждений, интенсификацию экспедиционных работ по изучению фауны и флоры СССР, создание сети академических институтов в союзных республиках. В области зоологии все это привело к «взрывному» в количественном отношении возрастанию как числа занятых в этой области исследователей, так и их публикационной активности (Alpatov, 1937). Именно в СССР централизованное планирование научных работ впервые стало особым государственным проектом, а профессия научного работника – стала массовой (до революции большинство исследователей в стране работали в университетах и были вынуждены отдавать много времени на преподавание; см. Kojevnikov, 2008).

С другой стороны, полное огосударствление науки в СССР имело последствием, что ученые в определенной степени потеряли автономию в выборе не только направления исследований, но и в мировоззренческой интерпретации результатов. Наука в СССР, особенно в предвоенные десятилетия, рассматривалась как часть социалистического планового хозяйства и ей официально, на высшем уровне, была предписана «обслуживающая» функция. На малакологию (и на зоологию в целом) это выразилось в том отношении, что приоритет стал отдаваться прикладным исследованиям. Систематика и фаунистика оказались отодвинуты на задний план, что было провозглашено в ходе известной «Фаунистической конференции» 1932 г., прошедшей в Зоологическом институте. На ней была закреплена вспомогательное, обслуживающее значение работ по изучению биоразнообразия. Известный идеолог «диалектической биологии» И.И. Презент заявил на конференции, что советский зоолог-фаунист «должен стать инженером – изобретателем, инженером реконструктором животного организма, активно подбирающим нужную для соцстроительства фауну» (Kiryanova, 1932).

В 1930-е гг. в малакологии на первый план выдвигались работы по практическому использованию моллюсков как биологического ресурса (пищевая, легкая промышленность), как компонента питания рыб, как переносчиков паразитов. Большое внимание уделялось работам по акклиматизации отдельных видов моллюсков для улучшения кормовой базы рыб (например, в Каспийское и Аральское моря). В связи с этой прикладной направленностью значительная доля малакологической информации, представленной в работах советского времени, получена в ходе гидробиологических, рыбохозяйственных и паразитологических исследований. В этих работах принимали участие такие крупные малакологи, как В.И. Жадин, И.М. Лихарев, А.В. Иванов и др.

Хорошо характеризуют эту эпоху и свойственный ей «официальный» подход к зоологии слова министра сельского хозяйства СССР И.А. Бенедиктова, упрекавшего в августе 1948 г. Академию наук в том, что ее биологические институты изучают объекты, «не имеющие ничего общего с практикой сельского хозяйства: амфибии, моллюски, ископаемые, насекомые, мухи, кораллы, крабы и другие низшие формы животного и растительного мира» (см. «Вестник АН СССР», 1948, № 9. С. 77). Это рассматривалось министром как «крупные ошибки» академической биологии, которые «часто являлись гириями на ногах практиков сельского хозяйства» (там же).

Во второй половине 20 в. Зоологический институт АН СССР возобновляет интенсивные исследования по систематике, фауне и биогеографии моллюсков, не ограничиваясь при этом территорией нашей страны. Он сохраняет свое значение как ведущего центра по координации малакологических исследований в нашей стране. Начиная с 1961 г., на базе Зоологического института регулярно проводятся всесоюзные совещания по изучению моллюсков (эта традиция продолжалась до 2006 г.). В изучении моллюсков в тот период активно участвовали сотрудники и других институтов системы Академии наук (а

также академий наук союзных республик) – Институт океанологии, Лимнологический институт Сибирского отделения АН СССР, Биолого-почвенный институт Дальневосточного научного центра АН СССР, Институт биологии южных морей АН УССР, Институт экологии растений и животных Уральского отделения АН СССР. Фактически, в тот период малакологические исследования отечественных зоологов приобрели глобальный характер, охватывая практически все континенты и океаны, включая Антарктиду. Мировое значение приобрели исследования по систематике и биогеографии моллюсков, проводившиеся Я.И. Старобогатовым, А.Н. Голиковым, А.А. Шилейко, Б.И. Сиренко и другими отечественными малакологами. Особо яркой и разноплановой была научная деятельность Я.И. Старобогатова, проводившего масштабные исследования по систематике и филогении практически всех макротаксонов моллюсков, включая и ископаемые группы. Впрочем, в сферу интересов этого автора входили не только моллюски, но и ракообразные, и построение макросистемы животных и органического мира в целом (Starobogatov, 1986).

Малакологические исследования в странах бывшего СССР достигли своего расцвета в середине 1980-х гг., что демонстрируют сборники авторефератов докладов малакологических совещаний, проводившихся с достаточной регулярностью на базе Зоологического института АН СССР в Ленинграде. Наиболее объемным и представительным из таких сборников был том, выпущенный в 1987 г. В числе авторов докладов было около 350 исследователей, представлявших практически все союзные республики. Достаточно полный «портрет» советского научного сообщества малакологов дает и персональный справочник, составленный путем анкетирования О.В. Амитровым (Amitrov, 1983). Несмотря на некоторую неполноту, он содержит сведения о 844 персоналиях с указанием научной специализации и регионов проживания малакологов.

Современный (постсоветский) период развития отечественной малакологии характеризуется рядом противонаправленных тенденций, из которых к числу негативных следует отнести сокращение числа активно работающих малакологов, уменьшение внимания к прикладным аспектам изучения моллюсков, прогрессирующим распадом научных связей между малакологами бывших союзных республик. Ряд научных школ в области малакологии, сложившихся ещё во времена СССР, прекратили свое существование в основном из-за отсутствия преемственности между поколениями и уходом из жизни специалистов старшего возраста.

С другой стороны, многие из активно работающих в России малакологов активно вовлечены в научные коллаборации с коллегами из дальнего зарубежья (что было редкостью в советское время), проводят экспедиционные работы на территории различных стран и континентов, печатаются в международных научных журналах. В значительной степени преодолена та научная изоляция (не имевшая, впрочем, абсолютного характера), существовавшая в эпоху СССР. Активно осваются новые методы таксономических исследований (в первую очередь – молекулярно-генетических). За последние 10-15 лет в стране сложился ряд новых научных школ в области малакологии, к исследовательской работе в этой области привлекаются молодые специалисты (хотя и не в таком числе, как того хотелось бы).

Таким образом, по моему убеждению, негативные последствия распада Советского Союза и естественного «отмирания» советских научных школ не привели ни к глубокой стагнации, ни тем более к полной деградации малакологических исследований в нашей стране. Институты Академии наук – наряду с крупными университетами – продолжают лидировать в отечественной малакологии, как в качественном, так и в количественном отношении. Основными академическими центрами по изучению рецентных моллюсков в России в настоящее время являются Архангельск, пос. Борок (Ярославская обл.), Владивосток, Иркутск, Москва, Санкт-Петербург, Севастополь. Значительный вклад вносят сотрудники университетов (Белгород, Москва, Санкт-Петербург, Томск). Наиболее значительные коллекции рецентных моллюсков сосредоточены в научных учреждениях Санкт-Петербурга, Москвы, Архангельска, Екатеринбурга и Владивостока.

Полагаю, что российское научное сообщество малакологов может смотреть в свое будущее с осторожным оптимизмом.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

- Alpatov V.V. 1937. The zoological scientific literature of the USSR. On the 20th anniversary of October revolution. *Zoologicheskii zhurnal*, 16(5): 783–790. [In Russian].
- Amitrov O.V. 1983. *The USSR malacologists: An index*. Moscow: Nauka, 85 p. [In Russian].
- Bartenev I. 1902. About Russian pearls. *Dnevnik Otdela ikhtiologii Imperatorskogo russkogo obshchestva akklimatizatsii zhivotnykh i rasteniy*, 10: 323–335. [In Russian].
- Bespalaya Yu.V., Bolotov I.N., Makhrov A.A., Vikhrev I.V. 2012. Historical geography of pearl harvesting in the rivers of the southern White Sea area (Arkhangelsk region). *Izvestiya RAN, seriya geograficheskaya*, 1: 96–105. [In Russian].
- Georgi I. 1801. *Geographisch-physikalische und naturhistorische Beschreibung des russischen Reiches zur Übersicht bisheriger Kenntnisse von demselben*. Königsberg: F. Nicolovius, 3(6): 1681–2222
- Ivanov D.L., Kantor Yu.I. 1991. *Paul Demidoff' malacological collection in the Zoological Museum of Moscow University*. Moscow: The Moscow State University press, 95 p.
- Ivanov D.L., Sysoev A.V. 2000. *Types of Mollusca in the Zoological Museum of Moscow University*. Moscow: The Moscow State University press, 188 p.
- Kiryanova E.I. 1932. The All-Union faunistic conference. *Priroda*, 5: 453–459. [in Russian].
- Kojevnikov A. 2008. The phenomenon of Soviet science. *Osiris, second series*, 23: 115–135.
- Levin V.L. 1957. Zoology in Russian journals of the 18th century. *Trudy Instituta istorii estestvoznaniya i tekhniki AN SSSR*, 16(3): 201–238. [In Russian].
- Middendorff A. v. 1848. Grundriss für eine Geschichte der Malacozoographie Russlands. *Bulletin de la Société Impériale des Naturalistes de Moscou*, 21(2): 424–473.
- Pekarsky P.P. 1862. *Science and literature in Russia under Peter the Great*. St.-Petersburg: Obshchestvennaya polza, 1: 1–578. [In Russian].
- Reznichenko O.G. 1961. The first Russian publications on marine wood-boring molluscs and Lomonosov. *Byulleten Moskovskogo obshchestva ispytateley prirody, otdel biologicheskii*, 65(5): 27–35. [In Russian].
- Starobogatov Ya.I. 1986. To the question of number of kingdoms of eukaryotic organisms. *Trudy Zoologicheskogo instituta AN SSSR*, 144: 4–24. [In Russian].
- Vinarski M.V. 2021. The great Empire's malacologist: Alexander von Middendorff's contribution to the study of molluscs. *Ruthenica. Russian Malacological Journal*, 31(4): 177–196.

THREE CENTURIES OF MALACOLOGY IN RUSSIA (TO THE 300TH ANNIVERSARY OF THE RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES)

M.V. Vinarski

Saint-Petersburg State University, St.-Petersburg, Russia

*S.I. Vavilov Institute of the History of Science and Technology RAS, St.-Petersburg branch
radix.vinarski@gmail.com*

Keywords: history of malacology, the Russian Academy of Sciences, the Zoological Institute RAS

Abstract: The report provides a brief sketch of the history of malacological research in the Russian Empire - the USSR - post-Soviet Russia over the last three centuries. The role of academic institutions is shown, first of all, the Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences, in organizing and carrying out works on mollusk studies in our country. The pre-revolutionary (before 1917), Soviet and modern stages of development of malacology in Russia are briefly characterized.

МОДЕЛИРОВАНИЕ КЛИМАТИЧЕСКОЙ НИШИ ИНВАЗИОННЫХ ПОПУЛЯЦИЙ КИТАЙСКОЙ БЕЗЗУБКИ В ЕВРОПЕ В УСЛОВИЯХ СЦЕНАРИЕВ ИЗМЕНЕНИЯ КЛИМАТА

И.В. Вихрев¹, И.Н. Болотов¹, М.Ю. Гофаров¹, А.В. Кондаков¹, Е.С. Коноплева¹,
Д.В. Крюк²

¹Федеральный исследовательский центр комплексного изучения Арктики им. Академика Н.П. Лаверова УрО РАН, Россия, г. Архангельск

²Белорусский государственный университет, Беларусь, г. Минск
vikhrevilja@gmail.com

Ключевые слова: инвазионные виды, фундаментальная ниша, MaxEnt, биоклиматические переменные, *Sinanodonta woodiana*

Биологические инвазии являются одним из наиболее значительных глобальных экологических факторов, угрожающих аборигенному биоразнообразию (Mollot et al., 2017). Пресноводные моллюски рода *Sinanodonta* (Bivalvia, Unionidae) - одни из самых успешных вселенцев среди двустворчатых моллюсков. Среди них наиболее широко распространена китайская беззубка *S. woodiana*. Из нативного ареала в Китае она была широко интродуцирована в Европу, Южную Сибирь, Центральную и Юго-Восточную Азию (Douda et al., 2024) и успешно заняла различные климатические зоны от Мьянмы до Северной Европы. Высокий инвазионный потенциал китайской беззубки, его негативное влияние на местные экосистемы и все еще обширные неколонизированные территории на европейском субконтиненте ставят вопрос о будущем направлении инвазии и влиянии глобального изменения климата на этот процесс. Учитывая высокую толерантность китайской беззубки к биотическим условиям и ее способность выживать в широком диапазоне условий среды (Benedict & Geist, 2021; Dobler et al., 2022; Konečný et al., 2018), мы полагаем, что климат является основным фактором, ограничивающим потенциальную нишу вида.

Модели современного и будущего потенциального ареала инвазии *S. woodiana* в Европе были построены с использованием алгоритма максимальной энтропии, реализованного в программном обеспечении MaxEnt (Phillips et al., 2008). По результатам моделирования были выделены два разных набора из шести климатических переменных, которые объясняют распространение *S. woodiana* в климатических условиях исторического периода и при будущем умеренном сценарии изменения климата RCP 4.5 (Табл. 1). Другой набор из четыре климатических переменных объясняет распространение китайской беззубки в соответствии с экстремальным сценарием изменения климата RCP 8.5 (Табл. 1). Большинство выявленных переменных связаны с температурой, и только две характеризуют накопление осадков.

Алгоритм Maxent выделил минимальную температуру самого холодного месяца (Bio6) как переменную с наибольшим вкладом в историческую модель (Табл. 1). Таким образом, в условиях текущих климатических условий распространение китайской беззубки в большей степени ограничено зимними температурами, которые, по всей видимости, влияют на возможность круглогодичного воспроизводства вида, что, в свою очередь, является важным конкурентным преимуществом *S. woodiana* перед аборигенными видами моллюсков.

Распространения китайской беззубки в условиях будущих сценариев изменения климата также в наибольшей степени зависит от зимних температур. Средняя температура самого холодного квартала (bio11) будет иметь наибольший вклад в модель в обоих сценариях будущих климатических изменений (Табл. 1).

Осадки самого теплого квартала (Bio18), это единственная переменная в исторической модели и модели RCP 8.5, связанная с осадками. Эта переменная показывает средний объем осадков в течение самого теплого квартала за рассматриваемый период. Вклад переменной в будущую модель в два раза выше (40.3 против 19.2).

Таблица 1 – Климатические переменные, выбранные для моделирования распространения *S. woodiana* в условиях трех климатических сценариев и вклад этих переменных в каждую из моделей. Наибольшие значения вклада выделены жирным шрифтом

Переменная	Вклад в модель, %		
	Историческая	RCP 4.5	RCP 8.5
Bio2 (Среднедневной ход температуры)	0.3	17.4	n/a
Bio3 (Изотермальность)	1.4	6.2	10.5
Bio4 (Сезонность температуры)	25.2	n/a	0.4
Bio6 (Минимальная температура самого холодного месяца)	46.5	6.9	n/a
Bio7 (Годовой ход температуры)	7.4	n/a	n/a
Bio8 (Средняя температура самого влажного квартала)	n/a	4.3	n/a
Bio11 (Средняя температура самого холодного квартала)	n/a	56.8	48.8
Bio15 (Сезонность выпадения осадков)	n/a	8.3	n/a
Bio18 (Осадки самого теплого квартала)	19.2	n/a	40.3

Более низкие значения резко снижают вероятность присутствия вида в обоих случаях, тогда как более высокие значения оставляют ее почти постоянной в исторической модели, но быстро уменьшающейся в будущем. Таким образом, осадки оказывают значимое влияние на распространение вида в современных условиях и при экстремальном сценарии климатических изменений. Низкий уровень осадков маркирует засушливые регионы и драматически снижает вероятность присутствия вида, что неудивительно для водного организма.

Карта потенциального ареала инвазии *S. woodiana* в Европе в текущих климатических условиях была составлена с использованием двух пороговых значений: МР – максимизирующего вероятность присутствия, 10Р – отсекающего 10 процентов подходящих местообитаний, характеризующихся наиболее экстремальными условиями среды согласно модели (Рис. 1А).

Использование порогового значения МР определяет подходящим для обитания китайской беззубки широкий ареал от юга Финляндии на севере до южной окраины Пиренейского полуострова на юге и от Британских островов на западе до дельты Волги на востоке. Все места находок вида, использованные в модели, попадают в прогнозируемое распространение. Более того, в качестве пригодных для присутствия вида прогнозируются и обширные территории, для которых отсутствуют сведения об обитании *S. woodiana*: Британские острова, Иберийский полуостров, бассейны рек Днепр, Дон и Кубани, реки бассейна Финского залива и водоемы южной Скандинавии. Пороговое значение 10Р определяет гораздо более узкий ареал вероятного присутствия вида. Однако даже в этом случае большая часть территории Британских островов, прибрежные районы Пиренейского полуострова и Черного моря, а также бассейн реки Кубани рассматриваются как регионы с высокой вероятностью присутствия. В то же время на востоке инвазионного ареала имеется немало задокументированных популяций китайской беззубки, которые лежат за пределами прогнозируемого распространения. Это наблюдение показывает, что *S. woodiana* успешно адаптировалась к новым условиям окружающей среды, находящимся на границе условий ее потенциальной ниши.

Прогнозные карты распространения *S. woodiana* в Европе при будущих сценариях изменения климата рисуют противоречивую картину предсказанного распространения вида. Согласно модели RCP 4.5 с пороговым значением МР, инвазионный ареал сократится (Рис. 1Б) по сравнению с исторической моделью.

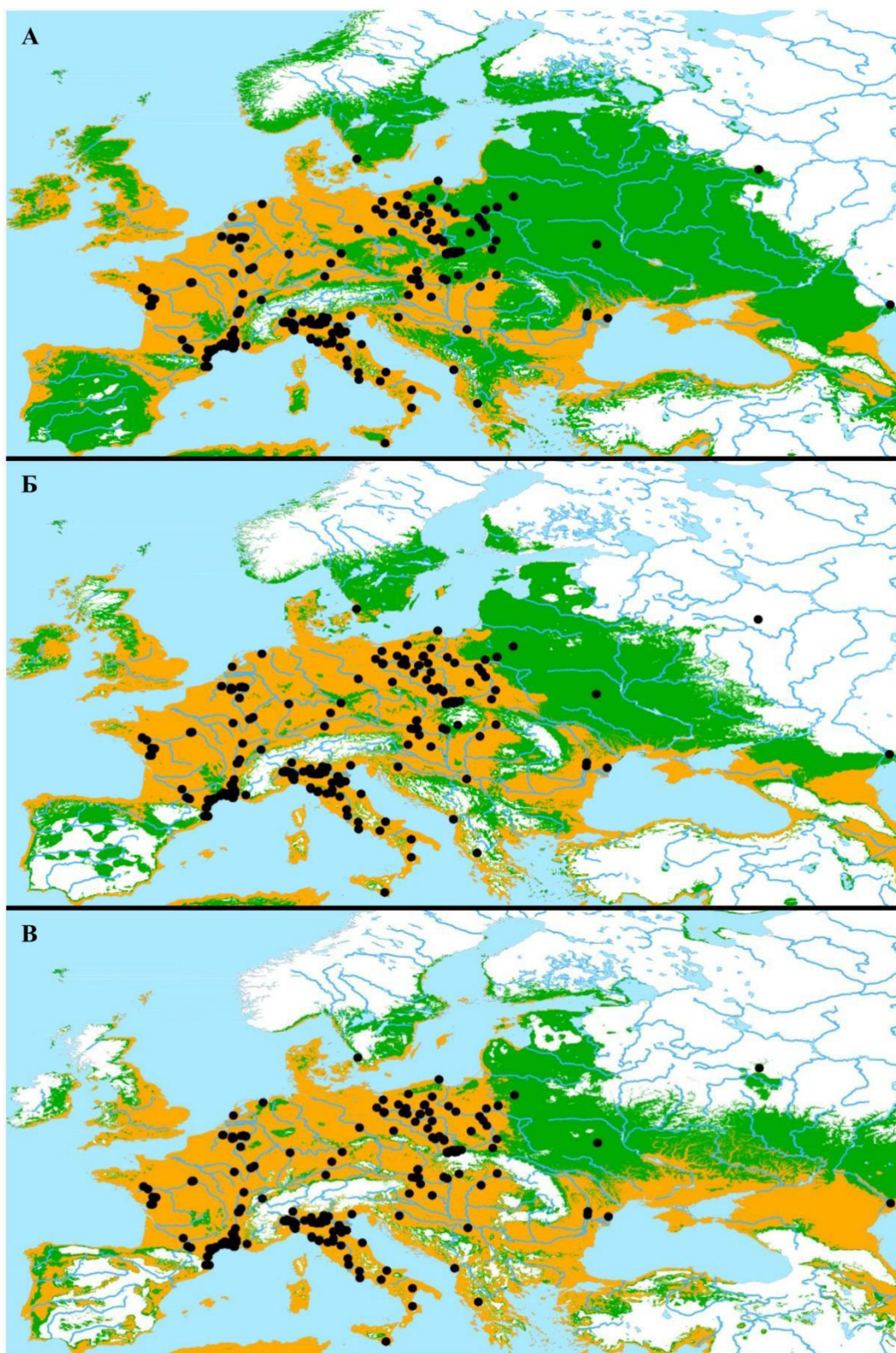


Рисунок 1 – Карты потенциального инвазионного ареала *S. woodiana* в Европе при трех климатических сценариях: А – исторические климатические условия, Б – будущий сценария изменения климата RCP 4.5, В – будущий сценарий изменения климата RCP 8.5. Зеленая заливка – области, определенные как подходящие для обитания вида с использованием порога MP; оранжевая заливка – области, определенные как подходящие для обитания вида с использованием порога 10P. Черные точки указывают на локалитеты присутствия вида, использованные для построения модели

Восточная граница сместится на запад к бассейнам Днепра и Даугавы, а подходящими для обитания будут обозначены лишь отдельные участки Пиренейского полуострова. В то же время ареал вероятного присутствия вида в соответствии с пороговым правилом 10P модели RCP 4.5 (Рис. 1Б) расширится на восток по сравнению с тем, который изображены в исторической модели. Наиболее значительные изменения, прогнозируемые моделью RCP 8.5 (Рис. 1В), относятся к юго-восточной части инвазионного ареала. Вероятность присутствия в этом районе выше обоих порогов и его граница будет сдвинута на север как минимум до нижнего Дона и Волги (порог 10P) или до средней Волги, включая почти весь бассейн Дона (порог MP).

Во всех прогнозных сценариях видно, что среди еще не колонизированных китайской беззубкой территорий Азовская низменность и юг Британских островов имеют наиболее подходящие климатические условия для успешной инвазии. Мы предполагаем, что полученные модели могут быть использованы в качестве карт риска (risk maps) для оценки дальнейшей инвазии *S. woodiana*.

Исследования проведены при финансовой поддержке министерства науки и высшего образования Российской Федерации, проект № FUUW-2022-0056.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

- Mollot G., Pantel J.H., & Romanuk T.N. 2017. The Effects of Invasive Species on the Decline in Species Richness. In: Bohan D.A., Dumbrell A.J., Massol F. (Eds.) *Advances in Ecological Research*, 56: 61–83. <https://doi.org/10.1016/bs.aecr.2016.10.002>
- Douda K., Zieritz A., Vodáková B., Urbańska M., Bolotov I. N., Marková J., Froufe E., Bogan A. E., Lopes-Lima M. 2024. Review of the globally invasive freshwater mussels in the genus *Sinanodonta* Modell, 1945. *Hydrobiologia*. <https://doi.org/10.1007/s10750-023-05457-3>
- Benedict A., Geist, J. 2021. Effects of water temperature on glochidium viability of *Unio crassus* and *Sinanodonta woodiana*: Implications for conservation, management and captive breeding. *Journal of Molluscan Studies*, 87(2). <https://doi.org/10.1093/mollus/eyab011>
- Dobler A. H., Hoos P., Geist J. 2022. Distribution and potential impacts of non-native Chinese pond mussels *Sinanodonta woodiana* (Lea, 1834) in Bavaria, Germany. *Biological Invasions*, 24: 1689–1706. <https://doi.org/10.1007/s10530-022-02737-2>
- Konečný A., Popa O. P., Bartáková V., Douda K., Bryja J., Smith C., Popa L. O., Reichard M. 2018. Modelling the invasion history of *Sinanodonta woodiana* in Europe: Tracking the routes of a sedentary aquatic invader with mobile parasitic larvae. *Evolutionary Applications*, 11(10): 1975–1989. <https://doi.org/10.1111/eva.12700>
- Phillips S. J., Dudík M., Phillips S. J. 2008. Modeling of species distributions with Maxent: new extensions and a comprehensive evaluation. *Ecography*, 31, 161–175. <https://doi.org/10.1111/j.2007.0906-7590.05203.x>

ENVIRONMENTAL NICHE MODELLING OF THE CHINESE POND MUSSEL INVASION IN EUROPE UNDER CLIMATE CHANGE SCENARIOS

I.V. Vikhrev¹, I.N. Bolotov¹, M.Yu. Gofarov¹, A.V. Kondakov¹, E.S. Konopleva¹, D.V. Kruk²

¹*N. Laverov Federal Center for Integrated Arctic Research of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, Arkhangelsk, Russia*

²*Belarusian State University, Minsk, Belarus*
vikhrevilja@gmail.com

Keywords: alien species, fundamental niche, MaxEnt, bioclimatic variables, *Sinanodonta woodiana*.

Abstract: In this study, we modelled the Chinese pond mussel distribution in the European subcontinent under the recent climatic conditions and two climate change scenarios. Using species

records of *Sinanodonta woodiana* (Bivalvia: Unionidae) in Europe and a set of bioclimatic variables, we applied the maximum entropy approach provided by MaxEnt to build the species distribution models and investigate how each climatic variable affects the species distribution. We found that winter temperatures had the largest contribution to the species distribution in all three scenarios (recent, RCP 4.5, RCP 8.5). The species distribution models highlight that the climatic conditions of the British Isles and the Azov-Kuban Lowland are the most suitable, among the uninvaded regions, for further *S. woodiana* invasion.

СТРУКТУРА И ДИНАМИКА ПЛАНКТОННЫХ И БЕНТОСНЫХ СООБЩЕСТВ В ВИСЛИНСКОМ ЗАЛИВЕ БАЛТИЙСКОГО МОРЯ ПОСЛЕ ИНВАЗИИ ДВУСТВОРЧАТОГО МОЛЛЮСКА *RANGIA CUNEATA*

А.А. Гусев*, А.С. Семенова**, О.А. Дмитриева, Л.В. Рудинская

Атлантический филиал ФГБНУ «Всероссийский научно-исследовательский институт
рыбного хозяйства и океанографии» («АтлантНИРО»), ул. Дмитрия Донского 5, 236022,
Калининград, Россия

*andgus@rambler.ru, **a.s.semenowa@mail.ru

Ключевые слова: *Rangia cuneata*, структура сообществ, планктон, зообентос, Вислинский залив

Биологические инвазии видов-фильтраторов оказывают существенное влияние на структуру планктонных и бентосных сообществ водоемов реципиентов (Биологические инвазии..., 2004). Моллюски-фильтраторы в значительной степени регулируют прозрачность и качество воды (Самые опасные..., 2018).

До вселения *Rangia cuneata* (G.B. Sowerby I, 1832) в 2010 г., в Вислинском заливе обитали понто-каспийские двустворчатые моллюски пресноводного происхождения *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771), ведущие прикрепленный образ жизни вдоль берегов при солености не выше 2 PSU (Гусев, Рудинская, 2014; Reich, 1926). Рангии заселили центральную часть водоема и их распространение не ограничено соленостью воды 2 PSU (Rudinskaya, Gusev, 2012). В настоящее время, рангии также обнаружены в прибрежной части Балтийского моря с глубинами менее 20 м (Гусев, Рудинская, 2017), их личинки на глубинах менее 40 м и глубже (Александров и др., 2023), а также встречаются в реке Преголя (Полунина и др., 2019), где они плохо выживают и не формируют устойчивых популяций.

Вислинский залив и раньше испытывал воздействие на биологические сообщества после проникновения чужеродных видов (Науменко и др., 2014). Наиболее значимыми, из которых были детритофаги полихеты рода *Marenzelleria* Mesnil, 1896 в 1988 г. (Zmudziński et al., 1996; Rudinskaya, 1999) и хищные ветвистоусые ракообразные *Cercopagis (Cercopagis) pengoi* (Ostroumov, 1891) в 1999 г. (Науменко, Полунина, 2000).

В 1989-2005 гг. средняя биомасса фитопланктона в августе составляла около 25,0 г/м³. Доминирующей группой были синезеленые водоросли (Cyanophyta), они формировали около 90% от общей биомассы (Дмитриева, 2009; Semenova, Smyslov, 2009). Доминирующими видами среди них были представители рода *Dolichospermum* (Ralfs ex Bornet & Flahault) P.Wacklin, L.Hoffmann & J.Komárek, 2009 (*D. crassum* (Lemmermann) P.Wacklin, L.Hoffmann & J.Komárek 2009 и *D. flos-aquae* (Bornet & Flahault) P.Wacklin, L.Hoffmann & Komárek 2009), которые составляли 51% от суммарной биомассы фитопланктона, *Woronichinia compacta* (Lemmermann) Komárek & Hindák 1988 – 7% и *Aphanizomenon flos-aquae* Ralfs ex Bornet & Flahault 1886 – 8% (Дмитриева, 2009). Значительное влияние на структуру фитопланктона оказывали температура и соленость воды (Semenova, Smyslov, 2009), а также пресс зоопланктона (Dmitrieva, Semenova, 2012).

В целом в августе средняя численность и биомасса зоопланктона составляли около 110 тыс. экз./м³ и 1300 мг/м³. До вселения *C. (C.) pengoi* доминирующей группой по биомассе всегда были Copepoda и в среднем составляли 65-77%. Среди веслоногих ракообразных доминировали *Eurytemora affinis affinis* (Poppe, 1880) до 90% и представители рода *Acartia* (*Acanthacartia*) Steuer, 1915 (*A. (A.) bifilosa* (Giesbrecht, 1881) и *A. (A.) tonsa* Dana, 1849-1852) до 10% (Науменко, 2010). После появления *C. (C.) pengoi* вклад веслоногих ракообразных в общую биомассу снизился до 30% и отношение биомасс *E. affinis affinis* к *Acartia* (*Acanthacartia*) spp. составляло 1:0,2 в августе 1999-2020 гг. (Telesh, Naumenko, 2024). Эти величины испытывали значительные межгодовые и сезонные колебания, а также изменялась структура доминирующих групп под воздействием абиотических и биотических факторов среды. Наиболее важными, из которых являются соленость и температура воды, а также пресс инвазионной кладоцеры *C. (C.) pengoi* и молоди балтийской сельди *Clupea harengus* Linnaeus, 1758, которая откармливается в заливе в течение лета (Науменко, 2010; Telesh, Naumenko, 2024).

В 1988-2009 гг. биомасса зообентоса в среднем составляла 21,9 г/м². Доминирующей группой были хирономиды (Chironomidae) и в среднем составляли 46%, доля двустворчатых моллюсков в биомассе была 18%, они были представлены типичными видами Балтийского моря (*Macoma balthica* (Linnaeus, 1758), *Mya arenaria* Linnaeus, 1758 и *Cerastoderma glaucum* (Bruguère, 1789)). Абиотические (соленость и температура воды) и биотические (вселение полихет рода *Marenzelleria* и пресс бентосоядных рыб) факторы среды также оказывали влияние величины численности и биомассы зообентоса и на структуру доминирующих групп (Науменко и др., 2012, 2014).

Цель работы установить структурные изменения в планктонных и бентосных сообществах Вислинского залива, связанные с вселением *Rangia cuneata*.

Материалом для данной работы послужили пробы фито- и зоопланктона собранные в Вислинском заливе в августе 2011-2021 гг. и зообентоса с апреля по ноябрь 2011-2021 гг. Отбирали интегральные пробы фитопланктона с пяти горизонтов, консервировали фиксатором, составной частью которого является раствор Люголя. Камеральную обработку выполняли по общепринятой методике (Методика изучения..., 1975). Пробы зоопланктона собирали батометром Нискина объемом 5-6 л с трех горизонтов (поверхностного 0,5 м, среднего 1,5 м и придонного 2,5 м) интегрально, концентрировали через мельничный газ № 70 (размер ячеек 68 мкм) и фиксировали 40% раствором формалина с сахарозой до конечной концентрации 2-4%. Камеральную обработку проб производили общепринятыми методами (Методические рекомендации..., 1984). Сбор зообентоса проводили дночерпателем Петерсена с площадью захвата 0,025 м². Пробы промывали в сетчатом мешке с ячейей 0,5 мм на борту судна, затем фиксировали 4%-ным формалином. Камеральную обработку проб осуществляли по общепринятой методике (Методические рекомендации..., 1983). Синонимия идентифицированных таксонов приведена в соответствии с AlgaeBase и World Register of Marine Species (Guiry, Guiry, 2024; WoRMS, 2024).

R. cuneata, проникнув в Вислинский залив, быстро нарастила свою численность и биомассу, которые колебались в 2011-2021 гг. от 200 до 1680 экз./м² и 198 до 1606 г/м² (83,7-97,9%), в среднем – 703 экз./м² и 776,1 г/м², рангии формировали 96,4% от общей биомассы зообентоса. Биомасса зообентоса без рангии была 28,7 г/м². Доминирующей группой были хирономиды (64%), доля аборигенных видов двустворчатых моллюсков составила (3%).

Можно отметить, что биомасса зообентоса Вислинского залива осталась на высоком уровне после вселения рангий. Однако отношение биомасс хирономид к местным видам двустворчатых моллюсков снизилось с 1:0,4 в 1988-2009 гг. до 1:0,1 в 2011-2021 гг. Если учесть биомассу всех видов двустворчатых моллюсков, включая рангию, это отношение в 2011-2021 гг. составит 1:42,3, что свидетельствует о значительном увеличении доли в общей биомассе двустворчатых моллюсков Вислинского залива.

Велигеры *R. cuneata* появляются в планктоне открытой части Вислинского залива в значительном количестве в апреле-мае, в июне-июле их численность максимальна, затем она

плавно снижается к августу-сентябрю и в октябре-декабре личинки встречаются в планктоне единично. На протяжении периода исследований самая ранняя дата появления велигеров рангии в планктоне – 10 апреля 2014 г., самая поздняя – 1 декабря 2016 г. Обилие велигеров рангии в планктоне существенно различалось по годам. Так наибольшие численности (более 10 тыс. экз./м³) были отмечены в 2012, 2016 и 2018 гг. Обычно численность велигеров не превышала (5 тыс. экз./м³), но были годы (2015 и 2017 гг.) когда численность велигеров на протяжении всего вегетационного периода была крайне мала или они отсутствовали вовсе (2019 г.).

В зоопланктоне в августе 2012-2019 гг. произошло снижение биомассы крупноразмерного вида *E. affinis affinis* – до 39-511 мг/м³, его доли от биомассы веслоногих ракообразных – до 12-57% и всего зоопланктона в целом – до 1-41%, а также отмечено возрастание доли *Acartia (Acanthacartia) spp.* (в основном *A. (A.) tonsa*), отношение биомассы *E. affinis affinis* к биомассе *Acartia spp.* изменялось от 1:0,7 до 1:7,1, в среднем составляя 1:2,6 (в годы до вселения *C. (C.) pengoi* в среднем – 1:0,1 и до *R. cuneata* – 1:0,2). В 2020-2021 гг. наблюдали некоторое возрастание как биомассы *E. affinis affinis* так и снижение доли *Acartia (Acanthacartia) spp.* до 1:0,6.

В августе 2011-2020 гг. биомасса фитопланктона варьировала от 4,5 до 14,9 г/м³ и в среднем составляла 7,6 г/м³. Доля синезеленых водорослей при этом составляла 80% ее суммарных значений. Основными доминантами были *Dolichospermum spp.* – в среднем 44% и *W. compacta* – 26%. По сравнению с предыдущими исследованиями доминирующий комплекс видов в августе не претерпел существенных изменений, однако суммарная биомасса фитопланктона в период 2011-2020 гг. снизилась в 3,2 раз. Отношение биомасс *Dolichospermum spp.* к *W. compacta* возросло с 1:0,1 в 2006 г. до 1:2,6 в 2011-2020 гг. В 2021 г. было отмечено увеличение биомассы в августе до 22,5 г/м³ за счет массового развития синезеленых водорослей, а соотношение биомасс *Dolichospermum spp.* к *W. compacta* снизилось до 1:0,6.

По данным за 2011 и 2012 гг. потребление рангией первичной продукции фитопланктона в Вислинском заливе могло составить 47% и 72%, соответственно (Gusev et al., 2014), что в значительной степени влияло на доступность пищи для зоопланктона. До 2010 г. зоопланктон был основным потребителем фитопланктона, и он потреблял от 4-7% до 49% первичной продукции фитопланктона (Науменко и др., 2012, Dmitrieva, Semenova, 2012). Такая фильтрационная активность моллюска-вселенца сказалась как на биомассе фитопланктона, так и на прозрачности воды, которая увеличилась с 0,47-0,74 м в 1995-2010 гг. до 0,66 и 0,99 м после 2011 г. (Gusev et al., 2014; Aleksandrov, 2024).

Ранее для Вислинского залива было показано, что после вселения рангии общая биомасса фитопланктона снизилась. Эта тенденция сопровождается значительным увеличением соотношения биомассы зоопланктона и фитопланктона, которое было вызвано не увеличением биомассы зоопланктона, а снижением биомассы фитопланктона. Наиболее вероятной причиной снижения биомассы фитопланктона было одновременное снижение в концентрации всех питательных веществ за счет фильтрационной активности *R. cuneata* (Kownacka et al., 2020). Отмечено снижение концентрации хлорофилла «а» (Kownacka et al., 2020; Aleksandrov, 2024).

Наибольшее влияние рангии, вероятно, оказывают на более крупные организмы планктонного сообщества, которые обладают меньшей плавучестью и поэтому скорость осадения у них выше. В результате чего они в большей степени принимают участие в питании рангий. Можно говорить об усилении бентико-пелагической связи в Вислинском заливе после вселения *R. cuneata*, которая выражается в изменении трофических взаимоотношений и в значительной мере повлияла на пелагическую пищевую цепь залива. В последние годы отмечено восстановление роли *Dolichospermum spp.* и *E. affinis affinis* в планктонном сообществе залива, которое возможно было связано с уменьшением биомассы *R. cuneata* и соответственно с ослаблением ее пресса на фитопланктонное сообщество.

Таким образом, рангии стали важным компонентом экосистемы и играют значительную роль в самоочищении, осветлении воды и улучшении экологического состояния Вислинского залива.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

- Александров С.В., Гусев А.А., Семенова А.С. 2023. Планктонные и бентосные сообщества юго-восточной части Балтийского моря в летний период 2018-2019 гг. *Океанологические исследования*, 51(1): 91-113. [https://doi.org/10.29006/1564-2291.JOR-2023.51\(1\).5](https://doi.org/10.29006/1564-2291.JOR-2023.51(1).5)
- Биологические инвазии в водных и наземных экосистемах*. 2004. Товарищество научных изданий КМК, Москва, 436 с.
- Гусев А.А., Рудинская Л.В. 2014. Современный видовой состав зообентоса Вислинского залива и его сравнение с аналогичными данными 1920-х гг. *Промышленно-биологические исследования АтлантНИРО в 2010-2013 гг.*, 1: 100-122.
- Гусев А.А., Рудинская Л.В. 2017. Фауна зообентоса юго-восточной части Балтийского моря (Гданьский бассейн) в разные периоды исследований. *Труды АтлантНИРО*, 1(3): 33-64.
- Дмитриева О.А. 2009. Фитопланктон Калининградского морского канала. *Промышленно-биологические исследования АтлантНИРО в 2006-2007 гг.*, 1: 166-176.
- Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов*. 1975. Наука, Москва, 242 с.
- Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресных водоемах. Зообентос и его продукция*. 1983. Изд-во ГосНИИОРХ, Ленинград, 51 с.
- Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресных водоёмах. Зоопланктон и его продукция*. 1984. Изд-во ГосНИИОРХ, Ленинград, 33 с.
- Науменко Е.Н., Полунина Ю.Ю. 2000. *Cercopagis pengoi* (Ostroumov, 1891) (Crustacea: Cladocera) – новый вселенец в Вислинский залив Балтийского моря. В кн.: *Виды-вселенцы в европейских морях России*, Апатиты: 121-129.
- Науменко Е.Н. 2010. *Структурно-функциональная организация зоопланктона Вислинского залива Балтийского моря*. АтлантНИРО, Калининград, 198 с.
- Науменко Е.Н., Хлопников М.М., Рудинская Л.В. 2012. Потоки энергии в экосистеме Вислинского (Калининградского) залива Балтийского моря. *Журнал Сибирского Федерального Университета. Биология*, 5(2): 184-202.
- Науменко Е.Н., Рудинская Л.В., Гусев А.А. 2014. Влияние видов-вселенцев на структуру зоопланктона и зообентоса в Вислинском заливе Балтийского моря. *Региональная экология РАН*, 1-2(35): 21-28.
- Полунина Ю.Ю., Герб М.А., Ланге Е.К., Володина А.А., Ежова Е.Е., Кочешкова О.В. 2019. Предварительные результаты гидробиологических исследований нижнего течения р. Преголи после техногенной трансформации русла. *Региональная экология РАН*, 3(57): 91-101.
- Самые опасные инвазионные виды России (ТОП – 100)*. 2018. Товарищество научных изданий КМК, Москва, 688 с.
- Aleksandrov S.V. 2024. Long-term changes in the primary production of phytoplankton in the ecosystem of the Vistula Lagoon of the Baltic Sea. *Inland Water Biology*, 17(1): 37-47. <https://doi.org/10.1134/S1995082924010036>
- Gusev A.A., Rudinskaya L.V., Aleksandrov S.V. 2014. Energy budget model of the wedge clam *Rangia cuneata* in the Vistula Lagoon of the SE Baltic Sea. In: *54th Estuarine and Coastal Sciences Association international symposium “Coastal systems under change: tuning assessment tools”, (12-16 May 2014, Sesimbra, Portugal)*, Sesimbra: 103-104.

- Dmitrieva O.A., Semenova A.S. 2012. Seasonal dynamics and trophic interactions of phytoplankton and zooplankton in the Vistula Lagoon of the Baltic Sea. *Oceanology*, 52(6): 785-789. <https://doi.org/10.1134/S0001437012060033>
- Guiry M.D., Guiry G.M. 2024. *AlgaeBase*. World-wide electronic publication, University of Galway. <https://www.algaebase.org>. [Дата обращения: 26.06.2024].
- Kownacha J., Całkiewicz J., Kornijów R. 2020. A turning point in the development of phytoplankton in the Vistula Lagoon (southern Baltic Sea) at the beginning of the 21st century. *Oceanologia*. 62(4): 538-555. <https://doi.org/10.1016/j.oceano.2020.08.004>
- Riesch F. 1926. Beiträge zur Kenntnis der litoralen Lebensgemeinschaften in der poly- und mesohalinen Region des Fischen Haffes. *Schriften der Physikalisch-ökonomischen Gesellschaft zu Königsberg*, 65(1): 32-47.
- Rudinskaya L.V. 1999. Water salinity impact upon bottom invertebrates structure in the Vistula Lagoon. In: *Proceedings of Symposium "Freshwater fish and the herring populations in the coastal lagoons: environment and fisheries" (6-7 May, 1998, Gdynia, Poland)*, Publ. of the Sea Fisheries Institute, Gdynia: 202-219.
- Rudinskaya L.V., Gusev A.A. 2012. Invasion of the North American wedge clam *Rangia cuneata* (G.B. Sowerby I, 1831) (Bivalvia: Mactridae) in the Vistula Lagoon of the Baltic Sea. *Russian Journal of Biological Invasions*, 3(3): 220-229. <https://doi.org/10.1134/S2075111712030071>
- Semenova S.N., Smyslov V.A. 2009. Peculiarities of the state of phytoplankton in the Baltic Sea's Vistula Lagoon at the turn of 21st century. *Inland Water Biology*, 2(4): 305-311. <https://doi.org/10.1134/S1995082909040038>
- Telesh I.V., Naumenko E.N. 2024. Ambivalence of planktonic invaders and transformation of communities. *Inland Water Biology*, 17(1): 188-196. <https://doi.org/10.1134/S1995082924010164>
- Zmudziński L., Chubarova-Solovjeva S., Dobrowolski Z., Gruszka P., Olenin S., Wolnomiejski W. 1996. Expansion of the spionid polychaete *Marenzelleria viridis* in the southern part of the Baltic Sea. In: *Proceedings of the 13th Baltic Marine Biologists Symposium*, Riga: 127-130.
- WoRMS Editorial Board. 2024. World Register of Marine Species / Electronic resources / URL: <http://www.marinespecies.org>. [Дата обращения: 26.06.2024].

STRUCTURE AND DYNAMICS OF PLANKTONIC AND BENTHIC COMMUNITIES
IN THE VISTULA LAGOON OF THE BALTIC SEA AFTER THE INVASION
OF THE BIVALVE *RANGIA CUNEATA*

A.A. Gusev*, **A.S. Semenova****, **O.A. Dmitrieva**, **L.V. Rudinskaya**
Atlantic Branch of the Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography
("AtlantNIRO"), Dmitry Donskoy str. 5, 236022, Kaliningrad, Russia
* andgus@rambler.ru, ** a.s.semenowa@mail.ru

Keywords: *Rangia cuneata*, community structure, plankton, zoobenthos, Vistula Lagoon

Abstract: The highest influence of *Rangia cuneata* impact on the larger organisms of the planktonic community, which have less buoyancy and therefore have a higher deposition rate. As a result, they are more involved in early nutrition. We can talk about the strengthening of the benthic-pelagic bond in the Vistula Lagoon after the introduction of *R. cuneata*, which is expressed in a change in trophic relationships and has significantly influenced the pelagic food chain of the Lagoon. During last years, the recovery of the role of *Dolichospermum* spp. and *Eurytemora affinis* in the plankton community of the Lagoon is noted, which may have been associated with a decrease in the biomass of *R. cuneata* and, accordingly, with a weakening of its pressure on the phytoplankton community. Thus, *R. cuneata* have become an important component of the

ecosystem and play a significant role in self-purification, water clarification and improvement of the ecological condition of the Vistula Lagoon.

РАЗНООБРАЗИЕ ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ У БРЮХОНОГИХ МОЛЛЮСКОВ ПРИ ОСВОЕНИИ НОВЫХ МЕСТООБИТАНИЙ

П.Ю. Дгебуадзе

*Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова, РАН, Москва, Россия
p.dgebuadze@gmail.com*

Ключевые слова: адаптации, симбиоз, морские экосистемы, экология

Брюхоногие моллюски представляют собой многочисленную группу беспозвоночных животных, способных приспосабливаться к различным условиям среды. При колонизации новых ареалов обитания они демонстрируют высокую степень пластичности и разнообразия жизненных форм. Морские представители этого класса населяют различные экосистемы, включая абиссальные глубины, коралловые рифы и литоральную зону. Они занимают различные экологические ниши, включая бентосные, эпибентосные сообщества, плейстон и нейстон. Кроме того, морские брюхоногие моллюски проявляют большое разнообразие в питании. Некоторые виды потребляют водоросли, другие - мелких беспозвоночных, а третьи - падаль. Существуют также виды, способные питаться древесиной, что делает их ключевыми участниками биогеохимического цикла. Важно отметить, что морские брюхоногие моллюски играют важную роль в морских экосистемах, являясь неотъемлемым компонентом пищевых цепей и участвуя в процессах биологической очистки воды. Исследование разнообразия жизненных форм среди морских брюхоногих моллюсков имеет важное значение для понимания функционирования морских экосистем в целом.

Настоящая работа представляет собой краткий обзор нескольких семейств и одного подсемейства моллюсков, которые выделяются своим особым образом жизни, обладая разнообразными адаптациями, возникающими при освоении новых мест обитания. В нижеприведенных кратких характеристиках групп акцентируется внимание на их особенностях среди других представителей класса *Gastropoda*.

Columbellidae

Семейство *Columbellidae* насчитывает порядка 1137 видов морских брюхоногих моллюсков (по *MolluscaBase*) мелких и средних размеров, отличающихся гладкими, блестящими и часто ярко окрашенными раковинами. Форма раковины обычно удлинённая и овальная, с хорошо выраженным шпилем и узким устьем. Колумбеллиды встречаются в морской среде по всему миру, от приливно-отливных зон до больших глубин (не менее 1000 м). Они населяют различные места обитания, включая скалистые берега, коралловые рифы и песчаное дно. Эти падальщики и детритофаги играют важнейшую роль в поддержании функционирования и баланса морских экосистем, расщепляя органический материал и водоросли (deMaintenon, 1999). Среди брюхоногих моллюсков они необычны тем, что некоторые виды включают в свой рацион как растительный, так и животный материал. Виды, живущие на морской траве, являются падальщиками, потребляя диатомовые водоросли, губки и другие животные формы жизни на ворсинках морской травы, а также растительный материал. Известно, что плотоядные виды включают в свой пищевой рацион других моллюсков, многощетинковых червей, ракообразных и асцидий.

Представители этого семейства *Gastropoda* играют важную экологическую роль, участвуя в расщеплении органического материала и служат добычей для различных хищников. Несмотря на свои небольшие размеры, колумбеллиды устойчивы и легко

приспосабливаются к незначительным изменениям окружающей среды, что является интересным аспектом в морской экологии.

Подсемейство *Coralliophilinae* Chenu, 1859

Это группа, входящая в состав семейства *Muricidae* и насчитывающая 300 валидных видов (по *MolluscaBase*), представлена моллюсками, ведущими специализированный паразитический образ жизни, питаются тканями своих хозяев-кораллов, пробуравливая их стенки тела и высасывая содержимое с помощью хорошо развитого хобота (Oliverio, 2009). Их присутствие может влиять на структуру и динамику рифовых экосистем, что делает их важным объектом исследований по сохранению и управлению коралловыми рифами.

Кораллиофилины встречаются от приливо-отливных зон до глубин до 1000 метров и распространены от умеренных до тропических и субтропических районов Мирового океана. Их можно обнаружить в районе срединно-Атлантического хребта, близ Канарских островов, на глубоководных коралловых банках в Средиземном море, от берегов Флориды до Бразилии, в Индо-Вест Пацифике, а также в южной Австралии (Oliverio, Gofas, 2006; Taviani et al., 2009).

Представители подсемейства *Coralliophilinae* оказывают значительное влияние на функционирование коралловых рифов. Они играют определенную роль в динамике взаимодействия "хищник-жертва" в коралловых экосистемах, однако избыток этих моллюсков может привести к сокращению численности кораллов, особенно в районах, где рифы уже испытывают стресс. Полное понимание их роли в коралловых экосистемах имеет первостепенное значение для более масштабных усилий по сохранению и управлению коралловыми рифами.

Семейство *Eritoniidae* S. S. Berry, 1910 (1812)

Данное семейство насчитывает более 1000 видов (*MolluscaBase*). Представители семейства *Eritoniidae* характеризуются стройными, высококоническими раковинами небольшого или среднего размера (как, правило, мельче 30 мм и редко достигая 100 мм в высоту), украшенными замысловатыми спиральными гребнями, которые часто имеют красивую, жемчужно-белую окраску. Обитают в основном на мелководье по всему миру, от тропических до умеренных морей. Эти плотоядные брюхоногие моллюски в основном питаются морскими анемонами и кораллами, используя для добычи хобот. Интересно, что их пищевые взаимоотношения различных видов этого семейства описаны как переход от хищничества к комменсализму или даже паразитизму. Обычно эпитонииды обнаруживаются зарывшимися в субстрат, часто примыкающему к актинии или кораллу. Отмечено также, что, питаясь, моллюск выворачивает свой хобот и использует птеноглосную радулу для размельчения своей жертвы; некоторые виды способны заглатывать мелких актиний целиком (Smith, 1998).

Семейство *Eulimidae* R. A. Philippi, 1853

На настоящее время насчитывается чуть больше 1000 видов эулимид (по *MolluscaBase*), характеризующихся разнообразными симбиотическими отношениями с различными видами иглокожих. В пределах этого семейства можно обнаружить адаптивные изменения при переходе от комменсального образа жизни с морфологическими признаками, типичными свободноживущим брюхоногим моллюскам, к узкоспециализированному эндосимбиоза с ярко выраженной утратой большинства систем органов и преобразованием в червеобразные формы (Warén, 1983).

Если у эулимид развита раковина, то она, как правило, бедна внешней морфологией, имеет гладкую, удлинненную форму, слабо окрашена или даже почти прозрачная. Эулимиды встречаются в самых разных морских экосистемах, от мелководных прибрежных вод до абиссальных глубин, от арктических и умеренных до субтропических и тропических широт.

Отличительной и, пожалуй, весьма привлекательной чертой всего семейства *Eulimidae* является их адаптивный потенциал в освоении новых мест обитаний на примере поверхности тела и внутренних частей представителей всех ныне живущих классов иглокожих. Слабо специализированные эулимиды способны прикрепляться к поверхности тела хозяина с помощью хорошо развитого хобота, при этом питаться с поверхности, воруя

пищевую частицы у самого иглокожего (Dgebuadze et al., 2022). Более совершенные с точки зрения симбиоза виды преобразовывают ногу и часть мантийного комплекса, формируя специализированный прикрепительный диск, по центру которого располагается небольшой хобот, способный уже проникать глубоко в ткани хозяина и питаться их содержимым. Следующим этапом перехода к эндосимбиозу является способность формировать галлы в стенке тела хозяина и погружать в покровы раковину целиком. И, наконец, полноценные эносимбионты обитают в тканях своих хозяев, утрачивая внешний облик брюхоногого моллюска (Sasaki et al., 2007). Эндопаразитические эулимиды менее заметны и иногда могут вызывать значительные физиологические изменения или стресс у своих хозяев.

Эулимиды играют сложную роль в морских экосистемах, выступая в качестве симбиотических организмов и одновременно участвуя в сети взаимодействий, поддерживающих биоразнообразие. Их присутствие может служить показателем разнообразия популяций иглокожих. Несмотря на свою симбиотическую природу, эулимиды представляют собой захватывающий объект исследования для морских биологов, помогающий понять динамику взаимоотношений между хозяином и паразитом и эволюцию паразитизма в морской среде.

Семейство Ovulidae J. Fleming, 1822

Данная группа включает в себя мелких и средних морских брюхоногих моллюсков, известных своими гладкими, блестящими и часто ярко окрашенными раковинами. Всего в мировой фауне насчитывается около 300 видов овулид (по MolluscaBase). В отличие от настоящих каури, овулиды имеют более вытянутую форму, а некоторые виды отличаются поразительными узорами мантии, напоминающими кораллы или горгонарии, с которыми они часто ассоциированы, питаясь их тканями и маскируясь, чтобы избежать хищников. Их симбиотические, а зачастую и паразитические отношения с кораллами повышают их экологическую значимость (Wilson, 1998). Эти гастроподы играют важную роль в экосистемах, в первую очередь питаясь тканями своих кораллов-хозяев, что помогает регулировать рост и здоровье кораллов. Однако это также означает, что они могут пострадать от сокращения коралловых рифов в результате изменения климата и антропогенной деятельности. Благодаря своей морфологической привлекательности, а также экологической значимости в морских экосистемах овулидам уделяется большое внимание в морских исследованиях и усилиях по сохранению окружающей среды.

Семейство Tornidae Sacco, 1896 (1884)

На настоящее время насчитывается чуть более 400 видов торнид (по MolluscaBase), характерной чертой которых является наличие крошечных, похожих на диск раковин (часто менее 5 мм в диаметре) с плоским или слегка приподнятым шпилем. Раковины, как правило, гладкие и блестящие, имеют различные цвета и узоры, которые могут быть весьма поразительными, несмотря на их миниатюрный размер.

Торниды обитают в широком диапазоне морских сред, от мелководных приливных бассейнов до больших глубин. Они обычно встречаются на песчаных грунтах, среди водорослей и в коралловых рифах. Торниды - детритофаги и микроводорослевые падальщики, питающиеся микроскопическими органическими материалами и водорослями, которые они соскабливают с поверхности своей радулой (Kim et al., 2023). Считается, что благодаря своим пищевым предпочтениям эта группа брюхоногих моллюсков способствует поддержанию баланса микробных и водорослевых популяций в местах обитания, что подчеркивает их экологическую важность. Несмотря на свое незаметное присутствие, торниды вносят важный вклад в здоровье своей морской среды обитания. Из-за своего мизерного размера и часто скрытого образа жизни они менее изучены по сравнению с более крупными морскими гастроподами, но они остаются жизненно важной частью морского биоразнообразия.

Семейство Vermetidae Rafinesque, 1815

В фауне обитателей тропических и умеренных широт Мирового океана насчитывается около 170 видов верметид (MolluscaBase). Это весьма интересная группа брюхоногих моллюсков, чья особенность заключается в сидячем образе жизни и уникальной форме тела. В

отличие от большинства гастропод, верметиды демонстрируют необычную модель роста, образуя неправильные, червеобразные трубки, которые часто прикрепляются к твердым субстратам, таким как скалы, коралловые рифы и искусственные сооружения. Эти трубки могут быть разной формы и размера, образуя сложные, переплетающиеся колонии. Верметиды являются фильтраторами, вытягивая слизистую сеть для захвата планктона и детрита из окружающей воды (Schiaparelli, Cattaneo-Vietti, 1999). Такая стратегия питания отличает их от многих других моллюсков и позволяет им процветать в богатой питательными веществами среде. Благодаря своему сидячему образу жизни и привычкам к питанию они вносят важный вклад в морскую экосистему, способствуя круговороту питательных веществ, обеспечивая среду обитания для других организмов и очищая воду от органических загрязнений.

Верметиды, обладающие уникальной способностью приспосабливаться к различным условиям среды, представляют собой замечательный пример адаптации к жизни в морской среде. Они способны обитать как на мелководье, так и на больших глубинах, а также успешно справляются с различными температурными режимами. Это делает их крайне устойчивыми к изменениям окружающей среды. Однако, стоит отметить, что закисление и заиление Мирового океана оказывают негативное влияние на субстраты, подходящие для обитания верметид. Их уникальная экологическая роль и сложная структура трубок вызывают интерес ученых в области морской биологии и становятся поводом для активных действий по охране природы.

Анализ уникальных стратегий образа жизни брюхоногих моллюсков на примере нескольких семейств позволяет выявить возникновение различных адаптаций и формирование специфических экологических ролей внутри класса Gastropoda. Рассмотренные семейства подчеркивают богатство и адаптивность данного класса. Каждое семейство характеризуется уникальными морфологическими особенностями, отражающими их роль в морских экосистемах. От хищных видов семейства Eritoniidae до паразитических представителей Eulimidae, брюхоногие моллюски демонстрируют сложные и разнообразные жизненные стратегии, которые эволюционировали в ответ на появление различных экологических ниш и взаимодействие с другими морскими организмами.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

- Dgebuadze P.Y., Mekhova E.S., Zuev A.G., Zalota A.K. 2022. Kleptoparasitism may be an additional or exclusive feeding mode in symbiotic associations of gastropods and echinoderms. *Marine Biology*, 169(11): 142.
- Kim M., Choi H., Kim H., Kang J., Jeong H.G., Eyun S.I., Kang J.H. 2023. Characterization of the mitochondrial genome, ecological distribution, and morphological features of the marine gastropod mollusc *Lophocochlias parvissimus* (Gastropoda, Tornidae). *Journal of Marine Science and Engineering*, 11(12): 2307.
- deMaintenon M.J. 1999. Phylogenetic analysis of the Columbellidae (Mollusca: Neogastropoda) and the evolution of herbivory from carnivory. *Invertebrate Biology*, 118(3) :258-288.
- Mollusca Base. Available online at <https://www.molluscabase.org/>. [Accessed on 26 June 2024.]
- Oliverio M. 2009. Diversity of Coralliophilinae (Mollusca, Neogastropoda, Muricidae) at Austral Islands (South Pacific). *Zoosystema*, 31(4): 759-789.
- Oliverio M., Gofas S. 2006. Coralliophilinae diversity at mid-Atlantic seamounts (Neogastropoda, Muricidae, Coralliophilinae). *Bulletin of Marine Science*, 79(1): 205-230.
- Sasaki T., Muro K., Komatsu M. 2007. Anatomy and ecology of the shell-less endoparasitic gastropod *Asterophila japonica* Randall and Heath, 1912 (Mollusca: Eulimidae). *Zoological Science*, 24(7): 700-713.
- Schiaparelli S., Cattaneo-Vietti R. 1999. Functional morphology of vermetid feeding-tubes. *Lethaia*, 32(1): 41-46.
- Smith B.J. 1998. Superfamily Janthinoidea. In: Beesley P.L., Ross G.J.B., Wells A. (Eds) *Mollusca: The Southern Synthesis. Fauna of Australia. № 5. CSIRO Publishing: Melbourne, Part B: 811-817.*

- Taviani M., Angeletti L., Dimech M., Mifsud C., Freiwald A., Harasewych M.G., Oliverio M. 2009. Coralliophilinae (Gastropoda: Muricidae) associated with deep-water coral banks in the Mediterranean. *Nautilus*, 123(3): 106-112.
- Warén A. 1983. A generic revision of the family Eulimidae (Gastropoda, Prosobranchia). *The Journal of Molluscan Studies*, suppl.13: 1-96.
- Wilson B. 1998. Superfamily Cypraeoidea. In: Beesley P.L., Ross G.J.B., Wells A. (Eds) *Mollusca: The Southern Synthesis. Fauna of Australia. № 5. CSIRO Publishing: Melbourne, Part B: 780-786.*

DIVERSITY OF LIFE FORMS IN GASTROPODS DURING THE DEVELOPMENT OF NEW HABITATS

P.Yu. Dgebuadze

*A.N. Severtsov institute of ecology and evolution, RAS, Moscow, Russia
p.dgebuadze@gmail.com*

Keywords: adaptations, symbiosis, marine ecosystems, ecology

Abstract: Gastropods are a highly adaptable group in invertebrates, exhibiting significant plasticity and diversity in colonizing new habitats. Marine gastropods are widespread across various ecosystems, from abyssal to coral reefs and littoral zones, and occupy numerous ecological niches. Their diets are equally diverse, encompassing algae, small invertebrates, carrion, and even wood, thereby playing a crucial role in biogeochemical cycles. Furthermore, marine gastropods are integral to ecosystems, serving as essential components of food chains and contributing to biological water purification processes.

This short review has examined several families of marine gastropods notable for their unique lifestyles, emphasizing their distinctive adaptations within the diverse class Gastropoda.

ОТ МАКРОЭВОЛЮЦИИ К ФЕНОТИПИЧЕСКОЙ ПЛАСТИЧНОСТИ: ИССЛЕДОВАНИЕ СИМБИОНТОВ ВОСЬМИЛУЧЕВЫХ КОРАЛЛОВ – БРЮХОНОГИХ МОЛЛЮСКОВ СЕМЕЙСТВА OVULIDAE

С.С. Звонарева

*Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва, Россия
sonyazv@mail.ru*

Ключевые слова: генетическое разнообразие, предковое состояние, форма раковины, камуфляж

Моллюски семейства Ovulidae представляют собой группу специализированных ценогастропод, ведущих симбиотический образ жизни в основном на восьмилучевых кораллах (Anthozoa: Octocorallia: Malacalcyonacea и Scleralcyonacea) или, в меньшей степени на шестилучевых (Anthozoa: Hexacorallia: Antipatharia и Scleractinia), а также на кораллах семейства Stylasteridae (Hydrozoa: Hydroidolina: Anthoathecata: Stylasteridae) (Lorenz, Fehse, 2009). Большая часть видов обитает на мелководье в тропиках, с лишь немногими видами, встречающимися в умеренных зонах и на глубине до 1100 метров (Lorenz, Fehse, 2009).

У живых экземпляров большинства видов раковина почти полностью покрыта мантией (за исключением рода *Pedicularia*), которая маскирует моллюска на ее хозяине коралле, хотя у некоторых видов имеется апосематическая окраска (Rosenberg, 1992). Среди

представителей семейства есть моноксенные виды – встречающиеся на одном виде кораллов и поликсенные – с широким кругом кораллов хозяев.

Для того чтобы проследить эволюцию симбиотических отношений и диверсификацию таксонов внутри семейства был проанализирован датасет из 524 экземпляров и включающий данные по одному ядерному (28S и двум митохондриальным (COI и 16S) генетическим маркерам. Кроме того, было проведено баркодирование кораллов хозяев по маркерам COI и Msh1 для из идентификации.

Для уточнения таксономии семейства были реконструированы наиболее полные на данный момент Байесовское и Maximum Likelihood филогенетические деревья. Затем для каждого вида был выбран один образец и реконструировано новое дерево, откалиброванное с помощью алгоритмов программы BEAST 1.10.0 по девяти известным палеонтологическим находкам. Макроэволюционная динамика была смоделирована в программе Bayesian Analysis of Macroevolutionary Mixtures (BAMM) v.2.5.0. и проведена реконструкция предкового состояния с использованием Bayesian Binary MCMC (BBM).

В результате было обнаружено что из 36 родов (92% существующих на данный момент) 8 оказались не монофилетичными. Кроме того, подтвердились находки и предположения о том что в настоящее время согласно Mollusca Base число 292 валидных вида является завышенным из-за избыточного дробления видов. Для моллюсков это не частая ситуация и в других группах обычно наблюдается противоположная тенденция, когда молекулярные методы выявляют комплексы видов.

Датированное дерево показало, что появление и начало диверсификации овулид приходится на период 47-63 mya. Диверсификация основных линий произошла между 17 и 41 mya. Результаты BAMM анализа показали, что в течение эволюционной истории семейства не происходило резких скачков скорости диверсификации и ее темп постепенно снижался. Это можно объяснить постепенной сатурацией экологических ниш, то есть доступных кораллов хозяев, после начальной диверсификации.

В большинстве случаев виды овулид живут на кораллах одного семейства, и есть только ограниченное число примеров, когда один вид встречается на нескольких семействах как например *Phenacovolva rosea* (обнаружены на пяти семействах восьмилучевых кораллов). Некоторые подсемейства демонстрируют ясный паттерн специализации к определенным семействам и подклассам кораллов, другие проявляют большую вариабильность. Так подсемейства овулид Pediculariinae (по мнению некоторых исследователей являющееся отдельным семейством Pediculariidae) и Simniinae наиболее специализированы.

С помощью реконструкции предкового состояния было установлено, что представители подсемейства Pediculariinae эволюционировали в ассоциации с кораллами семейства Stylasteridae в период между 38 и 54 mya. Предки Simniinae возникли между 18 и 45 mya в ассоциации с семейством восьмилучевых кораллов Gorgoniidae. Возникновение подсемейства Aclivolvinae связано с освоением кораллов семейства Ellisellidae между 18 и 42 mya. Подсемейство Prionovolvinae освоило наибольшее разнообразие кораллов хозяев. Его представители возникли в строгой ассоциации с Alcyoniidae (30-45 mya) и затем произошла широкая диверсификация хозяев (11 семейств) со значительным ростом числа видов, что, однако, не дало скачка темпа диверсификации согласно BAMM анализу.

Примечательный пример переключения на новый таксон хозяев случился в эволюции подсемейства Ovulinae. Некоторые его представители переключились с октокораллов на шестилучевые кораллы семейства Anthipatidae 38-43 mya, и на данный момент представители подсемейства встречаются на 11 семействах кораллов.

Реконструкция анцестрального состояния семейства показала, что хозяевами предковых овулид были шестилучевые кораллы. В течение периода времени от 47 до 56 миллионов лет назад, Ovulidae эволюционировали в ассоциации с Hexacorallia. Эта адаптация сохранилась до настоящего времени у *Jenneria* и *Pseudocypraea*. Переход к Octocorallia произошел примерно 32–48 миллионов лет назад у других членов семейства; эта адаптация сохранилась

до настоящего времени у большинства представителей семейства. Вторичный переход к обитанию на шестилучевых кораллах произошел (возможно, независимо) у трех видов подсемейства *Ovulinae*: *Pellasiimnia angasi*, *Takasagovolva honkakuijana* и *Phenacovolva lahainensis*. Переход к *Hydroidolina*, по оценкам, произошел 35–54 миллиона лет назад у предковых представителей *Pedicularinae*.

Таким образом, предки *Ovulidae* возникли на мелководье и питались шестилучевыми кораллами, вероятно, принадлежащими к отряду *Scleractinia* (как это делает *Jenneria*). Происхождение *Scleractinia* датируется от карбона до силура (324–447 миллионов лет назад). Склерактинии быстро распространились и диверсифицировались в мелководных морских средах около 240 миллионов лет назад, в ладинском веке, предоставляя все более широкую трофическую нишу. Очевидно, что диверсификация *Ovulidae* не была строго связана с эволюцией квидарий (нет явной коэволюционной закономерности). Все семейства в пределах *Octocorallia*, *Hexacorallia* и *Hydroidolina* возникли значительно раньше *Ovulidae*. Этот факт ставит под сомнение ранее бытовавшее представление о коэволюции как ведущего фактора в эволюционной истории *Ovulidae* и *Cnidaria*. Вместо этого историю семейства *Ovulidae* правильнее характеризовать как последовательную эволюцию. Овулиды, вероятно, выбирали своих хозяев на основе случайных экологических факторов (например: обилие хозяев, отсутствие конкурентов и т.д.), а не были ограничены филогенетическим коэволюционным процессом; ассоциации оставались довольно стабильными на протяжении времени, при этом изменения в основном касались переходов между семействами в пределах одного и того же подкласса квидарий. Эти находки опубликованы в статье Nocella et al. (2024).

Уже упомянутый выше вид *Phenacovolva rosea* представляет большой интерес для исследования фенотипической и генетической вариабельности. Этот вид обладает наиболее широким кругом хозяев и морфологической вариабельностью ставшей причиной дробления этого вида. Однако согласно в работе Zvonareva et al. (2020) установлено, что сильно отличающиеся морфы ранее описанные как разные виды тем не менее принадлежат одному виду.

С помощью анализа прижизненной окраски особей *P. rosea* была установлена корреляция между цветом моллюска и хозяина, таким образом окраска камуфлирует моллюска на хозяине и служит защитой от визуальных хищников – рыб. Наиболее вероятным механизмом, с помощью которого достигается покровительственная окраска, является алиментарная гомохромия (Zvonareva et al. 2024a).

С помощью методов геометрической морфометрии и стандартных морфометрических методов была исследована изменчивость формы раковины *Phenacovolva rosea*. На материале с севера и южной части центрального Вьетнама было показано, форма раковин этого моллюска сильно коррелирует с регионом сбора. Моллюски с севера были короче и шире, тогда как моллюски из Ня Чанга были стройнее и имели длинные терминальные отростки. Поскольку мы не выявили генетических отличий между северными и южными моллюсками, мы связали эту разницу формы раковин с гидрологическими факторами отличающимися между регионами.

Мы предполагаем, что большое влияние на форму раковин *P. rosea* может оказывать пресс хищников, опосредованный прозрачностью воды. Так на севере Вьетнама вода очень мутная, тогда как в Ня Чанге прозрачность довольно высока, и рыба может более эффективно находить моллюсков на коралле, опираясь на зрение. И в этом случае длинные терминальные отростки могут давать преимущество, поскольку обеспечивают больший эффективный диаметр раковины и затрудняя рыбе манипуляцию раковиной в ротовой полости, тем самым защищая моллюска от хищников дуорофагов. Кроме того, короткие широкие раковины с широким устьем, позволяющим иметь мощную ногу для прикрепления кораллу, могут давать преимущество моллюскам в условиях сильных течений на севере Вьетнама, тогда как длинные терминальные отростки и узкое устье на течении могут

снижать способность к удерживанию на коралле и больше подходят для умеренных течений в Ня Чанге.

Другие климатические и гидрологические факторы, отличающие север Вьетнама и Ня Чанг такие, как температура и соленость, так же могут влиять на форму раковины. Однако механизмы этого влияния не ясны из-за их комплексного воздействия и недостатка литературных данных (Zvonareva et al. 2024b).

Изучение генетической variability *Phenacovolva rosea* и двух других видов рода по маркеру COI образцов из Вьетнама, а также доступным последовательностям из GenBank дало интересные результаты. Оказалось, что девять сиквенсов *P. barberi* экземпляры которого были собраны во Вьетнаме и южном Китае (из генбанка) принадлежат к единственному гаплотипу. Та же ситуация и с видом *P. lahainaensis* для которого доступно 6 сиквенсов и особи которого собраны от Мадагаскара до Австралии так же относятся к одному гаплотипу.

P. rosea напротив обладает высоким генетическим разнообразием 66 доступных сиквенсов принадлежат к 17 гаплотипам. Причем сеть гаплотипов довольно сильно ветвится. Гаплотипы не коррелируют с регионами сбора материала и с кораллами хозяевами, кроме случая с *P. rosea* собранными на островах Спратли с коралла *Isis* sp., гаплотипы этих образцов довольно сильно удалены от остальных на сети гаплотипов с помощью алгоритма median joining network.

Контрастная ситуация с генетическим разнообразием видов рода *Phenacovolva* может быть связана со степенью специализации этих видов к кораллам хозяевам, а так же границами фенотипической пластичности. *P. barberi* был обнаружен на двух очень филогенетически близких родах кораллов - *Echinomuricea* и *Menella* семейства Paramuriceidae. *P. lahainaensis* встречается на единственном роде черных кораллов *Antipathes* семейства Antipatidae. *P. rosea* же обладает широчайшим кругом хозяев среди представителей семейства Ovulidae, все они относятся к восьмилучевым кораллам, однако принадлежат разным семействам и даже отрядам. Таким образом *P. rosea* должен обладать гораздо большей пластичностью связанной и с морфологией, поскольку приходится маскироваться на кораллах разного цвета и структуры, и с биохимией вынужденной подстраиваться под химической защитой кораллов разных таксонов. А это согласно Pfennig (2021) может коррелировать и с генетическим разнообразием. Однако, что является первопричиной – фенотипическая пластичность или генетическое разнообразие остается предметом дискуссий.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

- Lorenz F., Fehse D. 2009. *The living Ovulidae. A manual of the families of allied cowries: Ovulidae, Pediculariidae and Eocypraeidae*. Conchbooks, Hackenheim, 651 p.
- Rosenberg G. 1992. An introduction to the Ovulidae (Gastropoda: Cypraeacea). *American Conchologist*, 20: 4–7.
- Nocella E., Zvonareva S. S., Fassio G., Pica D., Buge B., Villa R., Puillandre N., Modica M. V. and Oliverio M. (2024) Spicy food for the egg-cowries: the evolution of corallivory in the Ovulidae (Gastropoda: Cypraeoidea). *Frontiers in Marine Science*. 10:1323156. DOI:10.3389/fmars.2023.1323156
- Pfennig D. W. (2021) Phenotypic plasticity and evolution: causes, consequences, controversies. CRC Press, Boca Raton, 436 p. DOI:10.1201/9780429343001
- Zvonareva S. S., Mekhova E. S., Hoang D. T., Nguyen T. H. T., Vo H. T., Fedosov A. E. 2020. Diversity and relationship of shallow-water Ovulidae (Mollusca: Gastropoda) of Vietnam. *Archiv fur Molluskenkunde*, 149(2): 113–146. DOI:10.1127/arch.moll/149/113-146
- Zvonareva S. S., Mekhova S. E., Zaitsev S. A. 2024a. Phenotypic plasticity of *Phenacovolva rosea* results in various camouflage efficiencies on different coral host species. *Marine Biology*, 171(4): 1–7. DOI:10.1007/s00227-024-04393-7

Zvonareva S. S., Deart Yu. V., Lischenko F. V., Dinh H. T. Y., Nguyen T.T., Mekhova E. S. 2024b. Shell shape variation of the symbiotic gastropod *Phenacovolva rosea* in Vietnam. *Ruthenica*, 34(3): 99–109. DOI:10.35885/ruthenica.2024.34(3).1

FROM MACROEVOLUTIONARY PATTERNS TO PHENOTYPIC PLASTICITY:
INVESTIGATING OVULIDAE GASTROPODS AS SYMBIONTS OF OCTOCORALS

S.S. Zvonareva

A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution, RAS, Moscow, Russia
sonyazv@mail.ru

Keywords: genetic diversity, ancestral state, shell shape, camouflage

Abstract: The dating of the ovulid phylogenetic tree and ancestral state reconstruction indicate that ovulids originated and began diversifying 47-63 million years ago. Ancestral ovulids fed on shallow-water Hexacorallia before expanding to other coral taxa. The analysis of the phenotypic plasticity of *Phenacovolva rosea* revealed that the coloration of the mollusk correlates with the coloration of its host corals likely due to alimentary homochromy, and shell shape is influenced by hydrological and climatic factors, primarily current speed and predator pressure mediated by water transparency. *Phenacovolva rosea* is the most genetically variable species in the genus, likely due to its ability to inhabit multiple host families and broad phenotypic plasticity.

**МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ И ВИДОВАЯ ИДЕНТИФИКАЦИЯ
КАЛЬМАРОВ СЕМЕЙСТВА GONATIDAE (TEUTHIDA, CEPHALOPODA)**

А.О. Золотова¹, О.Н. Катугин²

¹*Национальный научный центр морской биологии им. А.В. Жирмунского
Дальневосточного отделения Российской академии наук (ННЦМБ ДВО РАН),
г. Владивосток, Россия*

²*Тихоокеанский филиал ФГБНУ «ВНИРО» («ТИНРО»), г. Владивосток, Россия*
anna.o.zolotova@gmail.com

Ключевые слова: кальмар, Gonatidae, Cephalopoda, морфологический анализ

Кальмары семейства Gonatidae – головоногие моллюски, широко распространенные в приполярных регионах Северного и Южного полушарий. Эти кальмары известны своей особенно высокой численностью и таксономическим разнообразием в северной части Тихого океана, где они являются ключевыми компонентами пелагических и придонных глубоководных океанических сообществ. В некоторых районах виды семейства Gonatidae встречаются в высоких коммерческих концентрациях и являются объектом рыболовства. Семейство Gonatidae насчитывает до 19 видов, из которых 16 встречаются в северной части Тихого океана, два — в Северной Атлантике и один — в Южном океане (Okutani et al., 1988). Целью данной работы было проведение сравнительного морфологического анализа кальмаров семейства Gonatidae и выявления линейных признаков для их видовой идентификации.

Для анализируемой коллекции ранее был проведен анализ митохондриальных и ядерных ДНК-маркеров для установления видовой принадлежности (Katugin et al., 2017; Katugin, Zolotova, 2023). Данная работа – второй этап комплексного исследования кальмаров семейства Gonatidae.

Материалом для данной работы послужила коллекция из 740 экземпляров кальмаров семейства Gonatidae: 37 *Gonatopsis japonicus*, 230 *Beryteuthis magister*, 38 *Gonatopsis octopedatus*, 140 *Boreoteuthis borealis* (без разделения на крупно- и мелкомерные формы), 10 *Boreoteuthis borealis* L (крупномерная форма), 5 *Boreoteuthis borealis* S (мелкомерная форма), 22 *Gonatus pyros*, 28 *Gonatus onyx*, 44 *Gonatus tinro*, 74 *Gonatus kamtschaticus*, 106 *Gonatus madokai*, 3 *Gonatus fabricii*, 3 *Gonatus* sp. Отлов кальмаров проводили при помощи трала в период с лета 2001 года по лето 2010 в Японском, Охотском, Беринговом морях, а также в Северо-западной части Тихого океана. В анализ включили также несколько особей из коллекции кальмаров семейства Gonatidae из Национального музея природы и науки, Токио, Японии (National Museum of Nature and Science, Tokyo), собранных в северной части Тихого океана и северной части Атлантического океана, в районе пролива Дэвиса возле Гренландии. Для анализа были отобраны 20 морфологических признаков (Рис.1 А, Б).

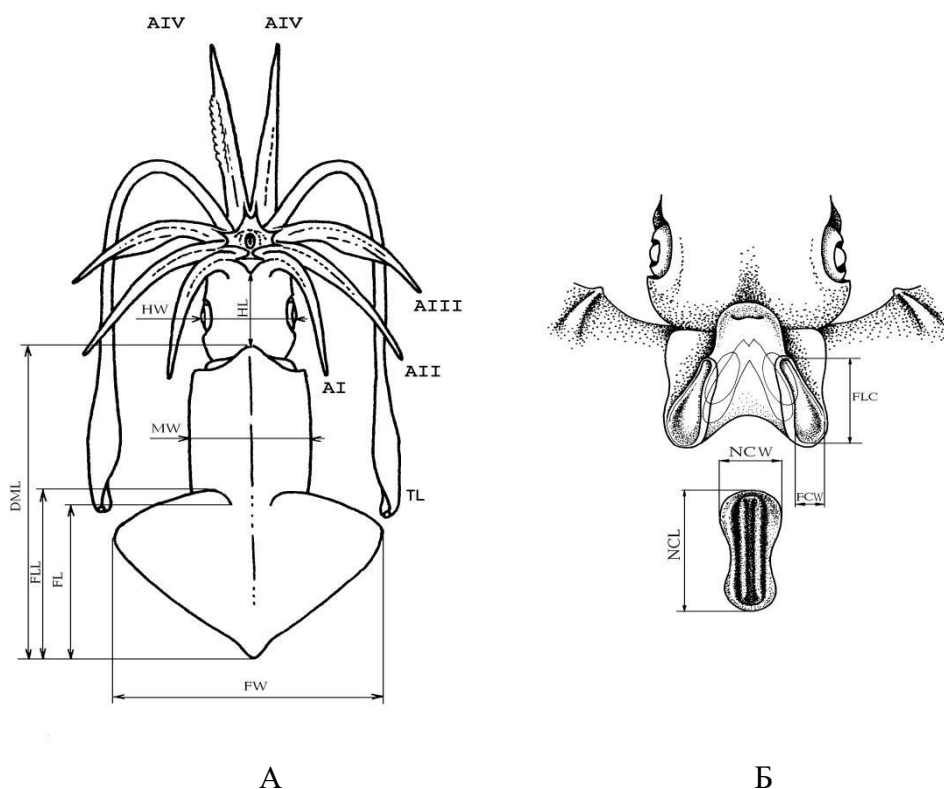


Рисунок 1 – Выбранные промеры для видов семейства Gonatidae, переведенные в индексы.

А: FL – длина плавника от основания, FLL – максимальная длина плавника, FW – максимальная ширина плавника, MW – ширина мантии, HL – длина головы, HW – ширина головы, AI L – длина щупальца AI, AI W – ширина щупальца AI, AII L – длина щупальца AII, AII W – ширина щупальца AII, AIII L – длина щупальца AIII, AIII W – ширина щупальца AIII, AIV L – длина щупальца AIV, AIV W – ширина щупальца AIV, TL L – длина щупальца TL, TL W – ширина щупальца TL, FCL – длина ворончатого хряща. Б: FCW – ширина ворончатого хряща, NCL – длина затылочного хряща, NCW – ширина затылочного хряща (Katugin, 2000)

На первом этапе морфологического анализа была оценена нормальность распределения вариационных рядов выбранных признаков после их перевода в индексы. Для минимизации влияния размера на изменчивость пластических признаков (линейных промеров) в дальнейшем анализировали проиндексированные значения, выраженные в процентах относительно «стандартного» показателя длины тела кальмаров, дорсальной длины мантии (dorsal mantle length, DML). Для каждого анализируемого признака во всех тестах

принимались минимальные вероятности ошибки (уровни значимости) $p \leq 0.05$, включая тест на нормальность Колмогорова–Смирнова и статистику Шапиро–Уилкса, а также простой дисперсионный анализ отдельных признаков (ANOVA). Статистический анализ проводили на основе пакета программ Statistica 6.

При анализе вариационных рядов 20 индексов пластических признаков для 11 видов кальмаров семейства Gonatidae (и двух форм *B. borealis*) установлено, что большинство признаков имело нормальное или близкое к нормальному распределение по тесту Колмагорова–Смирнова при анализе всех видов сразу, и нормальное или близкое к нормальному распределение Шапиро–Уилкса при анализе признаков для каждого вида отдельно.

Различия между видами по многим признакам практически отсутствовали, а диапазоны значений промеров перекрывались. Только для семи признаков пропорций тела были выявлены существенные различия. Результаты дисперсионного анализа ANOVA показали, что уровень значимости меньше 0,05, следовательно, различия между видами по данным признакам достоверны.

Пропорции плавника. По индексу максимальной длине плавника с наибольшими показателями выделяется *B. magister* (среднее значение – 51,458), и с наименьшими *G. octopedatus* (среднее значение – 22,694), пересекающийся диапазоном значений только с *G. tinro* (среднее значение – 30,855) (Рис. 2 А). По индексу максимальной ширины плавника виды *G. japonicus* (среднее значение – 43,701), *G. octopedatus* (среднее значение – 36,046), *G. kamtschaticus* (среднее значение – 44,654), *G. fabricii* (среднее значение – 38,707) и *Gonatus* sp. (среднее значение – 47,291) обладали самыми узкими плавниками (Рис.2 Б). Самые широкие плавники у *B. magister* (среднее значение индекса – 75,854) и *B. borealis* (среднее значение индекса – 79,607).

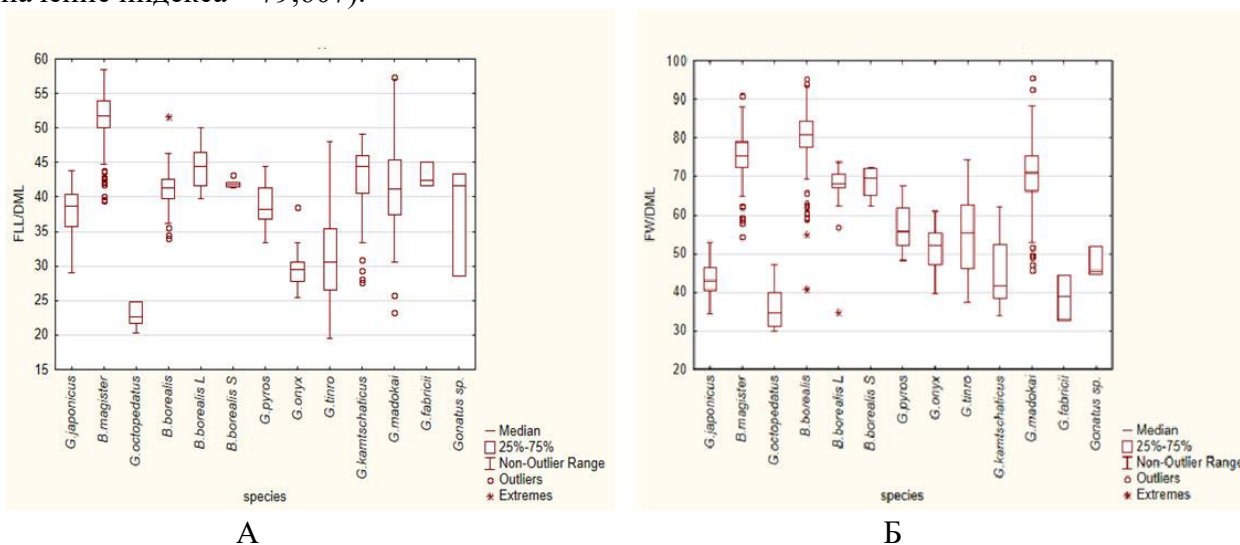
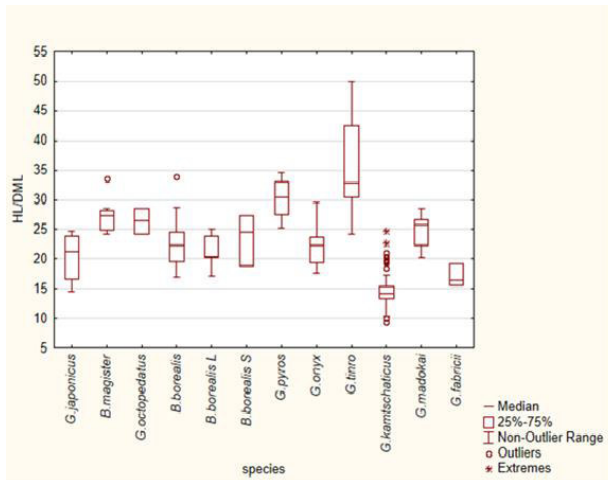


Рисунок 2 – Различия между видами семейства Gonatidae по индексам длины и ширины плавника (относительно дорсальной длины мантии): А – длина плавника, Б – ширина плавника

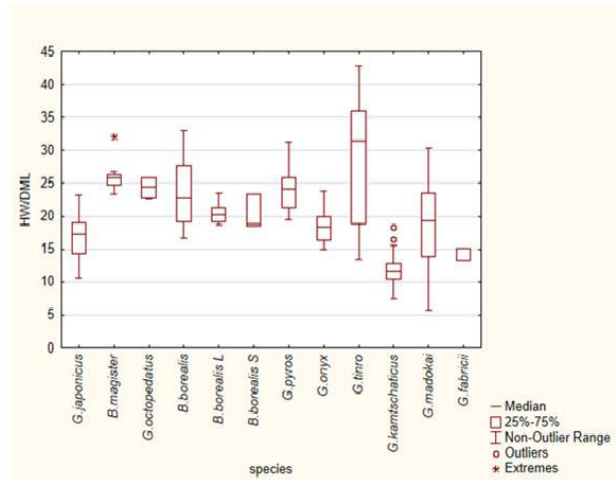
Пропорции головы. Самая большая длина головы характерна для *G. tinro* (среднее значение индекса – 35,802), а самая малая – для *G. kamtschaticus* (среднее значение индекса – 14,567) и *G. fabricii* (среднее значение индекса – 17,07) (Рис. 3 А). Самая узкая голова – у *G. kamtschaticus* (среднее значение индекса – 11,686), самые изменчивые значения и самые высокие средние по индексам ширины головы отмечены у *G. tinro* (среднее значение индекса – 28,766) (Рис. 3 Б).

Пропорции хрящей. Минимальные значения индекса длины ворончатого и затылочного хрящей выявлены у *G. kamtschaticus*, среднее значение этих признаков составили 9,227 (FC L) и 6,626 (NC L) при максимальных средних у *G. onyx* (FC L=17,605) и

B. borealis (NC L=14,172) (Рис. 4 А, Б). По ширине затылочного хряща выделяется вид *B. borealis* (среднее 4,537) и его формы: *B. borealis* S (среднее 4,904) и *B. borealis* L (среднее 4,394) (Рис.5).

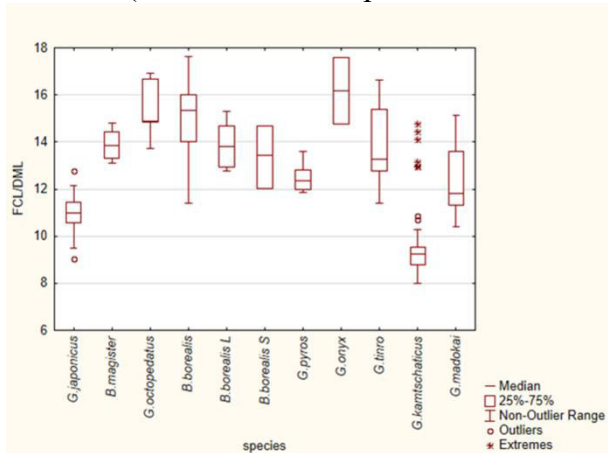


А

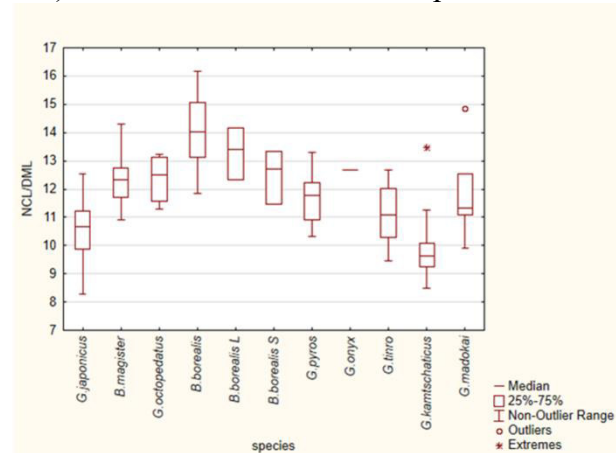


Б

Рисунок 3 – Различия между видами семейства Gonatidae по индексам длины и ширины головы (относительно дорсальной длины мантии): А – длина головы, Б – ширина головы



А



Б

Рисунок 4 – Различия между видами семейства Gonatidae по индексам длины хрящей (относительно дорсальной длины мантии): А – вороночный хрящ, Б – затылочный хрящ

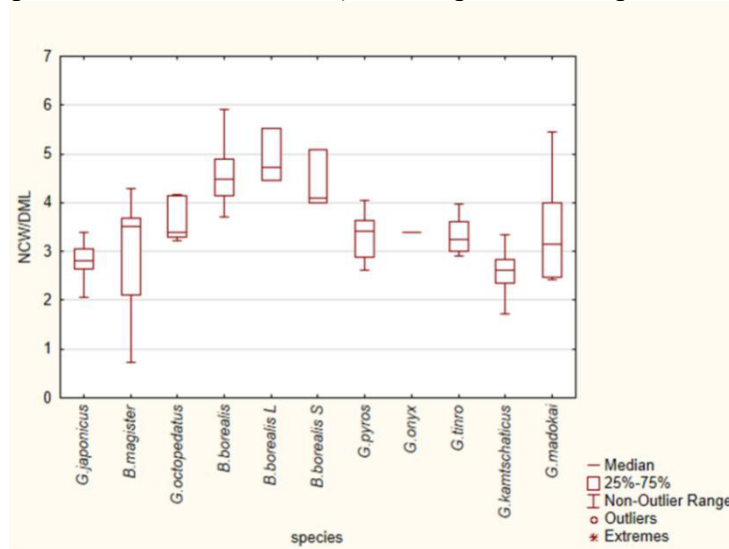


Рисунок 5 – Различия между видами семейства Gonatidae по индексу ширины затылочного хряща (относительно дорсальной длины мантии)

Выводы: 1) Показано, что пропорции плавника являются значимыми для выделения вида *B. magister* с максимальными значениями ширины и длины плавника и для *G. octopedatus* с минимальными значениями ширины и длины плавника. 2) Показано, что наименьшие значения длины и ширины головы характерны для *G. kamtschaticus*, а наибольшие – для *G. tinro*. 3) Показано, что наименее длинные вороночные и затылочные хрящи присущи *G. kamtschaticus*. 4) Выявлено, что *B. borealis* обладает наиболее широкими затылочными хрящами по сравнению с другими изученными представителями семейства Gonatidae.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

- Katugin O.N. 2000. A new subspecies of the schoolmaster gonate squid, *Berryteuthis magister* (Cephalopoda: Gonatidae), from the Japan Sea. *Veliger*, 43, 82–97.
- Katugin O.N., Chichvarkhina O.V., Zolotova A.O., Chichvarkhin A.Y. 2015. DNA barcoding for squids of the family Gonatidae (Cephalopoda: Teuthida) from the boreal North Pacific. *Mitochondrial DNA Part A*, 28(1), 41–49. doi:10.3109/19401736.2015.1110792
- Katugin O.N., Zolotova A.O. Species identification and genetic relationships in the squid family Gonatidae (Teuthida, Cephalopoda) based on partial sequencing of mitochondrial and nuclear genes. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 103: e88. doi: 10.1017/S0025315423000759
- Okutani T., Kubodera T., Jefferts K. 1988. Diversity, distribution and ecology of gonatid squids in the Subarctic Pacific. A review. *Bulletin of the Ocean Research Institute*, 26, 159–192.

MORPHOLOGICAL VARIATION AND SPECIES IDENTIFICATION IN SQUIDS OF THE FAMILY GONATIDAE (TEUTHIDA, CEPHALOPODA)

A.O. Zolotova¹, O.N. Katugin²

¹*A.V. Zhirmunsky National Scientific Center of Marine Biology, Far Eastern Branch, Russian Academy of Sciences (NSCMB FEB RAS), Vladivostok, Russia*

²*Pacific Branch of Russian Federal Institute of Fisheries and Oceanography (TINRO), Vladivostok, Russia
anna.o.zolotova@gmail.com*

Keywords: squid, Gonatidae, Cephalopoda, morphological analysis

Abstract: Morphological analysis of 12 species of the family Gonatidae from the Sea of Japan, Sea of Okhotsk, Bering Sea, Northwestern Pacific Ocean and Northwestern Atlantic Ocean was conducted. It was shown that fin proportions were significant for identification of *B. magister* which had maximum relative values of the fin length and width and for *G. octopedatus* which had minimum values of the fin length and width. It was shown that *G. kamtschaticus* had the smallest relative values of the head length and width, and *G. tinro* had the largest. The shortest funnel and nuchal cartilages appeared characteristic of *G. kamtschaticus*, and *B. borealis* has the widest nuchal cartilages compared to the other studied representatives of the family Gonatidae.

ДВУСТВОРЧАТЫЕ МОЛЛЮСКИ (MOLLUSCA, BIVALVIA) ИНДИКАТОРЫ РАЗНОТИПНЫХ ВОДОЁМОВ И ВОДОТОКОВ РЕЧНЫХ БАССЕЙНОВ УЗБЕКИСТАНА

З.И. Иззатуллаев¹, Х.Т. Боймуродов², Д.А. Олимова¹, Х.З. Иззатуллаев²

¹Самаркандский государственный университет им. Шарофа Рашидова, Самарканд,
Узбекистан

²Самаркандский государственный университет ветеринарной медицины, животноводства
и биотехнологии, Самарканд, Узбекистан
zizzat@yandex.ru

Ключевые слова: двустворчатые моллюски, Узбекистан, индикаторы, биофильтраторы

В результате изучения разнотипных водоёмов и водотоков речных бассейнов Узбекистана, установлен видовой состав индикаторных двустворчатых моллюсков, относящихся к 24 видам, 3 подвидам, 11 родам и 5 семействам. Из них 10 видов и 3 подвида относятся к крупным двустворчатым моллюскам, а остальные 14 видов к мелким двустворчатым моллюскам. Все они являются хорошими биофильтраторами воды. Наибольшее число видов-биофильтраторов заселяет водохранилища и каналы (по 11 видов в каждом типе биотопов), однако в каналах выше число видов α – мезасапробных моллюсков, они также более загрязнены и здесь отчетливо проявляется антропогенное влияние. По загрязненности воды реки отнесены к средне загрязнённым – III – IV класса, выявлены различия в составе сапробных видов, в средних и нижних течениях рек. В целом, водоёмы Узбекистана чистые, и здесь отсутствуют полисапробные моллюски.

BIVALVE MOLLUSCS (MOLLUSCA, BIVALVIA) INDICATORS OF VARIOUS TYPES OF WATERBODIES AND WATERCOURSES OF THE RIVER BASINS OF UZBEKISTAN

Z.I. Izzatullaev¹, H.T. Boymurodov², D.A. Olimova¹, H.Z. Izzatullaev²

¹Samarkand State University named after Sharof Rashidov, Samarkand, Uzbekistan

²Samarkand State University of Veterinary Medicine, Animal Husbandry and Biotechnology,
Samarkand, Uzbekistan
zizzat@yandex.ru

Keywords: bivalve mollusks, Uzbekistan, indicators, biofilters

Abstract: As a result of studying of various types of waterbodies and watercourses in Uzbekistan, the species composition of indicator bivalves was assessed. They belong to 24 species, 3 subspecies, 11 genera and 5 families, among which 10 species and 3 subspecies are large bivalves, and the rest 14 species are small bivalves. All of them are good water biofilters. The main number of biofilters inhabit reservoirs and canals (11 species each), but in the latter there are more α - mesosaprobic mollusks, they are more pollute and here anthropogenic influence is clearly manifested. According to water pollution, the rivers are classified as moderately polluted III - IV classes, differences in the composition of saprobic species in the middle and lower reaches of the rivers were revealed. In general, the reservoirs of Uzbekistan are clean and there are no polysaprobic mollusks here.

ОСОБЕННОСТИ ПОЛОВОЙ СИСТЕМЫ МОЛЛЮСКОВ РОДА *BERTIA* ANCEY, 1887 (EUPULMONATA: DYAKIDAE): НОВЫЕ ДАННЫЕ К СТРЕЛЬБЕ ШПРИЦЕПОДОБНЫМИ ЛЮБОВНЫМИ СТРЕЛАМИ

П.В. Кияшко

Зоологический институт Российской академии наук (ЗИН РАН), г. Санкт-Петербург,
Россия
kija@zin.ru

Ключевые слова: улитки, *Bertia*, половая система, придаточные органы, любовная стрела

Улитки рода *Bertia* Ancey, 1887 – одни из наиболее крупных наземных моллюсков в Юго-восточной Азии. Первый представитель этого рода – *Bertia cambojiensis* (Reeve, 1860) был описан в 1860 г. с территории, относящейся в настоящее время к Южному Вьетнаму. Не смотря на внушительные размеры и приметную окраску раковины, этот вид на протяжении 150 лет, настолько благополучно избегал внимания исследователей, что к началу XXI века некоторые специалисты (Abbott, 1989; Coney, 2001) посчитали его вымершим (подробнее см. Sutcharit et al., 2019). Первые живые особи *B. cambojiensis*, обнаруженные после долгого перерыва в 2012 году в национальном парке Катъен (Cát Tiên National Park, Dong Nai Province), позволили интернациональному коллективу специалистов уточнить анатомию и морфологию радулы этого вида (Sutcharit et al., 2019). В 2015 году Nguyen Ngoc Thach, на основе конхологических признаков, описал новый для науки вид *Bertia setzeri* Thach, 2015 из Центрального Вьетнама (Khánh Hòa Province), а также включил в состав рода два вида: *Rhyssota pergrandis* E.A. Smith, 1893 и *Helix brookei* Adam & Reeve, 1848, последний – ошибочно (Thach, 2015; Sutcharit et al., 2019). Таким образом, на сегодняшний день в составе рода *Bertia* насчитывается три вида: наиболее изученный типовой *B. cambojiensis*, *B. pergrandis* и *B. setzeri*. Последние два известны только по внешним особенностям и признакам раковины (Рис. 1).

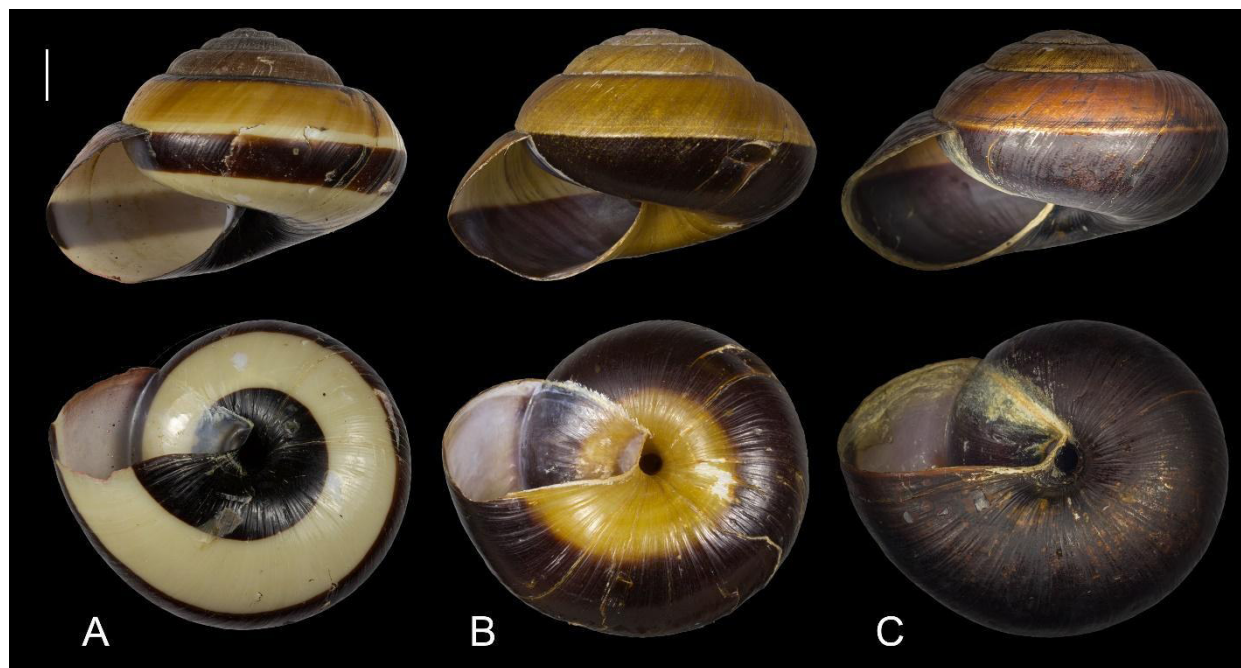


Рисунок 1 – **A** *Bertia cambojiensis* (Reeve, 1860), национальный парк Катъен; **B** *Bertia pergrandis* (E.A. Smith, 1893) окрестности города Конплонг (Kon Tum province), **C** *Bertia setzeri* Thach, 2015, национальный парк Бидуп–Нуйба (Lâm Đồng province); масштабная линейка 10 мм

За последние несколько лет в рамках экспедиций Российско-Вьетнамского тропического центра мною получены экземпляры *Bertia* из Центрального и Южного Вьетнама. В результате детального изучения их анатомии подтвердилась самостоятельность и несомненная принадлежность к роду *Bertia* видов – *setzeri* и – *pergrandis*. Подробный анализ этих данных – тема отдельной статьи. Здесь же, я хочу заострить внимание, на некоторых, общих для всех представителей рода, ускользнувших от внимания предыдущих исследователей морфологических особенностях половой системы, связанных с использованием любовных стрел при спаривании.

Использование шипов/дротиков/любовных стрел (love darts) перед или в процессе копуляции характерно для полового поведения многих наземных улиток (Bradybaenidae, Helicidae, Helminthoglyptidae, Hygromiidae, Cepolidae, Ariophantidae, Dyakiidae, Urocyclidae, Vitrinidae, Philomycidae). «Выстреленный» наружу шип/дротик вонзается в тело партнёра. При этом нередко, как было показано, например, для *Cornu aspersum* (O.F. Müller, 1774) (Helicidae), вонзившийся дротик отрывается от материнского организма. Поверхность дротика содержит секрет стилофорных желёз, который, проникнув в гемолимфу партнёра, провоцирует изменения конфигурации женских половых органов, таким образом, что в результате затрудняется доступ к протоку гаметолитического органа (bursa copulatrix duct) (Adamo, Chase, 1990; Koene, Chase, 1998a; Koene, Chase, 1998b). У разных видов дротики могут быть разными по размеру, форме поперечного сечения, количеству применений (одноразовые или используемые многократно), однако, в подавляющем большинстве случаев все их объединяет два момента: - «выстреливание» происходит исключительно за счёт сокращения мускульных стенок стилофора (bursa telae, dart sac, amatorial organ); - секрет стилофорных желёз покрывает наружную поверхность дротика (Koene, Schulenburg, 2005; Reyes-Tur, Koene, 2007). Относительно недавно обнаруженный у *Everettia corrugata* Laidlaw, 1937 (Dyakiidae) инъекционный способ внесения секрета сифонофорной железы в гемолимфу партнёра с помощью шипа/дротика функционально подобного игле шприца (Koene et al., 2013) накладывает определённый морфологический отпечаток на строение половой системы. В конкретном случае протоки многолопастной стилофорной железы впадают в дистальную часть стилофора терминально (Рис. 2 А, В) и внутри него прослеживаются до папиллы с шипом/дротиком.

Последний имеет два ряда перфорированных отверстий по всей длине, на двух противоположных сторонах, а его внутреннее пространство разделено на множество продольных каналов (Рис. 2 J) (Koene et al., 2013). Наличие у *E. corrugata* многочисленных протоков стилофорной железы с мускульными стенками и примерно одинаковых по толщине, а также толстостенного (судя по внешнему виду) мешка стилофора (Рис. 2 А, В) позволяет предположить, что у этого вида шип/дротик выталкивается наружу традиционным образом за счёт сокращения мышечных стенок мешка, при этом втыкается в тело партнёра напоподобие инъекционной иглы, а затем происходит нагнетание секрета железы за счёт сокращения мускульных стенок протоков. При таком способе вероятно шип/дротик используется многократно, о чём косвенно свидетельствует сложность его внутреннего строения и крепления к мешку и протокам.

Характерной особенностью половой системы *Bertia* является наличие сильно развитого стилофора, впадающего в атриум и состоящего из вытянутого мешка, соединённого протоками с несколькими обособленными специализированными железами (Рис. 2 С, D). Проксимальная часть стилофора относительно тонкостенная, внутри с выраженными продольными пилястрами. Стенки дистальной части снабжены мощной мускулатурой. Внутри имеется папиллоподобное образование, завершающееся длинным черным и гладким шипом/дротиком (Рис. 2 Н). Шесть стилофорных желёз дифференцированы на четыре крупных с толстостенными протоками с мощной мускулатурой, и на две маленьких, имеющих тонкостенные сильно извитые протоки с собственными соединительнотканными оболочками (Рис. 2 Е).

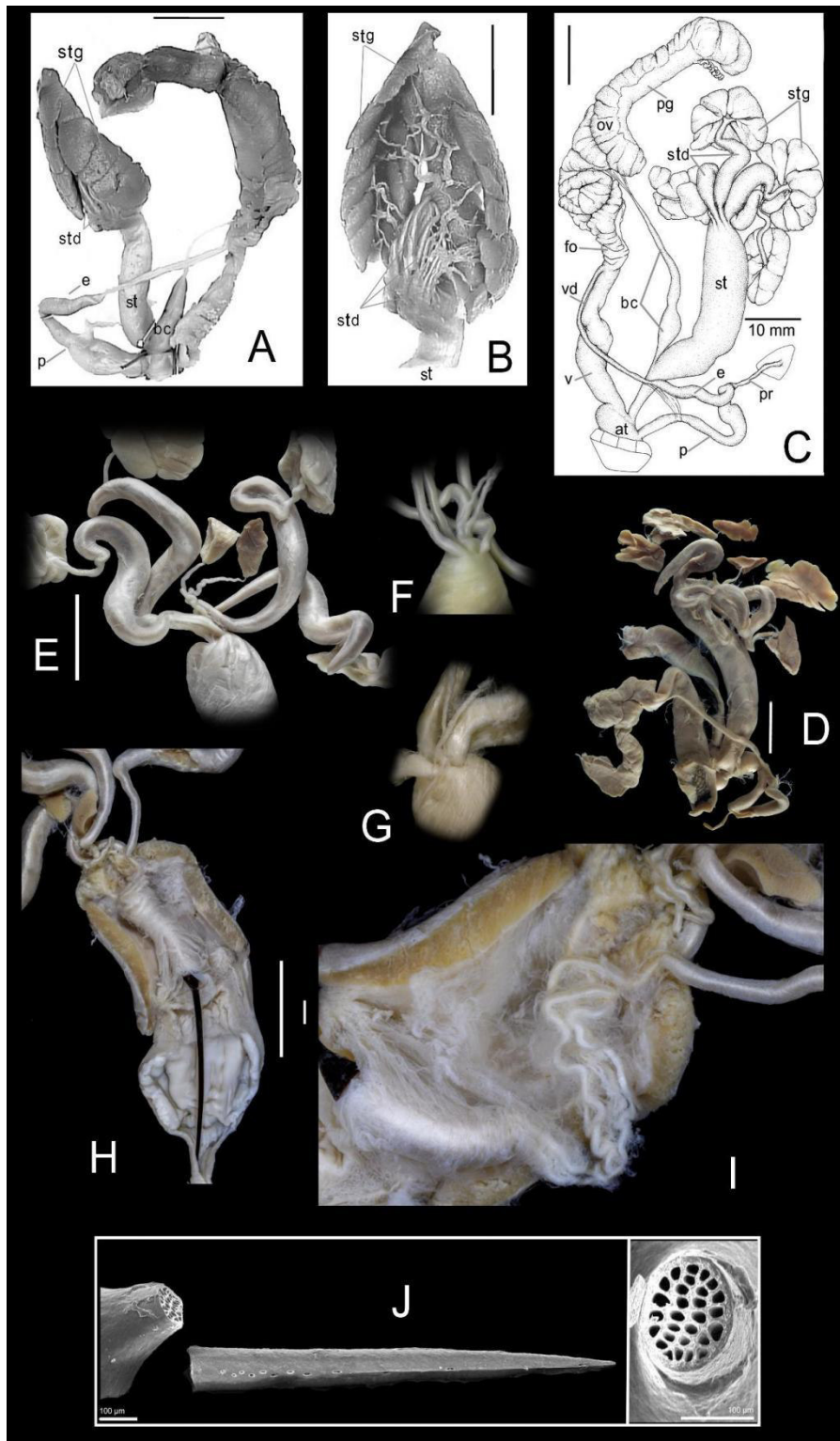


Рисунок 2 – **A** половая система *Everettia corrugata* по Liew et al., 2009 (с изменениями); **B** стилофорная железа *E. corrugata*; **C** половая система *B. cambojiensis* по Sutcharit et al., 2019 (с изменениями); **D** то же, экземпляр из национального парка Каттъян; **E** протоки стилофорных желез *B. cambojiensis*; **F** то же *B. pergrandis*; **G** то же *B. setzeri*; **H** внутреннее строение стилофора *B. cambojiensis*; **I** папиллоподобная структура стилофора *B. cambojiensis*; **J** боковая перфорация и внутренняя структура шипа/дротика *E. corrugata* по Коене et al., 2013. at – атриум; bc – семяприемник; e – эпифалус; fo – яйцевод; ov – спермовидукт; p – пенис; pg – предстательная железа; pr – половой ретрактор; st – стилофор; std – протоки стилофорных желез; stg – стилотрофная железа/железы. Масштабные линейки: **A, C, D, H** – 10 mm; **B, E, F, G** – 5 mm; **I** – 1 mm; **J** – 0,1 mm.

Это существенно дополняет морфологический диагноз рода, учитывая, что в результате предыдущих исследований (Schileyko, 2003; Sutcharit et al., 2019) были выявлены только четыре крупных желез с толстостенными протоками. Папиллоподобное образование, несущее на свободном конце длинный шип/дротик, представляет собой компактно упакованные переплетённые протоки стилофорных желез, окружённые многослойной оболочкой, связанной с внутренними стенками стилофора многочисленными соединительнотканными тяжами (Рис. 2 I). Такое строение в общем согласуется с возможностью «стрельбы» любовными стрелами, подобными инъекционной игле шприца. Однако, в отношении узкой специализации к этому способу, представители *Bertia* продвинулись глубже, чем *Everettia*.

В отсутствие прямых наблюдений за спариванием *Bertia*, исходя из функциональной интерпретации морфологических признаков, представляется вероятным следующий «гидравлический» механизм действия стилофора. Первый этап – снабжённая продольными пилястрами тонкостенная проксимальная часть мешка стилофора выворачивается наружу. Его толстостенная мускулистая дистальная часть служит скорее всего для втягивания структур стилофора после использования, поэтому остается целиком внутри или частично выступает снаружи. На этом этапе снаружи также оказывается большая часть шипа/дротика. Далее, следует собственно гидравлический «выстрел». Основной поступательный момент шип/дротик получает благодаря давлению секрета, нагнетаемому в результате сокращения мышечной ткани толстостенных участков протоков четырёх крупных стилофорных желез. Собственно инъекция, вероятно, производится секретом двух маленьких желез, извитые тонкие протоки которых очевидно способны к некоторому растяжению. Возможно, для инъекции используется смешанный секрет всех шести желез, но без детального исследования зоны крепления шипа/дротика об этом пока судить сложно.

Вариант, при котором шип/дротик выталкивается наружу за счёт сокращения мускулатуры мешка стилофора, а секрет желез для инъекции просто нагнетается через сильно растянутые участки всех протоков, формирующих папиллоподобную структуру – представляется маловероятным, исходя, по меньшей мере, из двух аспектов. Во-первых, при таком механизме остаётся не ясной причина дифференциации стилофорных желез на четыре больших и две маленьких с толстостенными и тонкостенными протоками соответственно. Во-вторых, папиллоподобная структура, образованная компактно свернутыми протоками желез, покрытыми общей многослойной оболочкой, практически не закреплена в полости мешка стилофора, а лишь связана соединительно тканными тяжами с внутренними стенками в области границы между тонкостенным и толстостенным отделами. При таком соединении вытолкнуть шип/дротик за счёт сокращения стенок мешка сложно, а вот втянуть обратно вполне комфортно.

Насколько правдоподобна представленная реконструкция покажут прямые наблюдения предкопуляционного поведения представителей *Bertia*. В естественных условиях, ввиду локального распространения и редкости наблюдать этих моллюсков сложно. Однако в последние годы усилиями Вьетнамского национального музея природы (г. Ханой), Музея естественной истории и Лондонского зоологического общества (Великобритания, г. Лондон) запущена программа по искусственному разведению *B. cambojiensis*. Возможно, скоро появится новая информация об инъекционном способе введения продукта стилофорных желез, полученная в результате прямых наблюдений.

Работа выполнена при поддержке Российско-Вьетнамского Тропического центра, тема Эколан Э-1.2: задачи 3 и 1.5.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

- Abbott R.T. 1989. Compendium of Landshells. American Malacologists Inc., Melbourne, Florida, 240 p.
- Coney C. 2001. Snails. In: Hildyard A. (Ed.) Endangered Wildlife and Plants of the World. Marshall Cavendish, 1336–1343.

- Adamo S.A., Chase R. 1990. The “love dart” of the snail *Helix aspersa* injects a pheromone that decreases courtship duration. *Journal of Experimental Zoology*, 255: 80-87.
- Koene J.M., Chase R. 1998. The love dart of *Helix aspersa* Müller is not a gift of calcium. *Journal of Molluscan Studies*, 64: 75-80.
- Koene J.M., Chase R. 1998. Changes in the reproductive system of the snail *Helix aspersa* caused by mucus from the love dart. *Journal of Experimental Biology*, 201: 2313-2319.
- Koene J.M., Schulenburg H. 2005. Shooting darts: co-evolution and counteradaptation in hermaphroditic snails. *BMC Evolutionary Biology*, 5: 25.
- Koene J.M., Chiba S, 2006, The way of the samurai snail. *American Naturalist*, 168: 553-555.
- Koene J.M., Liew T-S., Montagne-Wajer K., Schilthuizen M. 2013. A Syringe-Like Love Dart Injects Male Accessory Gland Products in a Tropical Hermaphrodite. *PLoS ONE*, 8(7): e69968. DOI: 10.1371/journal.pone.0069968
- Liew T.S., Schilthuizen M., Vermeulen J. 2009. Systematic revision of the genus *Everettia* Godwin-Austen, 1891 (Mollusca: Gastropoda: Dyakiidae) in Sabah, Northern Borneo. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 157: 515-550.
- Reyes-Tur B., Koene J.M. 2007. Use of the dart apparatus by the hermaphroditic land snail *Polymita muscarum* (Lea, 1834). *Animal Biology*, 57: 261-266.
- Schileyko A.A. 2003. Treatise on recent terrestrial pulmonated mollusks. Ariophantidae, Ostracolethaidae, Ryssotidae, Milacidae, Dyakiidae, Staffordiidae, Gastrodontidae, Zonitidae, Daudebardiidae, Parmacellidae. *Ruthenica*, Supplement 2(10): 1309-1466.
- Sutcharit C., Naggs F., Ablett J., Sang P.V., Hao L.V., Panha S. 2019 Notes on the sinistral helicoid snail *Bertia cambojiensis* (Reeve, 1860) from Vietnam (Eupulmonata, Dyakiidae). *ZooKeys*, 885: 1-14. DOI: 10.3897/zookeys.885.38980
- Thach N.N. 2015 *Bertia setzeri*, a new species of land snail from Vietnam (Gastropoda: Stylommatophora: Dyakiidae). *The Festivus*, 47: 240-242.

PECULIARITIES OF THE GENITAL SYSTEM OF SNAILS OF THE GENUS *BERTIA* ANCEY, 1887 (EUPULMONATA, DYAKIIDAE): NEW DATA ON SHOOTING THE SYRINGE-LIKE LOVE DARTS

P.V. Kijashko

Zoological Institute of Russian Academy of Sciences (ZIN RAS), St. Petersburg, Russia
kija@zin.ru

Keywords: snails, *Bertia*, genital system, accessory organs, love dart

Abstract: New data on the structure of the sexual system of species of the genus *Bertia* Ancey, 1887, allowing to clarify the differential diagnosis of this genus are presented. It is shown that in the mating system the molluscs of *Bertia* and *Everettia* (both from the fam. Dyakiidae) probably use similar syringe-shaped darts, which serve as a real injection needle. A probable method of shooting by syringe-like love darts based on the hydraulic principle is proposed.

СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ И МНОГОЛЕТНЯЯ ДИНАМИКА ПОСЕЛЕНИЯ МИДИИ И МИТИЛЯСТЕРА НА СКАЛАХ КАРАДАГА (ЧЕРНОЕ МОРЕ, КРЫМ)

М.А. Ковалева

ФГБУН ФИЦ Институт биологии южных морей им. А.О. Ковалевского РАН, Севастополь,
Россия
kovalmargarita@mail.ru

Ключевые слова: митилиды, моллюски, плотность, биомасса, скалы.

Мидия – *Mytilus galloprovincialis* (Lamarck, 1819) – это двустворчатый моллюск, который является значимым компонентом сообществ, мощным фильтратором морской воды и уникальным объектом марикультуры. В Чёрном море, ориентируясь на местообитание, принято выделять две формы мидии – скаловую и иловая (Заика и др., 1990). Иловая изучена относительно неплохо, сведений о скаловой форме мидии, обитающей на естественных твердых субстратах, в литературе имеется немного. Обитает эта форма мидии вместе с родственным ей видом – митилястером (*Mytilaster lineatus* (Gmelin, 1790) – вдоль всего побережья южного, а отчасти и западного Крыма. Наиболее плотные поселения образуют на скалах вулканического происхождения. Большинство сведений о распределении и обилии этих двух видов митилид в данном биотопе получены в результате исследований, проведенных в районе Карадага.

Карадагский природный заповедник (44°54'42.3"N, 35°12'31.7"E – 44°55'36.0"N, 35°14'46.2"E) расположен на территории древнего потухшего вулкана, сохранившего следы, как самого процесса извержения, так и последующих процессов выветривания. Хребты и вершины Карадага состоят из вулканических пород, которые своими тёмно-коричневыми тонами резко отличаются от соседних возвышенностей, сложенных светло-серыми известняками (Божич, 1930). Береговая линия Карадага с учётом мелкой изрезанности имеет длину около 8 км. Её незначительно осложняют врезанные бухты и разделяющие их мысы, сложенные очень устойчивыми к разрушению вулканическими породами. На всем протяжении берег абразионный. Его конфигурация зависит от геолого-структурных условий и стойкости горных пород. Местами взятия проб макрозообентоса послужили подводные участки скал.

Цель настоящей работы – выяснение современного состояния поселений скаловой мидии и митилястера, а также анализ многолетней динамики количественного развития митилид на скалах Карадага.

Пробы отбирал водолаз на глубине 0–2 м с помощью бентосной рамки площадью 0,04 м² в июле–августе в 2021–2022 гг. Рамка представляла собой металлический каркас, обшитый мельничным газом с диаметром ячеек 0,5 мм. Собранный материал фиксировали 4 % формалином, отбирали моллюсков, подсчитывали, взвешивали, измеряли длину раковины. Для сопоставления наших данных с литературными, съёмка была выполнена по сетке станций И. В. Шаронова 1938–1940 гг. (Шаронов, 1957), И. А. Синегуба 1978–1980 гг. (Синегуб, 2004) и М. А. Ковалевой с соавторами (Ковалева и др., 2012). Индивидуальный возраст моллюсков определяли путём подсчёта ежегодных зон прироста раковин, видимых в проходящем свете. Для вычисления средних значений и ошибки средних использовали методы вариационной статистики. В работе представлены результаты, полученные при обработке более 75 % (50 проб) материала.

Митилиды обнаружены на всех исследуемых участках, однако, если митилястер встретился в 100 % проб, то мидия – менее, чем в 50. Средняя плотность митилястера по всему полигону составила $(20\ 345 \pm 8038)$ экз.·м⁻², мидии – (56 ± 23) экз.·м⁻². Значительную плотность митилястера можно объяснить совпадением сроков оседания молоди новой генерации со временем сбора материала. Средняя биомасса митилястера по всему полигону составила (2234 ± 373) г·м⁻², мидии – (282 ± 175) г·м⁻².

Поселение митилястра представлено разноразмерными особями. Максимальная длина моллюсков – 21 мм, в целом же преобладают молодёжь размером 0–5 мм и особи с длиной раковины 8–17 мм. Согласно максимальному размеру раковины, возраст самых крупных моллюсков может соответствовать 4–5 годам (Заика и др., 1990).

Большую часть поселения мидии составила молодёжь и особи с длиной раковины 20–35 мм, максимальная длина раковины – 59 мм, максимальный возраст моллюсков – 4 года.

Митилиды – один из главных компонентов обрастаний в Чёрном море. Присутствие этих моллюсков в макрозообентосе во многом определяет его видовой состав и условия обитания особей других видов. В связи с этим для правильного понимания процесса трансформации сообществ очень важно наблюдать динамику развития поселений мидии и митилястера и выявлять основные причины происходящих изменений. Для оценки многолетней динамики развития митилид мы сравнили наши данные с литературными. В 1938–1940 гг. в сообществе по биомассе доминировал митилястер, биомасса *M. galloprovincialis* была незначительной и составляла в среднем $136 \text{ г} \cdot \text{м}^{-2}$. В 1976–1978 гг. средняя биомасса мидии на всех скалах на глубине 0–2 м составляла $9050 \text{ г} \cdot \text{м}^{-2}$ (Синегуб, 2004). В 2009–2012 гг. на этом же полигоне средняя биомасса мидии насчитывала – $1270 \pm 785 \text{ г} \cdot \text{м}^{-2}$, уменьшившись по сравнению с таковой предыдущего периода в 7 раз. В 2021–2022 гг. средняя биомасса мидии на скалах Карадага стала еще меньше – $(282 \pm 175) \text{ г} \cdot \text{м}^{-2}$ – и еще больше приблизилась к данным самого первого количественного исследования митилид, выполненного И. В. Шароновым.

Количественное развитие митилястера на протяжении всего времени исследований изменялось в меньшей степени, немного возрастая с каждым новым периодом (1938–1940 гг. – $689 \text{ г} \cdot \text{м}^{-2}$, 1976–1978 гг. – $549 \text{ г} \cdot \text{м}^{-2}$, 2009–2012 гг. – $1700 \text{ г} \cdot \text{м}^{-2}$, в 2021–2022 гг. – $(2234 \pm 373) \text{ г} \cdot \text{м}^{-2}$).

Причиной таких изменений плотности и биомассы видов может служить целый ряд факторов. На данный момент автор этой работы продолжает придерживаться предположения, предложенного ранее (Ковалева и др., 2012): увеличение количества мидии, произошедшее в 70–90 гг. XX века можно связать с увеличением трофности водоема. Процессы увеличения трофности обнаруживаются по целому комплексу происходящих изменений. Все они были характерны для Чёрного моря в 70–90-е гг. прошлого века и широко описаны в литературе: увеличение первичной продукции фитопланктона, уменьшение прозрачности поверхностных вод, увеличение биомассы микроводорослей в акватории у скал Карадага.

Влияние эвтрофирования на изменение количественных показателей мидии было и ранее отмечено в другой части ареала этого вида. Так, в Средиземном море (побережье Италии) в условиях повышенного соержания уровня фосфора, выносимого рекой Тибр, и как следствие, увеличенного количества фитопланктона, максимальная биомасса мидии на искусственном субстрате достигла весьма значительных величин – $120 \text{ кг} \cdot \text{м}^{-2}$ (Ardizzone et al., 1996).

Выводы. При сравнении данных 2021–2022 гг. с результатами предыдущих исследований выяснилось, что на протяжении последних 80 лет в биотопе скал Карадага наблюдаются значительные изменения обилия *M. galloprovincialis*, тогда как биомасса *M. lineatus* в течение этого периода менялась не столь значительно. В 1980–1990 гг., вероятно, произошла вспышка количественного развития скаловой мидии, предполагаемая причина которой – увеличение трофности Черного моря.

Работа выполнена в рамках госзадания ФИЦ ИнБЮМ по теме «Биоразнообразие как основа устойчивого функционирования морских экосистем, критерии и научные принципы его сохранения» (№ гос. регистрации 124022400148-4).

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

- Воробьёв В.П. 1949. Бентос Азовского моря. *Труды Азово-Черноморского научно-исследовательского института морского рыбного хозяйства и океанографии*. Симферополь, Крымиздат, Вып. 13: 5–195.
- Божич П.К. 1930. *Морские наносы*. Москва; Ленинград: Транспечать, 267 с.
- Голиков А.Н., Старобогатов Я.И. 1972. Определитель фауны Черного и Азовского морей. Т. 3: *моллюски*. Киев, Наукова думка: 60–249.
- Заика В.Е., Валовая Н.А., Повчун А.С., Ревков Н.К. 1990. *Митилиды Чёрного моря*. К.: Наук. думка, 208 с.
- Ковалёва М.А., Болтачёва Н.А., Костенко Н.С. 2012. Многолетняя динамика состояния поселений Mutilidae на скалах Карадага. *Мор. экол. журнал*, 11, 2: 39–44.
- Чухчин В.Д. 1984. *Экология брюхоногих моллюсков Чёрного моря*. Киев: Наукова думка, 176 с.
- Синегуб И.А. 2004. Макрофауна зоны верхней сублиторали скал в Чёрном море у Карадага. *Карадаг. Гидробиологические исследования. Сборник научных трудов, посвящённый 90-летию Карадагской научной станции им. Г. И. Вяземского и 25-летию Карадагского природного заповедника НАН Украины, Книга 2*. Симферополь, СОНАТ: 121–133.
- Чухчин В.Д. 1983. *Экология брюхоногих моллюсков Чёрного моря*. К.: Наукова думка, 176 с.
- Шаронов И.В. 1952. Фауна скал и каменистых россыпей у Карадага. *Труды Карадагской биологической станции*, 12: 68–77.
- Adjei-Boateng D., Wilson J. G. 2016. Sexual strategy in the freshwater bivalve *Galatea paradoxa* (Donacidae) from the Volta River estuary, Ghana. *Molluscan Research*, 36(1): 1–8. <https://doi.org/10.1080/13235818.2015.1054021>
- World register of marine species. URL: <http://www.marinespecies.org>. [Accessed 28.06.2024].

CURRENT STATE AND LONG-TERM DYNAMICS OF THE SETTLEMENT OF MIDIA AND MYTILASTER ON THE ROCKS OF KARADAG (BLACK SEA, CRIMEA)

M.A. Kovaleva

Institute of biology of the southern seas of RAS, Sevastopol, Russia
kovalmargarita@mail

Keywords: Mytilidae, mollusk, abundance, biomass, rock

Abstract: The study presents new data on the abundance and biomass of the most important rock-dwelling bivalves of the Black Sea. The average density of mytilaster across the entire polygon was $(20,345 \pm 8038)$ ind. m^{-2} , and that of mussels – (56 ± 23) ind. m^{-2} . The average biomass of mytilaster throughout the test site was (2234 ± 373) g m^{-2} , mussels – (282 ± 175) g m^{-2} . A comparative analysis showed significant changes in the abundance and biomass of mussels over the past 80 years. The reason for this may be a change in the trophic level of the Black Sea during the same period.

ГЕНЕТИЧЕСКИЕ И МОРФОМЕТРИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ *EUGLESA CASERTANA* (POLI, 1791) ИЗ ОЗЕРА БАЙКАЛ

М.В. Коваленкова, Т.Я. Ситникова, Д.Ю. Щербаков

¹Лимнологический институт СО РАН, г. Иркутск, Россия
kovalenkova@mail.ru

Ключевые слова: Sphaeriidae, внутривидовая изменчивость, гаплотип, аллель

Последняя ревизия фауны двустворчатых моллюсков Байкала проводилась около двадцати лет назад, тогда с использованием компараторного метода и анализа особенностей строения замка было выделено более 30 видов (из них 16 эндемичных) шаровок сем. Sphaeriidae (Слугина и др., 1999). При этом космополитный вид *Euglesa casertana* не был отмечен для литоральной зоны оз. Байкал, хотя отмечалось, что этот вид «обычен для озер, луж и рек Прибайкалья», а для Байкала приводились три варианта *E. korotnewi* (Lindholm, 1909) отличающиеся меньшими размерами, более прочной и укороченной раковинной (Кожов, 1936). Позднее статус этих вариантов был поднят до видового и наряду с *E. granum* (Lindholm, 1909), *E. minuta* (Kozhov, 1936) и *E. korotnewi* в рамках подрода *Casertiana*, были описаны еще два эндемичных вида: *E. subgranum* Slugina & Starobogatov, 1994 и *E. platyvalva* Slugina & Starobogatov, 1994 (Слугина и др., 1999).

В качестве ключевых отличий между космополитом *E. casertana* и эндемиком *E. korotnewi* Кожов указывает высоту кардинальных и латеральных зубов замка: у первого — высокие и резкие зубцы, у второго — мало выступающие сглаженные зубцы (Кожов, 1936). Судя по всему, этот признак может отличаться на внутривидовом уровне, например, у представителей *E. casertana*, населяющих сходные местообитания в альпийских озерах Северной Италии высота зубов замка существенно варьирует (Nardi, 2014). Совместное изучение внутривидовой изменчивости с использованием молекулярно-генетических маркеров необходимо для поиска наиболее консервативных видоспецифичных морфологических признаков.

В настоящее время большинство авторов также не рекомендуют компараторный метод в качестве основного способа видовой идентификации двустворок (Korniushev, 2002). Показано, что для четырнадцати «компараторных» и четырех «традиционных» видов шаровок угол логарифмической спирали не является видоспецифичным признаком (Ворошилова, 2013). Существование значительной модификационной изменчивости двустворок было показано с помощью молекулярно-генетического анализа внешне различающихся видов: горошинка вздутая (*Pisidium inflatum* Porro, 1838) может рассматриваться как экологический вариант горошинки речной (*Pisidium amnicum* (Müller, 1774)) (Voode, 2017), а шесть видов прибайкальских беззубок, описанных ранее, были сведены в один вид — *Anodonta anatina* (Linnaeus, 1758) (Klishko et al., 2018).

Проведение метабаркодинга донных сообществ в двух районах Южного Байкала на глубинах 0.3-5 м позволило выявить присутствие только четырех видов шаровок, в том числе и *E. casertana* (Кравцова и др. 2021, Кравцова и др. 2023). Однако использование коротких фрагментов гена цитохром С оксидазы (CO1) длиной 313 пн не всегда позволяет точно идентифицировать близкородственные виды.

Для уточнения видовой принадлежности байкальских шаровок мы использовали «фолмеровский фрагмент» CO1 и ядерный межгенный спейсер ITS1, амплификацию и секвенирование которых провели с использованием универсальных праймеров (Folmer et al., 1994; White et al., 2001). Шаровки внешне сходные с *E. casertana* были собраны с помощью дночерпателя в Лиственичном заливе (53°00'00.0"N 107°00'00.0"E) на глубине 4-5 м, ок. с. Онгурены (53°37'33.0"N 107°37'59.5"E) и ок. г. Нижнеангарск (55°46'17.8"N 109°34'26.0"E) на

глубинах ок. 25 м. В качестве типичного *E. casertana* в анализ были включены шаровки из протоки оз. Кудалдинское на глубине до 1 м. (54°09'21.7"N 109°33'43.6"E).

Выделение ДНК проводили стандартным ЦТАБ-методом из части ноги животного (Doyle, Doyle, 1987). Нуклеотидные последовательности были выровнены с помощью программы BioEdit v. 7.2.5 (Hall et al., 1999). Нуклеотидные последовательности CO1 использовали для построения байесовского филогенетического древа (Beast v. 1.10.4). Разграничение видов проведено с помощью трех методов: дистантного ASAP (Assemble Species by Automatic Partitioning), и топологических bGMYC (Bayesian Generalized Mixed Yule Coalescent) и PTP (Bayesian Poisson Tree Process). Топологические тесты были проведены на веб-сервере Exelixis Lab (<https://species.h-its.org>). Все нуклеотидные последовательности CO1, были протестированы на наличие стоп-кодонов с использованием программы Emboss Transeq, размещенной на сервере: www.ebi.ac.uk. Медианные сети гаплотипов построены с помощью функций пакетов R «ape» и «pegas» (Paradis et al, 2004; Paradis, 2010).

Поскольку в последнем определителе шаровок особое внимание уделялось форме и размерам раковин, в частности отношениям длины к высоте и ширине, все моллюски были измерены с помощью цифрового штангенциркуля (точность 0.02 мм), что позволило определить их в соответствии с ключами, предложенными Слугиной и Старобогатовым (1999). Достоверность отличий размерных характеристик оценивалась с помощью статистического критерия Манна-Уитни.

Индексы раковин большинства моллюсков соответствовали двум морфологическим видам: *E. minuta* (n = 23; 6, 3 и 14 экземпляров из Лиственичного, Онгурен и Нижнеангарска) и *E. subgranum* (n = 17; 7, 4 и 6 экземпляра из Лиственичного, Онгурен и Нижнеангарска, соответственно). Ключевое отличие указанных видов: длина створок *E. subgranum* превышает 1.8 их ширины, а створки *E. minuta* менее выпуклые. Изменчивость этого отношения непрерывна для всего набора значений, а также не обнаружена генетическая дифференциация между ними по анализируемым генетическим маркерам.

Размерные характеристики шаровок из озера и протоки также достоверно различаются только по ширине (из протоки раковины достоверно шире байкальских, p-value = 7.842e-05).

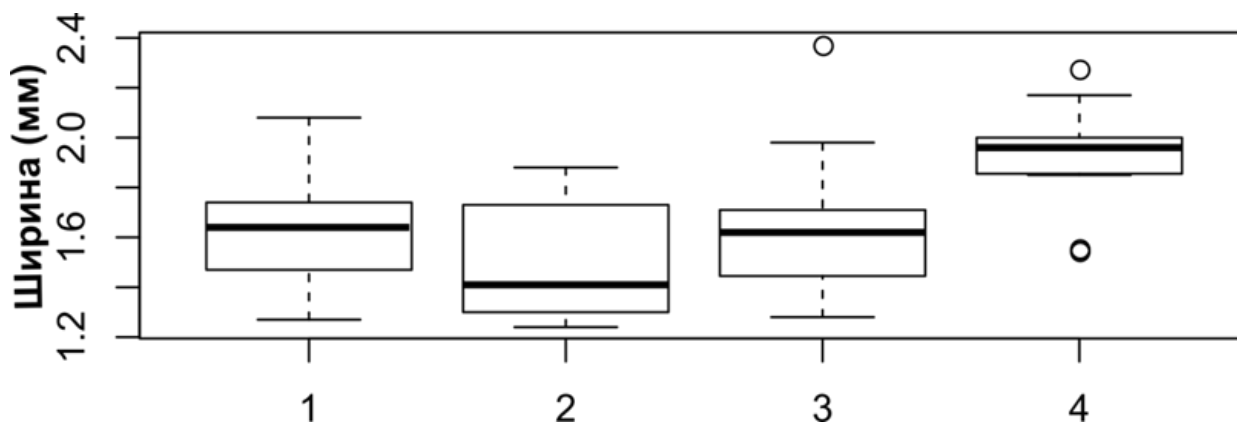


Рисунок 1 – Диаграммы размаха ширины раковин для популяций *E. casertana*:
1 – Лиственичный (n=13), 2 – Онгурен (n=8), 3 – Нижнеангарск (n=19), 4 – протока оз. Кудалдинское (n=20)

Во всех популяциях преобладают два общих гаплотипа, однако они могут отличаться по частотам их встречаемости. Три гаплотипа CO1 байкальских *E. casertana* различаются 1-4 синонимичными заменами, один из гаплотипов идентичен последовательности неуточненного вида из оз. Манасаровар (Тибетского нагорье), другой — последовательности *E. casertana* из канала Одер-Шпрее (Германия), третий гаплотип пока можно считать уникальным для Байкала (Рис. 2).

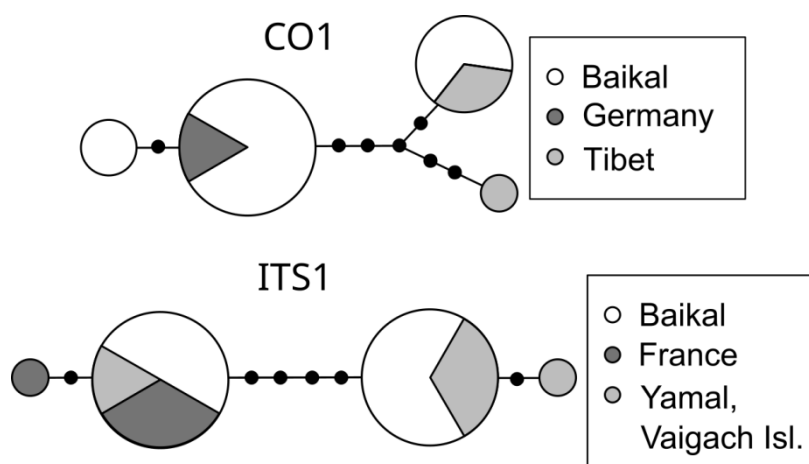


Рисунок 2 – Сети гаплотипов CO1 и аллелей ITS1 с делением по крупным географическим регионам

Все три теста по разграничению видов относят перечисленные гаплотипы к одному виду. Последовательности межгенного спейсера представлены двумя аллелями, один из которых идентичен аллелю, отмеченному у *E. casertana* в озерах острова Вайгач и полуострова Ямал, а второй – аллелю общему для р. Роны (Франция) и полуострова Ямал (Рис. 2). Полученные результаты свидетельствуют о низкой генетической вариабельности и отсутствии барьеров для популяций *E. casertana* на значительной части Евразии: одинаковые гаплотипы CO1 и аллели ITS-1 обнаружены на расстояниях около 5000 км, что отмечалось ранее и другими авторами (Clewing et al., 2013; Bepalaya et al, 2020). Вероятнее всего, значительная часть вида представлена недавними мигрантами, и маловероятным представляется существование рефугиума для данного вида в ходе последних оледенений в оз. Байкал.

Работа выполнена в рамках бюджетной темы ЛИН СО РАН № 0279–2021–0010.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

- Кожов М.М. 1936. Моллюски озера Байкала. In: *Труды байкальской лимнологической станции*. Издательство Академии Наук СССР, Москва, 8: 385 с.
- Кравцова Л., Перетолчина Т., Трибой Т., Небесных И., Купчинский А., Тупикин А., Кабилов М. 2021. Исследование разнообразия гидробионтов Лиственничного залива озера Байкал с использованием ДНК-метабаркодинга. *Генетика*, 57(4): 445-53.
- Кравцова Л., Перетолчина Т., Трибой Т., Небесных И., Тупикин А., Кабилов М. 2023. Исследование сообществ макробеспозвоночных животных в бухте Большие Коты озера Байкал с использованием ДНК метабаркодинга. *Вавиловский журнал генетики и селекции*, 2;27(6): 694-702.
- Слугина З.В., Старобогатов Я.И. 1999. *Атлас и определитель двустворчатых моллюсков озера Байкал*. Издательство СО РАН, Новосибирск, 144 с.
- Bepalaya Y., Bulakhova N., Gofarov M., Kondakov A., Tomilova A., Berman D. 2020. Occurrence of the mollusc species *Euglesa globularis* (Clessin, 1873) in North-East Asia (Magadan, Russia) with data on dispersal mechanism and vectors. *Limnologica*, 85: 125832.
- Bolotov I., Bepalaya Y., Aksenova O., Bolotov N., Gofarov M., Kondakov N., Spitsyn V., Tumpeesuwan S., Vikhrev I. 2015. First record of *Pisidium nevilleianum* Theobald, 1876 (Bivalvia: Sphaeriidae) from Myanmar. *Ruthenica, Russian Malacological Journal*, 25(1).
- Clewing C., Bössneck U., von Oheimb P. V., Albrecht C. 2013. Molecular phylogeny and biogeography of a high mountain bivalve fauna: the Sphaeriidae of the Tibetan Plateau. *Malacologia*, 56(1&2): 231-252.

- Clewing C., Stelbrink B., Bößneck U., Neubauer T.A., von Rintelen T., Köhler F., ... & Albrecht C. 2020. Freshwater biogeography in Wallacea: The case of sphaeriid bivalves in the Malili lake system (Sulawesi, Indonesia). *Journal of Great Lakes Research*, 46(5): 1176-1186.
- Doyle J.J., Doyle J.L. 1987. A rapid DNA isolation procedure for small quantities of fresh leaf tissue. *Phytochemical bulletin*, 19(1):11-15.
- Folmer O., Black M., Hoeh W., Lutz R.V. 1994. DNA primers for amplification of mitochondrial cytochrome c oxidase subunit I from diverse metazoan invertebrates. *Molecular Marine Biology and Biotechnology*, 3: 294–299.
- Hall T.A. 1999. BioEdit: a user-friendly biological sequence alignment editor and analysis program for Windows 95/98/NT. *Nucleic Acids Symposium Series*, 41: 95-98.
- Klishko O.K., Lopes-Lima M., Bogan A.E., Matafonov D.V., Froufe E. 2018. Morphological and molecular analyses of Anodontinae species (Bivalvia, Unionidae) of Lake Baikal and Transbaikalia. *PLoS one*, 13(4): e0194944.
- Korniushin A.V. Glaubrecht M. 2002. Phylogenetic analysis based on the morphology of viviparous freshwater clams of the family Sphaeriidae (Mollusca, Bivalvia, Veneroidea). *Zoologica Scripta*, 31(5): 415-459.
- Nardi G. 2014. Il genere *Pisidium* Lamarck, 1818 (Bivalvia, Sphaeriidae) nei laghi alpini della provincia di Brescia. Secondo contributo: il bacino idrografico del fiume Caffaro. *Bollettino Malacologico*, 50: 33-53.
- Paradis E. 2010. pegas: an R package for population genetics with an integrated–modular approach. *Bioinformatics*, 26(3): 419-420.
- Paradis E., Claude J. and Strimmer K. 2004. APE: analyses of phylogenetics and evolution in R language. *Bioinformatics*, 20(2): 289-290.
- Voode M. 2017. Taxonomic status of *Pisidium amnicum* (Müller, 1774) and *P. inflatum* Megerle von Mühlfeld in Porro, 1838 (Mollusca: Bivalvia: Sphaeriidae). *Ruthenica, Russian Malacological Journal*, 27(1).
- Voroshilova I.S. 2013. Are the contours of the frontal section of shell valves in Bivalvia specific? *Biology Bulletin*, 40(3): 289-296.
- White L.R, McPheron B.A., Stauffer J.R. J. 1996. Molecular genetic identification tools for the unionids of French Creek, Pennsylvania. *Malacologia*, 38:181–202.

GENETIC AND MORPHOMETRIC VARIATION OF *EUGLESA CASERTANA*
(POLI, 1791) IN LAKE BAIKAL

M.V. Kovalenkova, T.Ya. Sitnikova, D.Yu. Sherbakov
Limnological Institute SB RAS, Irkutsk, Russia
sit@lin.irk.ru

Keywords: Sphaeriidae, interspecific polymorphism, panmictic population

Abstract: Genetic and morphometric polymorphism of *E. casertana* from lake Baikal and one of the nearest streams were observed. We considered possible cases of misidentification of some endemic Sphaeriidae and *E. casertana*. The detected low genetic diversity seems to reflect a recent exchange with near and distant Eurasian water bodies.

МОЛЛЮСКИ ОЗЕРА ГОРЕЛОЕ В ПОЙМЕ Р. СТАРАЯ СУРА (Г. ПЕНЗА)

Е.В. Комарова, Т.Г. Стойко, А.А. Комаров

Пензенский государственный университет, г. Пенза, Россия
ekaterina-log@inbox.ru

Ключевые слова: старичное озеро, моллюски, прудовики, детритофаги, пиявки

Старичные озера являются уникальной средой обитания для многих растений и животных, в том числе для редких и исчезающих видов, что делает их ценными в сохранении биоразнообразия. На территории г. Пензы и ее окрестностей река Сура, самая крупная в Пензенской области, испытала значительное естественное и антропогенное (строительство плотин) воздействие, что вызвало изменение русла. В настоящее время в черте города сохранилось старое русло, которое уже более 80 лет носит название р. Старая Сура. На правом берегу реки наблюдаются выходы коренных пород, мергелей верхнемеловой системы (<http://geosmi.ru/2023/06/10/слои/>). На левом берегу реки в пойме расположены озера, временные водоемы. В связи с тем, что пойма представляет собой массив смешанного леса, в озерах накопилось много органики, ее берега зарастают ивняком, травянистыми растениями. Зообентос, в том числе и моллюски, этих водоемов представляет научный интерес. Моллюски повышают биологическую продуктивность водных экосистем, а также быстро реагируют на изменения в экосистемах, поэтому играют важную роль в определении степени загрязнения сред обитания. Цель настоящего исследования – изучить видовое разнообразие и некоторые особенности экологии моллюсков озера Горелое.

Озеро вытянуто в длину с севера на юг вдоль реки (53.1574N, 45.0886E), площадь зеркала 0,008 км². По периметру водоема находятся мелководные участки, зарастающие ветлой и пересыхающие летом. На левом берегу озера в ветлянике обнаружен водяной мох *Leptodictyum riparium*, вид с широкой экологической валентностью, факультативный галофит. С правого берега на мелководье также растет ветла, заросли тростника (*Phragmites australis*), осока острая (*Carex acuta*), редко сабельник (*Cómarum palústre*). Дно озера покрыто слоем ила. Уже в мае и позже летом, водная гладь озера зарастает ряской. В водоеме живут земноводные: краснобрюхие жерлянки и озерные лягушки.

Пробы отбирали с апреля по ноябрь 2020–2023 гг., и с мая по июнь 2024 г. Использовали стандартные методы, применяемые при изучении макрозообентоса. Дополнительно моллюсков собирали со дна водоема, толщи воды и водной растительности вручную. Все пробы разбирали в камеральных условиях. При определении прудовиков препарировали дистальные отделы копулятивного аппарата. Линейные размеры мелких моллюсков измеряли под биноклем, окулярной линейкой с точностью до 0,1 мм, а улиток, размеры которых превышали 10 мм, с использованием штангенциркуля. Моллюсков определяли по книгам (Круглов, 2005; Кияшко и др., 2016). Моллюсков, зараженных трематодами, выявляли путем регистрации церкариев, выходящих в микроаквариумах под воздействием света, а также в результате вскрытия улиток. Измеряли температуру, рН, общую (методом комплексонометрии) и карбонатную (методом кислотно-основного титрования) жесткость воды.

Малакофауну озера Горелое составляют виды с европейско-сибирскими (67%) и европейскими (33%) ареалами. В проточной части р. Старая Сура, которая является материнской водной экосистемой для озера, обнаружено 26 видов моллюсков (наши неопубликованные данные). В оз. Горелое зафиксировано 12 видов, половина из которых обитает и в реке. За время сукцессии стоячего водоема произошли изменения малакофауны в связи с изменением скорости течения, физико-химических параметров воды, заиливанием дна и увеличением обилия растительности. Уменьшение разнообразия малакофауны, а также снижение числа жаберных моллюсков относительно легочных в подобных озерах, отмечал еще В.И. Жадин (1952). 6 видов обнаружены только в озере (Табл. 1). Информация о местах

обитания этих моллюсков взята из определителя (Кияшко и др., 2016) и др. источников. *S. macrostoma* предпочитает мелководные пересыхающие водоемы с илистым дном. *A. turrita* и *L. cf. terebra* обитают во временных водоемах и малых реках. *S. corvus* населяет временные стоячие водоемы и реки с замедленным течением. *M. creplini* обитает в водоемах различного типа. В Пензенской области этот вид отмечен в верхнем течении р. Сура (Стойко и др., 2021), ряде мелких озер и прудов, а в Верхнеобском бассейне – в придаточных водоемах (Кузменкин, 2013). Вид *E. casertana* в Среднем Поволжье обнаружен в реках и водохранилище (Михайлов, 2014).

Таблица 1 – Видовой состав моллюсков в р. Старая Сура и озере Горелое

Виды	Р. Старая Сура	Озеро Горелое	Тип ареала*
<i>Contectiana contecta</i> (Millet, 1813)	+	–	ЕВ
<i>Bithynia tentaculata</i> (Linnaeus, 1758)	+	–	ЕЗС
<i>Opisthorchophorus troschelii</i> (Paasch, 1842)	+	+	ЕЗС
<i>Cincinna piscinalis</i> (O.F. Müller, 1774)	+	–	ЕЗС
<i>Cincinna macrostoma</i> (Mörch, 1864)	–	+	ЕВ
<i>Physa fontinalis</i> (Linnaeus, 1758)	+	–	ЕС
<i>Aplexa hypnorum</i> (Linnaeus, 1758)	+	–	ЕЗС
<i>Aplexa turrita</i> (O.F. Müller, 1774)	–	+	ЕЗС
<i>Acroloxus lacustris</i> (Linnaeus, 1758)	+	–	ЕЗС
<i>Lymnaea stagnalis</i> (Linnaeus, 1758)	+	–	ГОЛ
<i>Radix auricularia</i> (Linnaeus, 1758)	+	–	ГОЛ
<i>Radix ovata</i> (Draparnaud, 1805)	+	–	ЕС
<i>Radix ampla</i> (Hartmann, 1821)	+	–	ЕС
<i>Corvusiana corvus</i> (Gmelin, 1791)	–	+	ЕВ
<i>Corvusiana gueretiniana</i> (Servain, 1881)	+	–	ЕВ
<i>Stagnicola palustris</i> (O.F. Müller, 1774)	+	–	ЕЗС
<i>Stagnicola saridalensis</i> Mozley, 1934	+	+	ЕС
<i>Galba truncatula</i> (O.F. Müller, 1774)	–	–	ЕЮС
<i>Ladislavella terebra</i> (Westerlund, 1885)	–	+	ЕС
<i>Planorbarius corneus</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	ЕЗС
<i>Planorbis planorbis</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	ЕЗС
<i>Bathyomphalus contortus</i> (Linnaeus, 1758)	+	+	ЕС
<i>Anisus vortex</i> (Linnaeus, 1758)	+	–	ЕЗС
<i>Anisus leucostoma</i> Millet, 1813	+	–	ЕС
<i>Gyraulus albus</i> (O.F. Müller, 1774)	+	–	ЕВ
<i>Segmentina nitida</i> (O.F. Müller, 1774)	+	+	ЕЗС
<i>Unio pictorum</i> (Linnaeus, 1758)	+	–	ЕЮС
<i>Unio tumidus</i> (Phillipps in Retzius, 1788)	+	–	ЕЮС
<i>Colletopterum</i> sp.	+	–	–
<i>Musculium creplini</i> (Dunker, 1845)	–	+	ЕВ
<i>Sphaerium rivicola</i> (Leach in Lamarck, 1818)	+	–	ЕЮС
<i>Sphaerium corneum</i> (Linnaeus, 1758)	+	–	ЕС
<i>Euglesa casertana</i> (Poli, 1791)	–	+	ЕВ

*ГОЛ – голарктический; ЕВ – европейский; ЕЗС – европейско-западносибирский; ЕС – европейско-сибирский; ЕЮС – европейско-южносибирский.

Обнаружение прудовиков *S. saridalensis* и *L. cf. terebra* в озере Горелое дополняет уже известные сведения о распространении этих видов в Пензенской области (Стойко и др., 2018; Кадомцева и др., 2022; Vinarsky et al., 2023). Находки этих прудовиков в г. Пензе на территории Европейской России были первыми, относительно ранее известных. Вид *L. terebra* широко распространен практически по всей Сибири (Vinarski, Glöer, 2008), имеет высокую численность в заболоченных водоемах бассейна р. Верхней Оби (Кузменкин, 2015). В озере Горелое прудовики отличаются от тех, которые обнаружены в популяции из пересыхающего водоема с коренного правого берега реки. Они имеют минимальное количество оборотов 5–6 и высоту раковины 15–18 мм, в то время как у большинства прудовиков с пересыхающего водоема количество оборотов 7 и высота раковины 21–26 мм. Одна из причин таких значительных различий морфологии улиток этого вида связана с тем, что на правом берегу к самой поверхности подходят мергелистые глины, в состав которых входят карбонаты. Вторая возможная причина крупных улиток во временном водоеме связана со значительной зараженностью церкариями. Особи из кладок, полученных в правобережном водоеме и выращенные в лабораторных аквариумах, не достигают больших размеров.

На раковинках прудовиков из озера обнаружены деформации в виде очаговых эрозий, истонченных участков и ступенчатых искривлений среднего завитка, как например, у вида *S. saridalensis* (Рис. 1). Вероятная причина таких нарушений – изменение ионного состава воды. В мягких водах раковинки имеют корродированный вид. Снижение концентрации ниже 4 мг/л приводит к нарушению усвоения кальция и минерализации раковинки (Круглов, 2005). При анализе воды из оз. Горелое установлено, что кислотность соответствует норме (7,27). Параметры жесткости воды варьируют в зависимости от сезона. В мае общая жесткость (2,49 мг-экв/л) больше карбонатной (1,07 мг-экв/л). К осени соотношение меняется: общая жесткость (1,8 мг-экв/л) становится меньше карбонатной (2,4 мг-экв/л). Общая жесткость – это сумма двухвалентных ионов металлов (Ca^{2+} , Mg^{2+}). Однако в воде могут присутствовать также гидрокарбонаты одновалентных ионов, таких как K^+ и Na^+ . Полученные значения общей и карбонатной жесткости свидетельствует о том, что в воде ионов щелочных металлов больше, чем ионов кальция и магния. В состав раковины входят карбонаты двухвалентных металлов. Следовательно, при недостатке строительного материала развивается коррозия раковинки. В условиях дефицита кальция улитки грызут раковинки друг друга, что усугубляет повреждения. Весной живые улитки с поврежденными раковинками не регистрируются, что говорит о сниженной выживаемости в период зимовки.

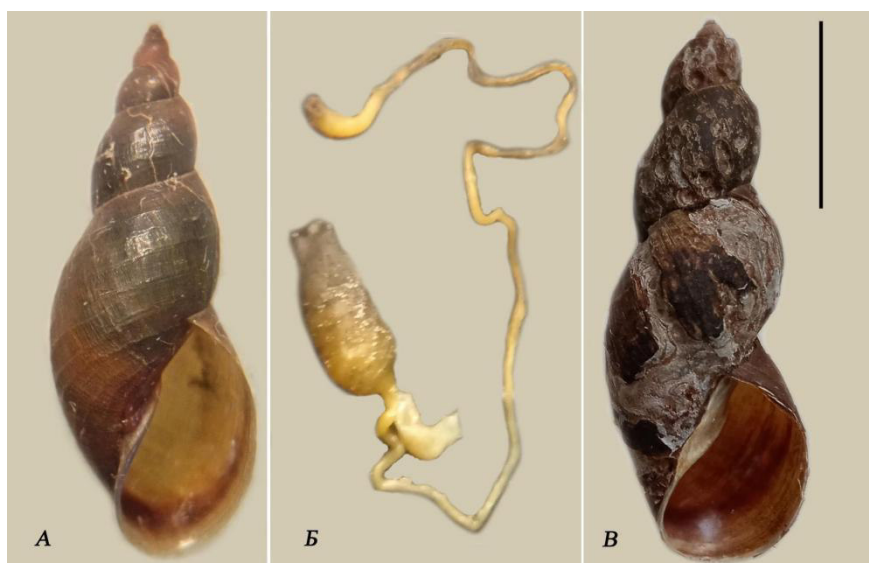


Рисунок 1 – Прудовик *Stagnicola saridalensis* из озера Горелое. Раковины собраны в мае (А) и ноябре (В) 2023 г.; их копулятивный аппарат (Б). Масштабная линейка: 10 мм.

Основной пищей моллюскам в озере служит детрит и высшие водные растения. Для моллюсков-детритофагов большое значение имеет содержание в грунте органического вещества, которое образуется в результате разложения остатков различных организмов. Из различных растений представители семейства катушковых (Planorbidae) охотнее всего поедают ряску. Отчётливо выраженной избирательностью в отношении растительных кормов обладают и прудовиковые. Многие прудовики также едят ряску (Цихон-Луканина, 1987; Кузменкин, 2015).

В ходе наблюдений выявлены некоторые черты жизнедеятельности и взаимодействия моллюсков с другими обитателями озера. У двух видов моллюсков в мантийной полости обнаружены пиявки. Так, в раковине прудовика *S. saridalensis* оказалось углубление, в котором находилась пиявка *Alboglossiphonia heteroclita* (Linnaeus, 1761) (Рис. 2). В литературных источниках не обнаружена информация о пиявках, как внутренних паразитах прудовиков. Только в Википедии указано, что «Пиявка *Glossiphonia heteroclita* питается моллюсками, а у более крупных видов способна проникать в их легочную полость и становится, таким образом, внутренним паразитом» (Мешкова, 1958). На самом деле, в этой статье такие данные отсутствуют. В лаборатории из поврежденной улитки удалось выгнать на свет церкарии трематод, а после вскрытия в печени обнаружены спороцисты. В прудовике *Corvusiana corvus* найдена улитковая пиявка *Glossiphonia concolor* (Apathy, 1888).

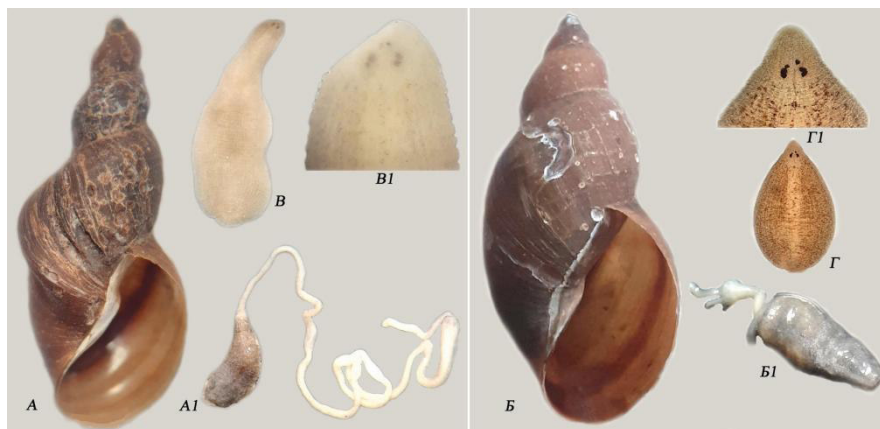


Рисунок 2 – Моллюски: А, А1 – *Stagnicola saridalensis*; Б, Б1 – *Corvusiana corvus*. Пиявки, обнаруженные в мантийной полости: В, В1 – *Alboglossiphonia heteroclita* (Linnaeus, 1761); Г, Г1 – *Glossiphonia concolor* (Apathy, 1888)

Моллюсков поедают многие организмы: хищные жуки, личинки стрекоз, рыбы, птицы и млекопитающие (Кузменкин, 2015). Нам удалось зафиксировать на кочке у берега погрызенные раковины двух видов прудовиков. Возможно, их собрал и съел кто-то из насекомых (Рис. 3).



Рисунок 3 – Раковины прудовиков *Corvusiana corvus* и *Stagnicola saridalensis*, собранные с кочки, заросшей низкорослой осокой в озере Горелое. Стрелкой отмечена кочка.

Таким образом, в озере Горелое обнаружено 12 видов моллюсков. Прудовики *S. saridalensis* и *L. cf. terebra* из семейства *Lymnaeidae* впервые отмеченные в Европейской части России, дополняют информацию об их ареале. Установлена реакция моллюсков на заболачивание озера: снижение разнообразия, выпадение из сообщества жабродышащих. В непроточном заболачиваемом водоеме улитки испытывают значительную нагрузку из-за изменения жесткости, что приводит к нарушению построения раковин моллюсков и образованию различных деформаций. Особенно серьезные нарушения состояния раковин выявляются в осенний период. Необычная находка пиявки *Alboglossiphonia heteroclita* в мантийной полости улитки *S. saridalensis* может свидетельствовать о длительном пребывании ее внутри моллюска.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

- Жадин В.И. 1952. *Моллюски пресных и солоноватых вод СССР*. М.-Л.: Издательство АН СССР: 378 с.
- Иконников Д. (2023). Геологические слои, выходящие на поверхность вблизи Ахун и Засурья (Пенза). Доступно онлайн по адресу <http://geosmi.ru/2023/06/10/слои/> [Дата обращения: 1 июня 2024 г.].
- Кадомцева А.С., Комарова Е.В., Стойко Т.Г. 2022. Моллюски временных водоемов в пойме реки Старая Сура (г. Пенза). *Чтения памяти В.И. Жадина* (всероссийская научная конференция). Санкт-Петербург: СПбФ ИИЕТ РАН; Ярославль: Филигрань: 38–39.
- Кияшко П.В., Солдатенко Е.В., Винарский М.В. 2016. Класс Брюхоногие моллюски. *Определитель зоопланктона и зообентоса пресных вод Европейской России*. Том 2. Зообентос. М-СПб.: Товарищество научных изданий КМК: 335–438.
- Круглов Н.Д. 2005. *Моллюски семейства прудовиков Европы и Северной Азии*. Смоленск: Изд-во СГПУ: 507 с.
- Кузменкин Д.В., 2013. Биотопическое распределение пресноводных моллюсков равнинной части Верхнеобского бассейна. *Известия АлтГУ*, 3(79): 80–85.
- Мешкова А.М., 1958. К изучению пиявок Армении. *Известия АН Армянской ССР*, 11(5): 81–86.
- Михайлов Р.А. 2014. Видовой состав пресноводных моллюсков водоемов Среднего и Нижнего Поволжья. *Известия Самарского научного центра Российской академии наук*. Том 16, 5(5): 1765–1772.
- Стойко Т.Г., Сенкевич В.А., Кадомцева А.С., 2018. Новые данные о распространении прудовика *Lymnaea (Stagnicola) saridalensis* Mozley, 1934 г. *Ruthenica*, 28(1): 27–31.
- Стойко Т.Г., Сенкевич В.А., Смирнов Д.Г., Швеев Ю.Б. 2021. *Биоразнообразие и экология беспозвоночных животных Пензенской области: учеб.-метод. пособие*. Пенза: Изд-во ПГУ: 100 с.
- Цихон-Луканина Е.А. 1987. *Трофология водных моллюсков*. М.: Наука: 176 с.
- Vinarski M.V., Glöer P., 2008. Taxonomical notes on Euro-Siberian freshwater molluscs. 3. *Galba occulta* Jackiewicz, 1959 is a junior synonym of *Limnaea palustris* var. *terebra* Westerlund, 1885. *Mollusca (Dresden)*, 26(2): 175–185.
- Vinarski M.V., Stojko T.G., Komarova E.V., Aksenova O.V., Kondakov A.V., Khrebtova I.S. 2023. The first molecular confirmation of the presence of the genus *Ladislavella* (Gastropoda: Lymnaeidae) in the european part of Russia, *Ruthenica: Russian Malacological Journal*, 33(3): 105–114.

MOLLUSKS OF LAKE GORELOE IN THE FLOODPLAIN OF THE STARAYA SURА RIVER (PENZA)

E.V. Komarova, T.G. Stojko, A.A. Komarov
Penza State University, Penza, 440026, RUSSIAN FEDERATION.
ekaterina-log@inbox.ru

Keywords: stary lake, molluscs, pondweed, detritophages, leeches

Abstract: The species composition of the malacofauna of Lake Goreloye in Penza was studied. The reservoir was formed after the Sura River channel was changed. There are shallow areas along the perimeter of the lake drying up in summer. Twelve species of molluscs were found. The pond molluscs *Stagnicola saridalensis* and *Ladislavella* cf. *terebra* were recorded for the first time in the European part of Russia and supplement information on their range. The reaction of molluscs to lake waterlogging was established. Snails experience significant fluctuations in water hardness parameters, which leads to the formation of various shell deformations. Significantly deformed shells are identified by autumn. An unusual find in the mantle cavity of the snail *S. saridalensis* is the leech *Alboglossiphonia heteroclita*.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ ПОПУЛЯЦИЙ ЖЕМЧУЖНИЦЫ ЕВРОПЕЙСКОЙ *MARGARITIFERA MARGARITIFERA* НА ОНЕЖСКОМ ПОЛУОСТРОВЕ

Е.С. Коноплева¹, И.В. Вихрев¹, О.А. Челпановская¹, Г.А. Дворянкин^{1,2}, П.А. Футоран^{1,2}

¹ФГБУН ФИЦКИА УрО РАН, г. Архангельск, Россия

²ФГБУ «Национальный парк «Кенозерский», г. Архангельск, Россия
es.konopleva@gmail.com

Ключевые слова: *Margaritifera margaritifera*, Онежский полуостров, охраняемый вид, морфометрические индексы

Жемчужница европейская *Margaritifera margaritifera* (Linnaeus, 1758) является редким видом пресноводных двустворчатых моллюсков, который населяет реки и ручьи европейского Севера. Жемчужница внесена в Красную книгу международного союза охраны природы (IUCN), Российской Федерации и ее регионов – Республики Карелия, Ленинградской, Архангельской и Мурманской областей (Красная книга Арх. обл., 2020). Жизнеспособные популяции на территории Архангельской области были обнаружены и изучены в бассейнах рек Онега и Солза (Bespalaya et al., 2007; Беспалая, Болотов, 2010; Беспалая и др., 2012), а также водотоках, относящихся к бассейну Белого моря, такие как Малошуйка и Нименьга (Вихрев, 2016). Онежский полуостров изучен более фрагментарно. Относительно недавно крупные, но стареющие популяции жемчужниц были найдены в двух ручьях – Каменный и Жемчужный из пяти обследованных (Каменный, Жемчужный, Никитский, Глубокий, Гремячий), относящихся к бассейну реки Лопшеньга (Волков, Волкова, 2017). Имеются архивные данные о жемчужном промысле в реках Вейга и Яреньга (Беспалая, Болотов, 2010). Целью работы было обследование водотоков Онежского полуострова на наличие колоний европейской жемчужницы и оценка состояния популяций на основе данных об их плотности и морфометрических параметрах раковин.

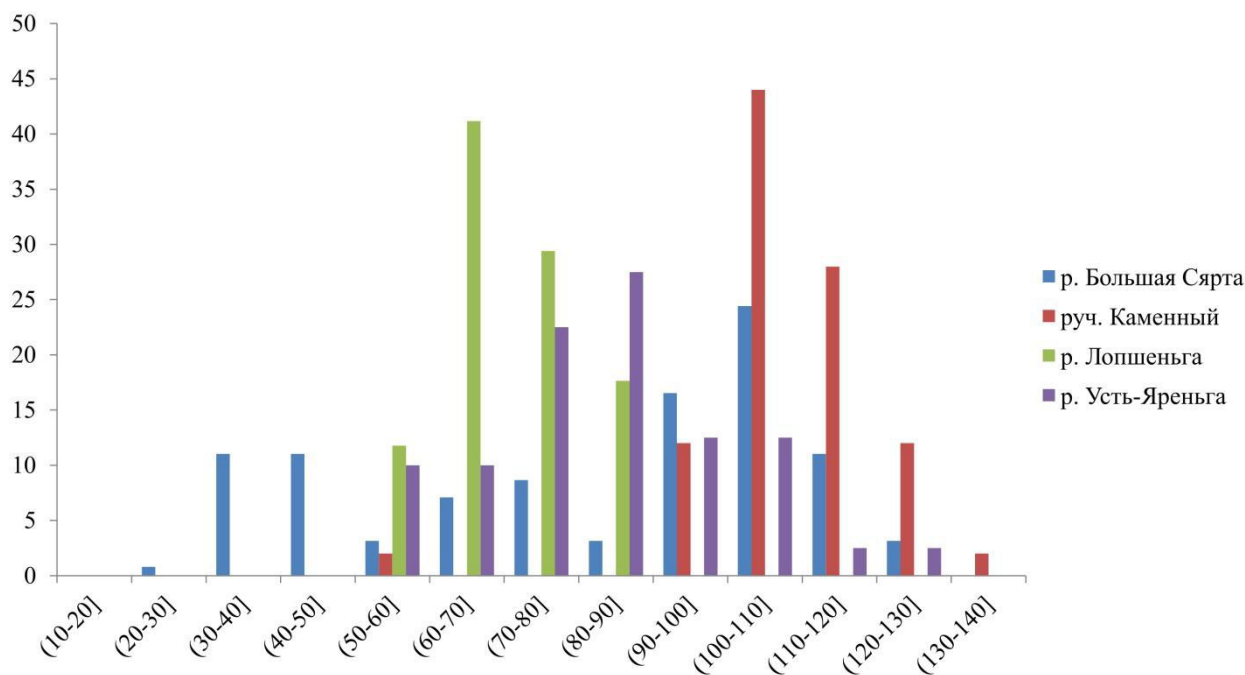
Во время полевых выездов 2023-2024 г.г. в национальный парк «Онежское Поморье» и на прилегающие территории были обследованы водотоки Летнего и Онежского берегов Белого моря: р. Большая Сярта, р. Лопшеньга, руч. Каменный, р. Усть-Яреньга, р. Галдарея, р. Госдарея, р. Кега, р. Золотица, р. Выговка, р. Лопатка, руч. Пертручей, р. Котова, р. Палова, р. Ильина, р. Лямца, р. Вейга, р. Вежма, р. Кумжевая и р. Яреньга. Поиск

жемчужниц велся с помощью акваскопа и/или снорклинга на стандартных трансектах 100 и 50 м² (Young et al., 2001). Популяции *M. margaritifera* были обнаружены только в трех речных бассейнах Летнего берега Белого моря, а именно Большая Сярта, Лопшеньга (включая руч. Каменный) и Усть-Яреньга. На Онежском берегу колонии жемчужниц найдены не были. Особи жемчужниц были промерены при помощи электронного штангенциркуля (± 0.01 мм) (Miyutoyo Corp., Япония) и затем бережно возвращены в грунт. Определены длина (L), ширина (H) и выпуклость (W) раковин (Зюганов и др., 1993). Также, исходя из данных промеров, рассчитаны морфометрические индексы – индекс выпуклости ($SCI = W/L \cdot 100\%$) и индекс удлинения раковины ($SEI = H/L \cdot 100\%$) (Bolotov et al., 2018). Плотность популяций рассчитывалась как количество экземпляров (экз.) на площадь трансекты или учетной площадки (м²). Если на участке водотока численность моллюсков превышала 250 особей, то закладывалось 10 учетных площадок по 1 кв. м. через каждые 10 м. Такая численность была зарегистрирована только в ручье Каменном.

Таблица 1 – Морфометрические параметры раковин *Margaritifera margaritifera* в изученных водотоках Летнего берега Белого моря

Водоток	n	Морфометрические параметры створок раковин, мм						SCI (W/L, %)	SEI (H/L, %)
		L		H		W			
		M \pm SE	мин-макс	M \pm SE	мин-макс	M \pm SE	мин-макс		
Большая Сярта	127	82.5 \pm 28.0	28.3-124.1	41.0 \pm 12.7	167-61.6	22.7 \pm 8.2	7.9-37.4	27.3 \pm 1.3	50.5 \pm 2.8
руч. Каменный	50	109.1 \pm 11.3	55.1-130.5	48.8 \pm 4.2	28.9-55.9	29.1 \pm 3.2	14.7-34.8	26.7 \pm 1.7	44.9 \pm 1.9
Лопшеньга	17	70.3 \pm 9.4	55.8-84.8	36.3 \pm 4.9	29.0-44.8	19.0 \pm 2.8	15.0-23.0	27.1 \pm 1.1	51.6 \pm 1.2
Усть-Яреньга	40	82.0 \pm 7.0	51.4-120.7	42.7 \pm 8.0	27.4-59.9	23.4 \pm 5.2	13.8-32.9	28.5 \pm 1.3	52.3 \pm 1.8

Доля особей, %



Интервалы длин раковин, мм

Рисунок 1 – Размерная структура выборок жемчужницы европейской из р. Большая Сярта (n=127), руч. Каменного (n=50), р. Лопшеньга (n=17) и Усть-Яреньга (n=40)

Средняя плотность популяций *M. margaritifera* в исследованных водотоках оказалась достаточно низкой и не превышала 1 экз./м², за исключением ручья Каменный, где среднее значение составило 29.5±12.4 экз./м². Несмотря на значительные показатели численности и плотности в популяции руч. Каменный были выявлены только взрослые моллюски длиной более 70 мм, за исключением одной особи (Рис. 1, Табл. 1). Практически полное отсутствие ювенильных моллюсков может свидетельствовать о старении популяции и замедлении или даже прекращении ее воспроизводства. В остальных водотоках зарегистрировано достаточное число молодых особей длиной менее 70 мм: 20, 33 и 53 % в нижнем течении рек Усть-Яреньга, Большая Сярта и Лопшеньга соответственно (Рис. 1). Это может характеризовать данные популяции как жизнеспособные (Зюганов и др., 1993).

По результатам статистического анализа, проведенного с использованием морфометрических индексов и теста Крускала-Уоллиса, выявлена значительная разница между медианами четырех изученных популяций *M. margaritifera* как для индекса выпуклости раковины (SCI), так и для индекса удлинения раковины (SEI). По результатам парного критерия Манна-Уитни (p-уровень значимости рассчитан с поправкой Бонферрони) значения индекса выпуклости раковины (SCI) для популяции из р. Усть-Яреньга (группа 4) достоверно (p < 0.05) отличаются от других изученных популяций (Табл. 2).

Таблица 2 – Результаты парного теста Манна-Уитни (p-значения рассчитаны с поправкой Бонферрони) по морфометрическим индексам SCI и SEI для популяций *M. margaritifera* из реки Большая Сярта (1), руч. Каменный (2), рек Лопшеньга (3) и Усть-Яреньга (4); жирным шрифтом, выделены значения p<0.05

Сравнение SCI				
Группа	1	2	3	4
1		0.7138	1	7.44E-05
2	0.7138		1	3.95E-06
3	1	1		0.003896
4	7.44E-05	3.95E-06	0.003896	
Сравнение SEI				
Группа	1	2	3	4
1		5.58E-21	0.1195	0.000116
2	5.58E-21		1.83E-08	1.16E-14
3	0.1195	1.83E-08		1
4	0.000116	1.16E-14	1	

По результатам того же теста для индекса удлинения раковины (SEI) популяция из р. Большая Сярта (группа 1) достоверно отличается от популяций из руч. Каменный (группа 2) и р. Усть-Яреньга (группа 4); популяция из руч. Каменный (группа 2) достоверно отличается от всех остальных популяций; популяция из р. Лопшеньга (группа 3) существенно отличается от популяции из руч. Каменный (группа 2); и популяция из р. Усть-Яреньга достоверно отличается от всех популяций, кроме популяции из р. Лопшеньга (группа 3) (Табл. 2). Таким образом, имеются две популяции – из ручья Каменный и реки Усть-Яреньга, которые статистически достоверно отличаются от всех остальных популяций. Первая – по индексу удлинения раковины (SEI), а вторая – по индексу выпуклости раковины (SCI). В ряде работ по изучению морфологии пресноводных двустворчатых моллюсков показано, что изменение длины раковины (в основном удлинение) может быть связано с гидрологическими характеристиками среды обитания (Zieritz, Aldridge, 2009), зараженностью трематодами (Zieritz, Aldridge, 2011), приспособляемостью к среде обитания, например для лучшего зарывания в субстрат (Simeone et al., 2022). Исследования морфометрических показателей у популяций *M. margaritifera* показали, что средние значения индекса выпуклости (SCI) имеют положительную корреляцию со средней летней температурой воздуха (Bolotov et al., 2018). Можно предположить, что более высокие значения индекса выпуклости раковины (SCI) для моллюсков в популяции из р. Усть-Яреньга могут быть связаны с некоторым тепловым

эффектом. Фактически среди всех изученных водотоков Усть-Яреньга представляет собой достаточно широкую реку, где практически нет затененных участков и обильной растительности по берегам, что может способствовать лучшему прогреванию воды, особенно на мелководье. В настоящее время без дополнительного обследования местообитаний на ряд гидрологических характеристик, трудно сделать выводы об основных факторах, влияющих на морфологию раковин в популяциях из ручья Каменный и реки Усть-Яреньга.

Диаграмма рассеяния, построенная по данным индексов удлинения раковины (SEI) и индексов выпуклости раковины (SCI) для популяций *M. margaritifera* из рек Большая Сярта, Усть-Яреньга, Лопшеньга и ручья Каменный, показала, что эллипсы 95% доверительной вероятности, перекрываются в значительной степени, за исключением эллипса популяции из ручья Каменный, который визуальнo лишь частично перекрывается другими эллипсами (Рис. 2). Это опять же указывает на отличие раковин моллюсков из руч. Каменный от моллюсков из других популяций, главным образом по SEI. Несколько экземпляров из реки Большая Сярта и ручья Каменный оказались за пределами 95% эллипсов доверительной вероятности (Рис. 2), что, скорее всего, связано с нетипичной (или деформированной) формой раковины отдельных экземпляров.

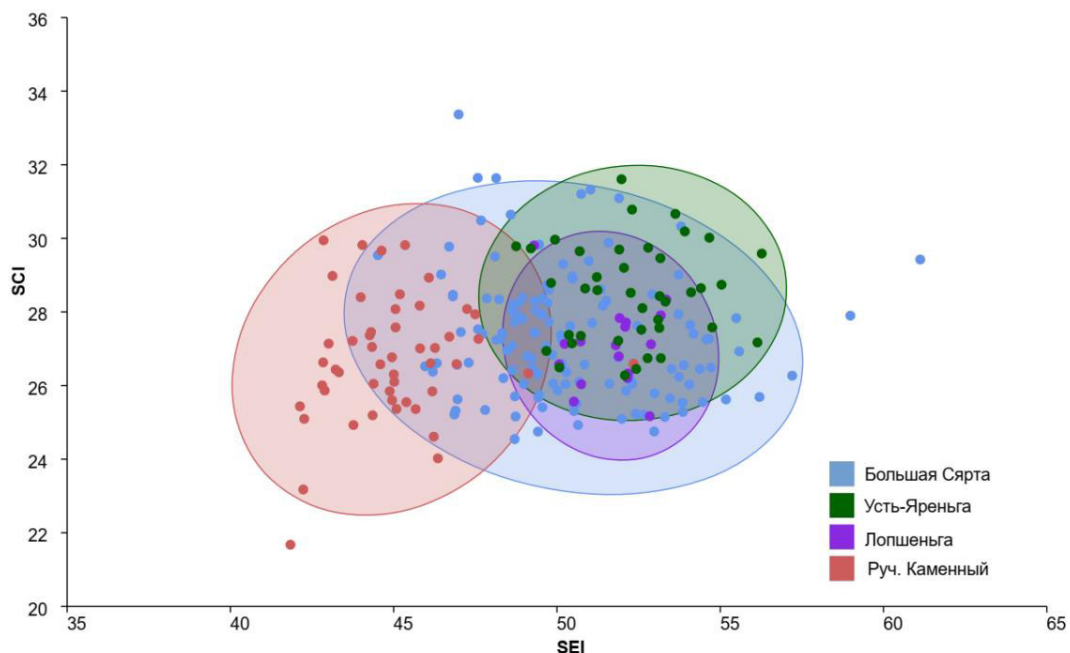


Рисунок 2 – Диаграмма рассеяния, построенная по данным индексов удлинения раковины (SEI) и индексов выпуклости раковины (SCI) для популяций *M. margaritifera* из рек Большая Сярта, Усть-Яреньга, Лопшеньга и ручья Каменный

В целом, на основании полученных результатов, можно сказать, что популяции *M. margaritifera* из рек Лопшеньга, Усть-Яреньга и Большая Сярта являются достаточно жизнеспособными за счет присутствия необходимой доли молодых особей, но с низкой средней плотностью. Популяция из ручья Каменный является стареющей и требует особых экологических мероприятий. Часть популяций жемчужниц находится в границах национального парка «Онежское Поморье», что позволяет обеспечить им требуемую охрану, тем не менее, необходимым остается мониторинг и изучение (особенно на территориях за пределами ООПТ) для оценки их воспроизводства, и выявления возможных негативных факторов.

Исследования проведены при финансовой поддержке РНФ, проект № 23-24-10028 «Рыбы-хозяева охраняемого вида пресноводных двустворчатых моллюсков жемчужницы европейской *Margaritifera margaritifera* (Linnaeus, 1758) в реках Национального парка «Онежское Поморье», а также в рамках выполнения госзадания по теме «Филогеомика,

эволюционная биогеография и систематика пресноводных моллюсков и ассоциированных с ними гидробионтов (паразитов и комменсалов) в центрах эндемизма», № гос. регистрации 1021063012532-0. Благодарность выражается отделу охраны национального парка «Кенозерский» за участие и помощь в проведении полевых работ.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

- Беспалая Ю.В., Болотов И.Н. 2010. Жемчуг и жемчужница в Архангельской области. *Вестник Поморского ун-та*, 3(1): 30-35.
- Беспалая Ю.В., Болотов И.Н., Махров А.А., Дворянкин Г.А., Усачёва О.В., Соколова С.Е. 2012. Состояние популяции жемчужницы европейской *Margaritifera margaritifera* (L.) (Mollusca, Margaritiferidae) в р. Коже (бассейн р. Онеги, Европейский Север России). *Arctic Environmental Research*, 1: 1-7.
- Вихрев И.В. 2016. Состояние популяций европейской жемчужницы *Margaritifera margaritifera* (L., 1758) (Mollusca, Margaritiferidae) в малых лососевых реках на восточной окраине Фенноскандии. *Международный журнал прикладных и фундаментальных исследований*, 11(6): 1086-1090.
- Волков А. Е., Волкова Е. В. 2017. Предварительные результаты исследования популяций европейской жемчужницы ручьев бассейна реки Лопшеньга на Онежском полуострове Архангельской области. *Известия РАН. Серия биологическая*, 1: 19-13.
- Зюганов В. В., Зотин А. А., Третьяков В. А. 1993. *Жемчужницы и их связь с лососевыми рыбами*. Ин-т биологии развития РАН, Москва, 133 с.
- Красная книга Архангельской области*. 2020. О.В. Аксенова и др., Правительство Арханг. обл. и др.; редкол.: В.В. Ануфриев и др. Сев. (Арктич.) федер. ун-т, Архангельск, 490 с.
- Bespalaya Yu. V., Bolotov I. N., Makhrov A. A. 2007. State of the population of the European pearl mussel *Margaritifera margaritifera* (L.) (Mollusca, Margaritiferidae) at the northeastern boundary of its range (Solza river, White Sea Basin). *Russian Journal of Ecology*, 38(3): 204–211. DOI:10.1134/S1067413607030095
- Bolotov I.N., Makhrov A.A., Gofarov M.Y., Aksenova O. V., Aspholm P. E., Bespalaya Yu. V., Kabakov M. B., Kolosova Yu. S., Kondakov A. V., Ofenböck T., Ostrovsky A. N., Popov I. Yu., von Proschwitz T., Rudzite M., Rudzitis M., Sokolova S. E., Valovirta I., Vikhrev I. V., Vinarski M. V., Zotin A.A. 2018. Climate Warming as a Possible Trigger of Keystone Mussel Population Decline in Oligotrophic Rivers at the Continental Scale. *Sci. Rep.*, 8: 35. DOI:10.1038/s41598-017-18873-y
- Simeone D., Tagliaro C.H., Lima J.O., Beasley C. R. 2022. Relative importance of the environment and sexual dimorphism in determining shell shape in the Amazonian freshwater mussel *Castalia ambigua* (Unionida: Hyriidae) along a hydrological gradient. *Zoomorphology*, 141: 233–243. DOI:10.1007/s00435-022-00562-8
- Young M. R., Cosgrove P. J., Hastie L., Henniger B., 2001. A standardised method for assessing the status of freshwater mussels in clear, shallow rivers. *Journal of Molluscan Studies*, 67: 395–405. DOI:10.1093/mollus/67.3.395
- Zieritz A., Aldridge D.C. 2009. Identification of ecophenotypic trends within three European freshwater mussel species (Bivalvia: Unionoida) using traditional and modern morphometric techniques. *Biological Journal of the Linnean Society*, 98: 814–825. DOI:10.1111/j.1095-8312.2009.01329.x
- Zieritz A., Aldridge D.C. 2011. Sexual, habitat-constrained and parasite-induced dimorphism in the shell of a freshwater mussel (*Anodonta anatina*, Unionidae). *J Morphol*, 272(11): 1365–75. DOI:10.1002/jmor.10990.

RESEARCH RESULTS OF FRESHWATER PEARL MUSSEL
MARGARITIFERA MARGARITIFERA ON THE ONEGA PENINSULA

E.S. Konopleva¹, I.V. Vikhrev¹, O.A. Chelpanovskaya¹, G.A. Dvoryankin^{1,2}, P.A. Futoran^{1,2}

¹*N. Laverov Federal Center for Integrated Arctic Research, the Ural Branch of Russian Academy of Sciences, Arkhangelsk, Russia*

²*Kenozersky National Park, Arkhangelsk, Russia*
es.konopleva@gmail.com

Keywords: Margaritifera margaritifera, Onega Peninsula, protected species, morphometric indexes

Abstract: Watercourses of the Onega Peninsula were surveyed for the colonies of freshwater pearl mussel *Margaritifera margaritifera*. Viable colonies were found only in three river basins, i.e. Bol'shaya Syarta, Lopshen'ga (including the Kamenny stream) and Ust'-Yaren'ga. We assessed population density of these populations, as well as analysed the size composition and morphometric indexes.

**МОРФО-ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ АДАПТАЦИИ ДВУСТВОРЧАТЫХ
МОЛЛЮСКОВ К ХЕМОСИМБИОТИЧЕСКОМУ ОБРАЗУ ЖИЗНИ**

Е.М. Крылова

Институт океанологии им. П.П. Ширшова РАН (ИО РАН), Москва, Россия
elenamkr@mail.ru

Ключевые слова: Pliocardiinae, Bathymodiolinae, восстановительные биотопы, хемоавтотрофные бактерии

История изучения хемосимбиотической фауны тесно связана с ярким событием современной океанологии – открытием глубоководных экосистем, существующих на основе энергии окисления химических соединений. Функцию продуцентов в этих экосистемах выполняют свободноживущие и симбиотические бактерии, создающие органическое вещество в процессе хемосинтеза. Первыми в ряду глубоководных сообществ, живущих за счет хемосинтеза, были описаны сообщества гидротермальных выходов, обнаруженные в 1977 году в Галапагосском рифте на глубине около 2500 м (Corliss, Ballard, 1977). Среди доминирующих животных были отмечены новые виды двустворчатых моллюсков, позднее описанные как *Turneroconcha magnifica* (Boss, Turner, 1980) и *Bathymodiolus thermophilus* Kenk, B.R.Wilson, 1985, и ставшие одними из символов открытия гидротерм. Вскоре последовали сообщения о новых находениях гидротермальных и холодных метановых выходов на дне океана. Одним их наиболее характерных элементов фауны этих районов были двустворчатые моллюски, живущие в симбиозе с хемоавтотрофными бактериями и получающие от них питание. Несмотря на потенциально токсичную среду, отличающуюся дефицитом кислорода и высоким уровнем содержания сульфидов, метана и тяжелых металлов, моллюски образовывали плотные поселения биомассой до 29 кг/м² (Stecher et al., 2003). Помимо районов гидротерм и метановых выходов хемосимбиотические двустворчатые моллюски встречены в богатых органикой зонах, таких как скопления разлагающейся растительности, останки китовых туш, мангровые заросли или места сброса сточных вод. Общая особенность этих биотопов заключается в повышенных концентрациях восстановленных соединений в осадке (H₂S, CH₄, S₂O₃, H₂ и др.), что является предпосылкой для бактериального хемосинтеза (Dubilier et al., 2008).

Число известных хемосимбиотических двустворчатых моллюсков постоянно увеличивается; уже отмечено десять современных семейств, в состав которых входят виды, живущие в симбиозе с хемоавтотрофными бактериями: Solemyidae, Nucinelidae, Mytilidae, Propeamussidae, Lucinidae, Thyasiridae, Basterotiidae, Lasaeidae, Teredinidae и Vesicomidae (Krylova, Sahling, 2010; Taylor, Glover, 2010; Oliver, 2013; Oliver et al., 2013; Distel et al., 2017; Krylova et al., 2018; Lin et al., 2023).

Доля хемосимбиотических видов в разных семействах различна. Так, в пределах Solemyidae и Lucinidae все известные виды живут за счет хемосимбиоза; семейства Mytilidae и Vesicomidae представлены хемосимбиотрофными подсемействами, Bathymodiolinae и Pliocardiinae, соответственно; у остальных семейств хемосимбиотрофия встречается в отдельных родах или видах. По филогенетическим, экологическим, физиологическим, морфологическим параметрам хемосимбиотрофные двустворки очень разнообразны. Возраст установления хемосинтетической симбиотрофии варьирует предположительно от ордовика (Solemyidae) до эоцена (Bathymodiolinae и Pliocardiinae) (Kiel, 2010; Oliver, Taylor, 2012). У всех двустворчатых моллюсков в симбиотрофии задействованы сульфид-окисляющие бактерии; кроме того, у батимодиолин описан симбиоз с метан- и водород-окисляющими бактериями, причем симбионты с различным типом метаболизма могут сосуществовать в одних и тех же клетках организма хозяина (Distel et al., 1995). Степень физиологической интеграции хозяина и бактерий различается у разных групп. У Solemyidae и Pliocardiinae бактерии передаются потомству от материнских особей через яйцеклетки (Ikuta et al., 2016), у Lucinidae и Bathymodiolinae симбионты проникают в организм моллюска на ранних стадиях развития из среды (Laming et al., 2015). По типу расположения бактерии могут быть внутриклеточными (эндосимбионты) или располагаться на поверхности клетки (эктосимбионты). На генетическом уровне симбиотические отношения могут проявляться в редукции у бактерий части генов (Kuwahara et al., 2007) и включении бактериальных генов в геном моллюска (Ip et al., 2021).

Семейства хемосимбиотических моллюсков относятся к разным крупным таксонам класса Bivalvia, что предполагает морфо-анатомические различия между ними. Тем не менее, можно выделить общие черты и сходные направления в изменениях структур, задействованных в функционировании бактериального симбиоза. Во-первых, у всех исследованных двустворок хемоавтотрофные бактерии располагаются в тканях жабр. Жаберные филламенты имеют абфронтальные выросты, так называемые септы, состоящие из бактериоцитов, заполняющие пространство между нисходящей и восходящей ламеллами полужабр. Можно выделить два основных типа строения септ: 1) состоящие из одного слоя бактериоцитов, расположенных в одной плоскости (Рис. 1А); 2) состоящие из ряда трубок, стенки которых сложены из бактериоцитов (Рис. 1В). Сложная структура жаберных септ, состоящих из трубок, встречается у представителей трех разных семейств, представляя пример параллельного изменения жабр: Thyasiridae, Lucinidae и Vesicomidae (Krylova et al., 2010; Taylor, Glover, 2010; Oliver, 2014). Предполагается, что такой тип структуры септ обеспечивает максимальное число бактериоцитов при сохранении возможности снабжения их сульфидом и кислородом. У многих семейств симбиотрофных двустворок наблюдается тенденция к редукции наружной полужабры; если у везикомиид и тиасирид только несколько родов не имеют наружной полужабры, то для люцинид этот признак распространяется на все семейство.

Во-вторых, у хемосимбиотических моллюсков происходит уменьшение длины и объема пищеварительного тракта и снижение уровня морфологической дифференциации отдельных органов пищеварительной системы (Le Pennec et al., 1995). В пределах семейства везикомиид можно проследить тенденцию к уменьшению числа петель кишки; пищеварительный тракт у некоторых родов выглядит как тонкая прямая трубка с небольшим утолщением на месте пищеварительной камеры (=желудка) (Krylova et al., 2010). Среди Solemyidae и Nucinelidae происходит редукция пищеварительного тракта до практически полного его исчезновения у некоторых видов (Кузнецов, Шилейко, 1984). В-третьих, организация тока воды через

мантийную полость в потенциально токсичных и быстро меняющихся условиях требует хорошего развития органов чувств на краях мантии и сифонов. У видов *Solemyidae*, *Nucinellidae*, *Lucinidae* и *Pliocardinae* имеются хорошо развитые чувствительные щупальцы и папиллы вокруг сифонов и по краям мантии. У пλιοкардиин во вводных сифонах часто развиты внутренние клапаны, в том числе в виде древовидных структур, имеющих многочисленные отростки, которые препятствуют попаданию мягкого осадка, на котором обычно живут пλιοкардиины, в мантийную полость (Рис. 2) (Krylova, Janssen, 2006).

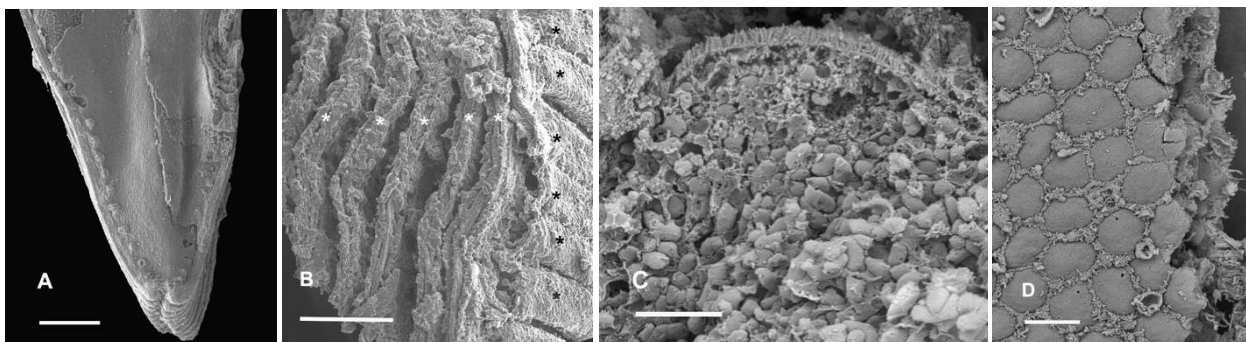


Рисунок 1 – **A-D**, детали жабр некоторых видов *Pliocardinae* (*Vesicomysidae*): **A**, *Calyptogena pacifica*, межламеллярная септа, состоящая из слоя бактериоцитов, разлом жабры во фронтальной плоскости; **B**, *Abyssogena phaseoliformis*, межламеллярная септа в виде трубок, стенки которых состоят из бактериоцитов (белые звездочки – жаберные филаменты, черные звездочки – трубки); **C-D**, *Laubiericoncha tyriamae*, **C**, поперечный разлом одного бактериоцита, видны многочисленные бактерии; **D**, межламеллярная септа, видны контуры бактериоцитов. Масштаб: **A**, 200 мкм, **B**, 150 мкм, **C**, 5 мкм, **D**, 20 мкм.



Рисунок 2 – **A**, ‘*Ectenagena*’ *extenta* в природе; залив Монтерей, 3041 м; **B**, сифоны крупным планом, вид сзади (фото MBARI); длина моллюсков около 20 см.

Одна из проблем, связанных с поддержанием симбиоза с хемоавтотрофными бактериями, которую приходится решать моллюскам, это одновременное снабжение симбионтов восстановленными соединениями и кислородом. Источники этих ресурсов пространственно разнесены: восстановленные соединения обычно находится в осадке, а кислород – в воде над осадком. Как одно из решений этой проблемы, можно наблюдать экстремальное удлинение раковины у моллюсков, происходящее параллельно в различных семействах и родах, позволяющее помещать переднюю часть тела и ногу в осадок, богатый восстановленными соединениями, а воду, несущую кислород, забирать через сифон задней части раковины (Рис. 2). Интересно, что такое решение характерно не только для современных батиомодиолин и пλιοкардиин, но и для девонского рода *Ataviconcha* из ныне вымершего семейства *Modiomorphidae*, обитающего в районах выходов метана (Hryniewicz et

al., 2017). Проблему одновременного доступа к восстановительным соединениям и кислороду солемииды и тиразириды решают за счет построения нор, в которых имеются разнонаправленные участки: в глубину осадка для доступа к сульфидам, и на поверхность осадка – для воды, обогащенной кислородом.

Распространение бактериальной хемосимбиотрофии в разных филогенетических ветвях класса двустворчатых моллюсков предполагает, что этот образ жизни возникал в пределах класса неоднократно и независимо друг от друга. В настоящее время наиболее успешными группами по уровню таксономического и морфологического разнообразия, числу типов освоенных восстановительных биотопов и численности поселений являются батимодиолины (Mutilidae) и плиокардиины (Vesicomidae).

Работа выполнена при поддержке гранта Российского научного фонда N 24-27-00242.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

- Кузнецов А.П., Шилейко А.А. 1984. О бескишечных Protobranchia (Bivalvia). *Биологические науки*, 2: 39–49.
- Corliss, J. B., & Ballard, R. D. 1977. Oasis of life in the cold abyss. *National Geographic Magazine*, 152: 441–453.
- Distel D.L., Altamia M.A., Lin Z., Shipway J.R., Han A., Forteza I., Antemano R., Peñaflo Limbaco G.J., Tebo A.G., Dechavez R., Albano J., Rosenberg G., Concepcion G.P., Schmidt E.W., Haygood M.G. 2017. Discovery of chemoautotrophic symbiosis in the giant shipworm *Kuphus polythalamia* (Bivalvia: Teredinidae) extends wooden-steps theory. *Proceedings of the National Academy of Science*, 114: E3652–E3658.
- Distel D. L., Lee H. K.-W., Cavanaugh C. M. 1995. Intracellular coexistence of methano- and thioautotrophic bacteria in a hydrothermal vent mussel. *Proceedings of the National Academy of Science*, 92: 9598–9602.
- Dubilier N., Bergin C., Lott C. 2008. Symbiotic diversity in marine animals: the art of harnessing chemosynthesis. *Nature Reviews Microbiology*, 6: 725–740.
- Hryniewicz K., Jakubowicz M., Belka Z., Dopieralska J., Kaim A. 2017. New bivalves from a Middle Devonian methane seep in Morocco: the oldest record of repetitive shell morphologies among some seep bivalve molluscs. *Journal of Systematic Palaeontology*, 15: 19–41.
- Ikuta T, Igawa K, Tame A, Kuroiwa T, Kuroiwa H, Aoki Y, Takaki Y, Nagai Y, Ozawa G, Yamamoto M, et al. 2016. Surfing the vegetal pole in a small population: extracellular vertical transmission of an ‘intracellular’ deep-sea clam symbiont. *Royal Society Open Science*, 3:160130.
- Ip J. C.-H., Xu T., Sun J., Li R., Chen C., Lan Y., Han, Z., Zhang H., Wei J., Wang H., Tao J., Cai Z., Qian P.-Y., Qiu J.-W. 2021. Host–endosymbiont genome integration in a deep-sea chemosymbiotic clam. *Molecular Biology and Evolution*, 38: 502–518. <https://doi.org/10.1093/molbev/msaa241>
- Kiel S. 2010. The fossil record of vent and seep mollusks. In S. Kiel (Ed.). *The vent and seep biota, Topics in Geobiology*, 33: 255–277.
- Krylova E.M., Janssen R. 2006. Vesicomidae from Edison Seamount (South Western Pacific: Papua New Guinea: New Ireland fore-arc basin) (Bivalvia: Glossoidea). *Archiv für Molluskenkunde*, 135 (2): 233–263.
- Krylova E.M., Sahling H. 2010. Vesicomidae (Bivalvia): Current Taxonomy and Distribution. *PLoS ONE*, 5: e9957. doi:10.1371/journal.pone.0009957
- Krylova E.M., Sahling H., Borowski C. 2018. Resolving the status of the families Vesicomidae and Kelliellidae (Bivalvia: Venerida), with notes on their ecology. *Journal of Molluscan Studies*, V. 84, 1: 69–91. doi:10.1093/mollus/eyx050
- Krylova, E.M., Sahling, H., Janssen, R. 2010. *Abyssogena*: a new genus of the family Vesicomidae (Bivalvia) from deep water vents and seeps. 10.1093/mollus/eyp052. *Journal of Molluscan Studies*, 76:107–132.

- Kuwahara H., Yoshida T., Takaki Y., Shimamura S., Nishi S., Harada M., Matsuyama K., Takishita K., Kawato M., Uematsu K., Fujiwara Y., Sato T., Kato C., Kitagawa M., Kato I., Maruyama T. 2007. Reduced genome of the thioautotrophic intracellular symbiont in a deep-sea clam, *Calyptogena okutanii*. *Current Biology*, 17: 881–886.
- Laming S. R., Duperron S., Gaudron S.M., Hilário A., Cunha M. R. 2015. Adapted to change: The rapid development of symbiosis in newly settled, fast-maturing chemosymbiotic mussels in the deep sea. *Marine Environmental Research*, 112: 100–112.
- Le Pennec M., Beninger P.G., Herry A. 1995. Feeding and digestive adaptations of bivalve molluscs to sulphide-rich habitats. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 111A: 183–189.
- Lin Y.-T., Ip J. C.-H., He X., Gao Z.-M., Perez M., Xu T., Sun J., Qian P.-Y., Qiu J.-W. 2023. Scallop-bacteria symbiosis from the deep sea reveals strong genomic coupling in the absence of cellular integration. *The ISME Journal*, 18: wrac048.
- Oliver G. 2013. Description of *Atopomya dolobrata* gen. et sp. nov.: first record of bacterial symbiosis in the Saxicavellinae (Bivalvia). *Journal of Conchology*, 41: 359–367.
- Oliver, P. G. (2014). "“TUBULAR GILLS” Extreme gill modification in the Thyasiroidea with the description of *Ochetoctena tomasi* gen. et sp. nov. (Bivalvia: Thyasiroidea). *Zoosystematics and Evolution*, 90: 121–132.
- Oliver P. G., Southward E.C., Dando P.R. 2013. Bacterial symbiosis in *Syssitomya pourtalesiana* Oliver, 2012 (Galeommatoidea, Montacutidae), a bivalve commensal with the deep-sea echinoid *Pourtalesia*. *Journal of Molluscan Studies*, 79: 30–41.
- Oliver P. G., Taylor J.D. 2012. Bacterial symbiosis in the Nucinellidae (Bivalvia: Solemyida) with descriptions of two new species. *Journal of Molluscan Studies*, 78: 81–91.
- Stecher J., Tunnicliffe V., Türkay M. 2003. Population characteristics of abundant bivalves (Mollusca, Vesicomidae) at a sulphide-rich seafloor site near Lihir Island, Papua New Guinea. *Canadian Journal of Zoology*, 81:1815–1824.
- Taylor J.D., Glover E.A. 2006. Lucinidae (Bivalvia) – the most diverse group of chemosymbiotic molluscs. *Zoological Journal of Linnean Society*, 148: 421–438.
- Taylor J.D., Glover E.A. 2010. Chemosymbiotic bivalves. In: Kiel S. (ed.). *The Vent and Seep Biota, Topics in Geobiology*, 33: 107–135.

MORPHO-FUNCTIONAL ADAPTATIONS OF CHEMOSYMBIOTIC BIVALVE MOLLUSCS

E.M. Krylova

Shirshov Institute of Oceanology, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia
elenamkr@mail.ru

Keywords: Pliocardiinae, Bathymodiolinae, reducing biotopes, chemoautotrophic symbiotic bacteria

Abstract: Chemosymbiotic oceanic fauna, including bivalve molluscs, has received attention after the discovery of deep-sea hydrothermal vent and methane seep communities. To date, the number of bivalve families containing chemosymbiotic species has reached ten: Solemyidae, Nucinellidae, Mytilidae, Propeamussidae, Lucinidae, Thyasiridae, Basterotiidae, Lasaeidae, Teredinidae and Vesicomidae. Chemosymbiotic bivalve molluscs are diverse phylogenetically, ecologically, physiologically and morphologically, and live in reducing biotopes of different types. Common adaptive trends related to the chemosymbiosis are exhibited in modifications of gills and digestive system. Sensory organs at the mantle margin and siphons and ways to access both reduced compounds and oxygenated water are discussed.

ВЛИЯНИЕ ИНВАЗИИ *DREISSENA POLYMORPHA* (PALLAS,1771) НА НАТИВНЫЕ ВИДЫ МОЛЛЮСКОВ СЕМ. UNIONIDAE В НАРОЧАНСКИХ ОЗЁРАХ (РЕСПУБЛИКА БЕЛАРУСЬ)

Д.В. Крюк

Белорусский государственный университет, Минск, Беларусь

KrukDV@bsu.by

Ключевые слова: *Dreissena polymorpha*, биологические инвазии, Нарочанские озёра, восстановление популяции

Проблема биологических инвазий является одной из серьёзнейших проблем современности, поскольку угрожает сохранению биоразнообразия и стабильному течению функционирования экосистем. Несмотря на растущее внимание к этой проблеме, её масштабы не уменьшаются, а растут, в результате глобального потепления, развития логистических сетей и многих других событий. Моллюск-фильтратор *Dreissena polymorpha* Pallas (1771), считается одним из самых опасных и наиболее экологически агрессивных инвазивных видов в мире. Изначально дрейссена обитала в морской воде, но адаптировалась к жизни в пресной воде, что способствовало её распространению по Евразии и в мире. Только в течение XX века дрейссена проникла из своего нативного ареала в Понто-Каспийском регионе в большую часть водоёмов Европы и Северной Америки. После формирования популяций с высокими значениями численности, дрейссена как активный фильтратор, ведущий прикрепленный образ жизни, оказывает существенное влияние на всю экосистему, в том числе на нативные виды моллюсков, которые дрейссена использует в качестве субстрата для своего развития (Mayer et al., 2014). В случае обильного обрастания дрейссеной раковин унионид последние теряют подвижность, вплоть до потери возможности открывать и закрывать раковину, что часто приводит к потере способности к фильтрации, за чем часто следует гибель моллюска-хозяина. Если прикрепление дрейссены произошло в достаточно раннем возрасте и не привело к гибели обросшего моллюска, может происходить деформация его раковины в процессе роста, однако чаще всего сильно обросшие особи крупных двустворок погибают.

Настоящее исследование касается влияния, оказываемого дрейссеной на унионид в Нарочанских озёрах. Интерес к исследованиям этого вопроса практически совпал с началом инвазии дрейссены в озера. Благодаря высокой исторической, экологической и рекреационной значимости Нарочанских озёр ещё до момента вселения дрейссены эти озёра находились под тщательным наблюдением. Практически с самого начала вселения дрейссены в Нарочанские озёра идёт изучение процесса вторжения и развития популяции в экосистеме. Наблюдение за дрейссеной в озёрах Баторино, Мясстро и Нарочь ведётся практически с момента появления дрейссены в этих озёрах. В Нарочи – самом крупном водоеме республики Беларусь – дрейссена впервые была зарегистрирована в конце 1980-х гг. (по некоторым данным дрейссена обнаруживалась с 1985–1986 гг.). Однако в озере Баторино, куда дрейссена вселилась раньше всего из изучаемых озёр, факт инвазии был установлен, когда популяция уже достигла больших значений численности. По косвенным признакам установлено, что в озеро Баторино дрейссена вселилась на 8 – 10 лет раньше её обнаружения во время масштабной подводной съёмки, которая была проведена сотрудниками биологического факультета в 1993 году. С тех пор ведутся регулярные наблюдения за состоянием бентофауны в целом и популяции дрейссены в частности (Водные ресурсы; Каратаеў, 2005).

Следует дать некоторую информацию об особенностях экосистемы Нарочанских озёр. На рисунке 1 изображена схема расположения крупнейших Нарочанских озёр. Все они соединены между собой.

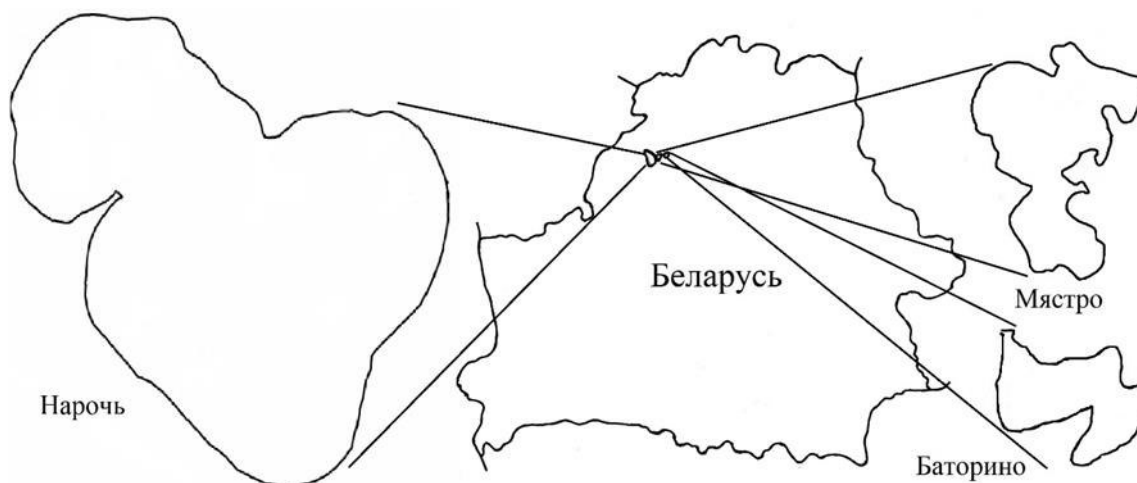


Рисунок 1 – Нарочанские озёра

Гидроэкологические характеристики Нарочанских озёр существенно различаются от озера к озеру. Основными лимитирующими факторами можно считать тип субстрата, трофность водоёма (в частности содержание растворённого и взвешенного вещества), рН, минерализацию, содержание кислорода, конкуренцию и поедание позвоночными. В связи с этим меняющиеся гидрохимические и гидроэкологические показатели в озёрах, изменяющиеся со временем, так же оказывают влияние на развитие популяций дрейссены в Нарочанских озёрах. Озеро Нарочь имеет статус мезотрофного с признаками олиготрофности, озёра Мястро и Баторино мезотрофные (Водные ресурсы).

Развитие популяций унионид в озёрах Нарочь, Мястро и Баторино со времени вселения дрейссены происходит по-разному. Описание развития будет приведено в том же порядке, в каком происходило вселение дрейссены. От озера Баторино к озеру Нарочь.

Поскольку в озеро Баторино дрейссена вселилась раньше всего из трёх крупнейших озёр Нарочанской группы, численность популяции стабилизировалась там раньше всего. Факт вселения дрейссены в Баторино был установлен к тому моменту, когда популяция уже достигла достаточно высоких значений численности, то есть, когда популяция уже некоторое время развивалась в озере. К 1993 г. судя по всему популяция дрейссены в озере Баторино уже стабилизировалась, её численность была невысокой, относительно озёр Мястро и Нарочь в это же время, однако оказалась достаточно значительной и достигала 252 экз./м². С тех пор до исследований, проведённых в 2018 году, униониды в озере Баторино практически не встречались. В настоящее время из-за сильной заиленности дна дрейссена может развиваться в озере Баторино в основном только на макрофитах. Из-за различий в образе жизни (взрослые особи дрейссены не имеют способности передвигаться) униониды могут обитать зарываясь в заиленный песок и существовать с меньшим риском стать субстратом для дрейссены и погибнуть из-за ограничения подвижности раковины (Каратаеў, 2005; Burlakova et al., 2006). В 2018 г. В озере Баторино было обнаружено 19 особей унионид на 7 станциях. Небольшое число особей были обнаружены с прикрепленными к ней особями дрейссены, однако обрастания покрывали не более, чем 30 % от поверхности раковины. Средняя численность дрейссены в озере в это время составила 9 экз./м². В 2023 г. в Баторино униониды обнаружены в большом количестве практически по всему побережью. Плотность от 25 до 60 особей на 50 м². Раковины обнаруженных унионид не были покрыты дрейссеной.

В озеро Мястро дрейссена вселилась следующей из озера Баторино. Первые задокументированные находки дрейссены в озере Мястро, датируются 1984 г, однако, первые подробные исследования популяции дрейссены в озере Мястро были проведены только в 1993 г. В это время в озере Мястро были обнаружены 32 особи унионид, 30 из которых были покрыты раковинами дрейссены, однако при этом оставались живыми и степень обрастания дрейссеной была невысокой (от 1 до 23 особей дрейссены на 1 особи унионид) (Каратаеў, 2005; Burlakova et al., 2006).

Далее в июле 2017 г. на четырёх из восьми обследованных станций на озере Мясро были обнаружены униониды. Наибольшее их количество отмечено на станции возле поворота на д. Минчаки, там обнаружено 30 особей. На оставшихся трёх станциях в сумме было обнаружено 4 особи унионид. Степень обрастания обнаруженных унионид дрейссеной в озере Мясро была различной, от 10 % до 100 % от площади поверхности раковины, однако стоит отметить, что наиболее сильно обросшие раковины были обнаружены на станциях с малой численностью унионид, на станции (N 54° 53.203' E 026° 54.056') возле поворота на д. Минчаки раковины унионид не были сильно обросшими дрейссеной. Именно на этой станции среди всех обследованных в 2017 г. литоральных станций численность дрейссены на м² была наименьшей, что вероятно связано с активным движением водных масс, что может создавать неблагоприятные условия для прикрепления личинок дрейссены к субстрату. Средняя численность дрейссены на м² в это время составила 2629 экз./м².

В сентябре 2021 г. В озере Мясро на станции возле поворота на д. Минчаки были обнаружены 10 особей Перловицы вздутой (*Unio tumidus*, Philipsson, 1788) и 2 особи Беззубки утиной (*Anodonta anatina*, Linné, 1758). Принадлежность обнаруженных особей к названным видам подтверждена молекулярно-генетическим анализом. Из 12 обнаруженных особей на двух были обнаружены раковины дрейссены в малом количестве.

В августе 2023 г. на станции возле поворота на д. Минчаки были обнаружены особи унионид, их плотность была близка к плотности при исследованиях в 2021 г. На станциях на противоположной (южной) части озера численность была выше в 2 – 3 раза, а количество живой дрейссены и её пустых раковин было значительно ниже. Вероятно, это связано с особенностями грунта. В северной части возле поворота на д. Минчаки был песчано-каменистый с участками зарослей харовых водорослей, а в южной части грунт песчаный. Вероятно, более активному развитию унионид в южной части озера способствует меньшая плотность дрейссены и тип грунта.

В июле 1990 г. А.Ю. Каратаевым и Л.Е. Бурлаковой были обследованы сборы перловиц и беззубок с 7 станций на озере Нарочь. По данным их сборов в 1990 г. дрейссена встречалась на 60 % обнаруженных раковин унионид. В этот период популяция дрейссены в озере Нарочь находилась на начальной стадии своего развития, за исключением области впадения в озеро Нарочь реки Скема, через которую дрейссена проникла в Нарочь из озера Мясро около 1985 г. Следует отметить, что обросшие раковины встречались на станциях, именно расположенных ближе к реке Скема. Повторное обследование было проведено в 1993 г. К этому времени численность дрейссены в озере Нарочь выросла более чем в 100 раз. Все особи унионид, обнаруженные в 1993 году в озере Нарочь были покрыты толстым слоем дрейссены, что сопровождалось массовой гибелью унионид. В то время из 100 особей унионид, покрытых дрейссеной живыми на момент обнаружения были только 3 особи. Количество особей дрейссены на 1 особь унионид варьировало от 154 экз. до 324 экз. При этом в 1993 г. плотность обрастания раковин уже не зависела от близости расположения станции к участку начала вселения. Средняя плотность дрейссены в этот период в озере Нарочь составила 1202 экз./м² (Каратаеў, 2005; Burlakova et al., 2006).

В 2001 году из 16 обследованных станций униониды были обнаружены на двух станциях. В северо-западной части озера и на косе озера. Обе станции характеризовались относительно низкой плотностью дрейссены. Далее униониды практически не фиксировались в литоральных бентосных пробах при регулярном мониторинге озера Нарочь до 2018 г. Из двадцати станций вдоль всей береговой линии озера, обследованных в тот год, на станции у северного берега малого плёса озера обнаружили 3 особи беззубки. На их раковинах дрейссены обнаружено не было.

В сентябре 2021 года была обследована станция на северо-западном берегу озера Нарочь. Там были обнаружены 10 особей беззубок на площади около 50 м². Из обнаруженных 10 особей только на одной были закреплены особи дрейссены. По морфологическим признакам беззубки были определены как относящиеся к виду Беззубка

лебединая (*Anodonta cygnea*, Linné, 1758), что позже было подтверждено с помощью молекулярно-генетического анализа.

В 2023 году была обследована вся береговая линия озера Нарочь и униониды были обнаружены лишь на двух станциях. Это были станции вблизи водотоков, связывающих озёра Нарочь и Мясро. Плотность унионид составила 6 и 25 особей на 30 м².

Следует отметить, что восстанавливающиеся популяции унионид в озере Нарочь, судя по всему, ещё не стабильны. Выше представлена информация о находках унионид в пробах взятых на озере Нарочь в 2018 году, однако при отборе проб с мелководных станций годом ранее особи унионид не обнаруживались. Аналогичным образом после обнаружения особей беззубок и перловиц в 2021 году в результате повторного осмотра станций в 2022 они не были обнаружены. В этот год были особи *U. pictorum*, *U. tumidus* и *A. anatina* были обнаружены лишь в месте впадения реки Скема в озеро Нарочь, что оставляет возможность того, что моллюски проникли туда из озера Мясро.

Из-за прессинга, оказываемого дрейссеной, униониды не могут успешно развиваться при высоких численностях дрейссены. В озере Нарочь наблюдалось снижение численности унионид в период массового развития в озере дрейссены. На фоне стабилизации популяции дрейссены и снижения её численности в озёрах Нарочь и Мясро популяции унионид начинают восстанавливаться начиная с участков, которые наименее подходят для обитания дрейссены, однако в озере Нарочь процесс восстановления проходит медленно, из чего можно сделать вывод, что могут существовать некоторые факторы кроме наличия дрейссены, не позволяющие популяции унионид быстро расти. Озеро Баторино из-за более сильного заиления донного грунта не подходит для размещения дрейссены на дне, в отличие от унионид, которые способны существовать, зарываясь в илистый песок.

Исследования проведены при финансовой поддержке БРФФИ, проект № Б23М-100 «Оценка восстановительной способности популяций нативных двустворчатых моллюсков сем. Unionidae после вселения Dreissena polymorpha в Нарочанских озёрах».

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

- Водные ресурсы Национального парка «Нарочанский»: Справочник. Под общ. ред. В.С. Люштыка и Т.В. Жуковой. – Минск: Рифтур Принт, 2012. – 128 с. ; ил.
- Burlakova L.E., Karatayev A.Y., Padilla D.K. 2006. Changes in the distribution and abundance of *Dreissena polymorpha* within lakes through time. *Hydrobiologia*, 571: 133-146.
- Каратаеў А. Ю., Бурлакова Л. Я. 2005. Сучасны стан і перспектывы развіцця дрэйсены *Dreissena polymorpha* Pallas у Нарачанскіх азерах. *Вестні АН Беларусі Сер. біол. Наук.*: 95–99.
- Mayer C.M., Burlakova L.E., Eklöv P., Fitzgerald D., Karatayev A.Y., Ludsin S.A., Millard S., Mills E. L., Ostapenya A. P., Rudstam L.G., Zhu B., Zhukova T.V. 2014. Chapter 36. Benthification of freshwater lakes: exotic mussels turning ecosystems upside down. In: Nalepa T.F., Schloesser D.W. (Eds.). *Quagga and Zebra mussels. Biology, impact and control, Second edition*. CRC Press London New York: 575–585.

INFLUENCE OF *DREISSENA POLYMORPHA* (PALLAS,1771) INVASION IN NAROCH LAKES (REPUBLIC OF BELARUS) ON NATIVE BIVALVES OF THE UNIONIDAE FAMILY

D.V. Kruk

Belarusian State University, Minsk, Belarus

KrukDV@bsu.by

Keywords: Dreissena polymorpha, biological invasions, Naroch Lakes, population restoration

Abstract: *Dreissena polymorpha*, Pallas 1771 is a bivalve mollusk that entered the Naroch lakes in the late 80s and has been actively breeding since then in the ecosystem. Actively breeding

Dreissena affects various aspects of the functioning of the ecosystem, including the ability to suppress the development of other bivalve mollusks, using them as a substrate. Long-term studies that were carried out on the Naroch lakes made it possible to reveal that during the period of mass reproduction of zebra mussel, for a decade after the introduction, the number of unionid populations decreased in the lakes Naroch and Myastro. After a decrease in the population density of zebra mussel in these lakes, the number of unionid populations began to recover. The pressure of zebra mussel on unionids in Lake Batorino was not so significant due to the silted bottom unsuitable for zebra mussel.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ И ОСОБЕННОСТИ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ РЕЧНОЙ ЧАШЕЧКИ (*ANCYLUS FLUVIATILIS* O.F. MÜLLER, 1774) В ВОДОТОКАХ СЕВЕРО-ЗАПАДНОГО АЛТАЯ

Д.В. Кузменкин

Государственный природный заповедник «Тигирекский»; Алтайский государственный университет, Россия, Барнаул
kuzmenckin@yandex.ru

Ключевые слова: *Ancylus fluviatilis*, местообитания, экология, Алтай, реки

Речная чашечка (*Ancylus fluviatilis* O.F. Müller, 1774) – редкий для Алтая вид пресноводных моллюсков, являющийся индикатором чистых, богатых кислородом вод. В Алтайском крае расположен самый восточный изолированный участок ареала этого вида, удалённый от восточной границы основной области его распространения на 1,5 тыс. км.

Общее распространение *A. fluviatilis* охватывает Северную Африку, горные районы Ближнего Востока, Европу (кроме северной части), Южный Урал (Soldatenko, Starobogatov, 2004; Mienis, Rittner, 2013; Vinarski, Kantor, 2016). Вид обитает в реках и ручьях на участках с заметным течением на каменистых грунтах, очень редко может встречаться в прибрежной зоне крупных озёр (Stadnichenko, 1990; Khokhutkin, Vinarski, 2013).

Речная чашечка относится к типичным реофилам, она очень требовательна к содержанию растворённого в воде кислорода (Stadnichenko, 1990). Современное воздействие человека на водоёмы, в первую очередь, их загрязнение промышленными и бытовыми стоками, зачастую приводит к сокращению численности или даже локальному исчезновению вида. В Алтайском крае помимо загрязнения водотоков существенным негативным фактором для вида является уничтожение его местообитаний при разработке месторождений россыпного золота. В связи с малочисленностью, изолированностью алтайской части ареала и высоким уровнем антропогенной угрозы речная чашечка внесена в Красную книгу Алтайского края (Irisova, Shapetko, 2016). Всё это определяют актуальность изучения современного распространения и особенностей экологии *A. fluviatilis* в регионе.

Материалом для настоящего сообщения послужили данные гидробиологического мониторинга на водотоках Тигирекского государственного природного заповедника (19 станций) за 2017-2023 гг., а также специальных обследований мест обитания речной чашечки в бассейнах рек Ануй и Каменка (24 станции), проведённых в 2018 и 2023 гг., соответственно. Сбор материала осуществляли в период летне-осенней межени. Всего проанализировано 153 пробы из районов распространения вида. Отбор и обработку проб проводили по стандартным гидробиологическим методикам (Mordukhai-Boltovskoy, 1975); количественные данные обрабатывали в программе Statistica 8.

С момента первого указания речной чашечки для Алтая (Miseyko, 2003) сведения о её распространении постепенно расширялись. К настоящему времени в регионе вид зафиксирован в реках: Чарыш (Чарышский р-н), Иня, Большой и Малый Тигирек,

Воскресенка (Тигирекский заповедник, Краснощёковский р-н), Ануй и Щепета (Солонешенский р-н), в верхнем течении рек Песчаная и Каменка (Алтайский р-н), верховье р. Кокша (Советский р-н). На некоторых участках (среднее течение р. Чарыш) удалось обнаружить только пустые раковины *A. fluviatilis*. Возможно, что раковины попадают сюда с мест обитания вида, расположенных выше по течению. Весь район распространения речной чашечки приурочен к зоне низкогорий Северо-Западного Алтая (Рис. 1); на Предалтайской равнине, как и в зоне высокогорий, вид не отмечен.

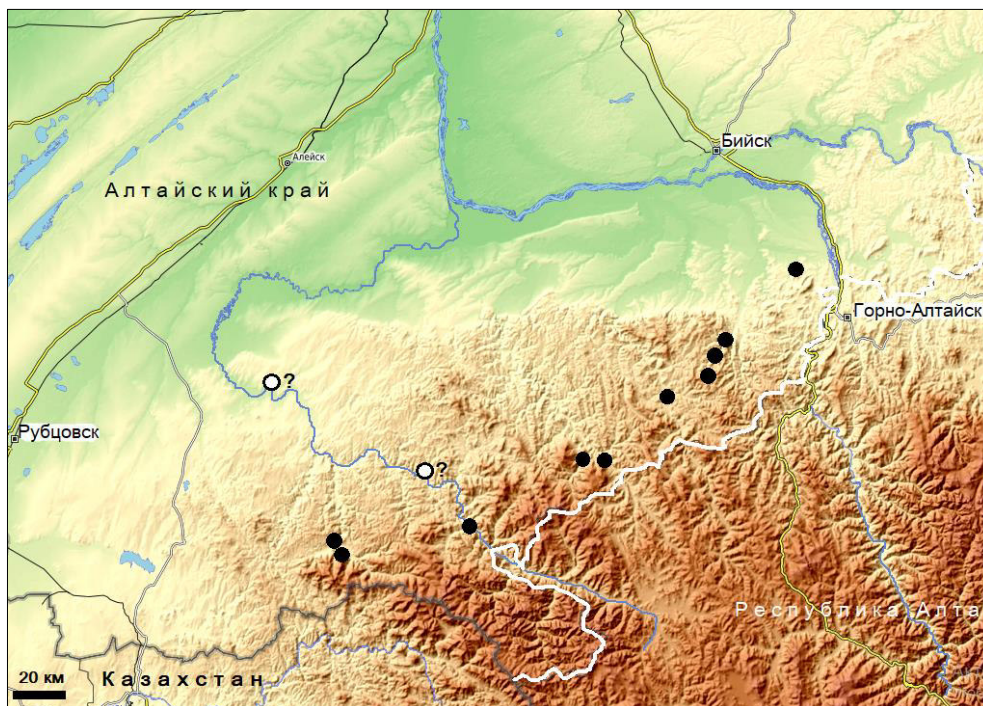


Рисунок 1 – Распространение *A. fluviatilis* в Алтайском регионе. Не закрашенные кружки – точки, где обнаружены только пустые раковины

По результатам наших работ речная чашечка обнаружена в 19 пробах (12 % от общего числа изученных проб) на 14 станциях (33 % от всех станций). В местах, где вид отмечен, он встречается, как правило, единичными экземплярами (средняя численность по району исследования составила 7,4 экз./м.), лишь в верховьях р. Каменки в пределах памятника природы «Долина реки Каменки» его численность может достигать 200 экз./м., что сопоставимо со значениями для горных районов Европы (Stadnichenko, 1990).

Анализ расположения известных местообитаний речной чашечки на Алтае показывает, что они приурочены в основном к средним и крупным горным рекам. Так, на территории Тигирекского заповедника чашечка найдена в р. Иня и её двух основных притоках, но отсутствует в более мелких реках и ручьях. Крупными реками являются Чарыш, Ануй и Песчаная. При этом для Европы как раз наиболее характерно обитание *A. fluviatilis* в ручьях и малых реках (Stadnichenko, 1990). Такое различие, на наш взгляд, обусловлено тем, что в условиях низкогорий Северо-Западного Алтая самые малые водотоки зачастую сильно сокращают сток, либо вовсе пересыхают к концу лета и часто полностью промерзают зимой.

Типичными местообитаниями *A. fluviatilis* являются прибрежные участки с умеренной скоростью течения и каменистыми грунтами с наличием крупных валунов и глыб (Рис. 2).



Рисунок 2 – Типичное местообитание *A. fluviatilis* в условиях Северо-Западного Алтая (верховья р. Каменки, Алтайский район Алтайского края)

Наличие валунов достаточно больших размеров по нашим наблюдениям весьма важно, так оно обеспечивает стабильность субстрата в условиях характерных для горных рек Алтая мощных паводков. Например, в р. Каменка на участках, соседствующих с обильно заселёнными *A. fluviatilis* местообитаниями, где прочие условия (скорость течения, глубина) были сходными, но грунт был представлен мелкой галькой или гравием, чашечка отсутствовала. Хотя известно, что речная чашечка может переносить во время паводков очень высокие скорости течения – до 3 м/с, присасываясь к субстрату (Stadnichenko, 1990), быстро покинуть камень, если его начинает перекачивать по дну, она не способна. Поэтому отсутствие крупных камней можно считать неблагоприятным фактором для этого вида.

В абсолютном большинстве случаев (13 из 14 станций) речная чашечка отмечена в прибрежной зоне рек, и только в самом малом из обследованных водотоков – реке Воскресенке она встречается и в средней части русла. Вероятно, это также связано с упомянутым фактором стабильности субстрата.

Все известные на данный момент находки *A. fluviatilis* в регионе приурочены к участкам водотоков с практически полным отсутствием макрофитов. Максимум здесь могут встречаться единичные экземпляры белокопытника и куртины водяного мха. При этом на самих растениях в ходе исследования речные чашечки ни разу обнаружены не были.

Как видно из рисунка 3, наибольшая плотность поселения *A. fluviatilis* характерна для участков со скоростью течения 0,3–0,4 м/с (в межень), хотя чашечка может встречаться и в небольших заводях, где скорость течения близка к нулю.

По отношению к глубине местообитания у *A. fluviatilis* также имеются своеобразные предпочтения: эти моллюски чаще всего обнаруживались и были наиболее многочисленны на глубинах 0,1–0,2 м (Рис. 3); в ряде случаев они встречены непосредственно около уреза воды. На глубине более 0,4 м вид не отмечен. При этом всё вышесказанное относится именно к глубине, на которой зафиксированы сами особи (часто – это боковая поверхность крупных глыб, выступающих со дна), в целом же глубина участков, которые предпочитает вид, как правило, существенно выше, иногда до 1–1,5 м. Обитание на поверхности крупных

камней и глыб, лежащих на относительно глубоких участках, позволяет моллюскам избегать обсыхания при падении уровня воды во время межени.

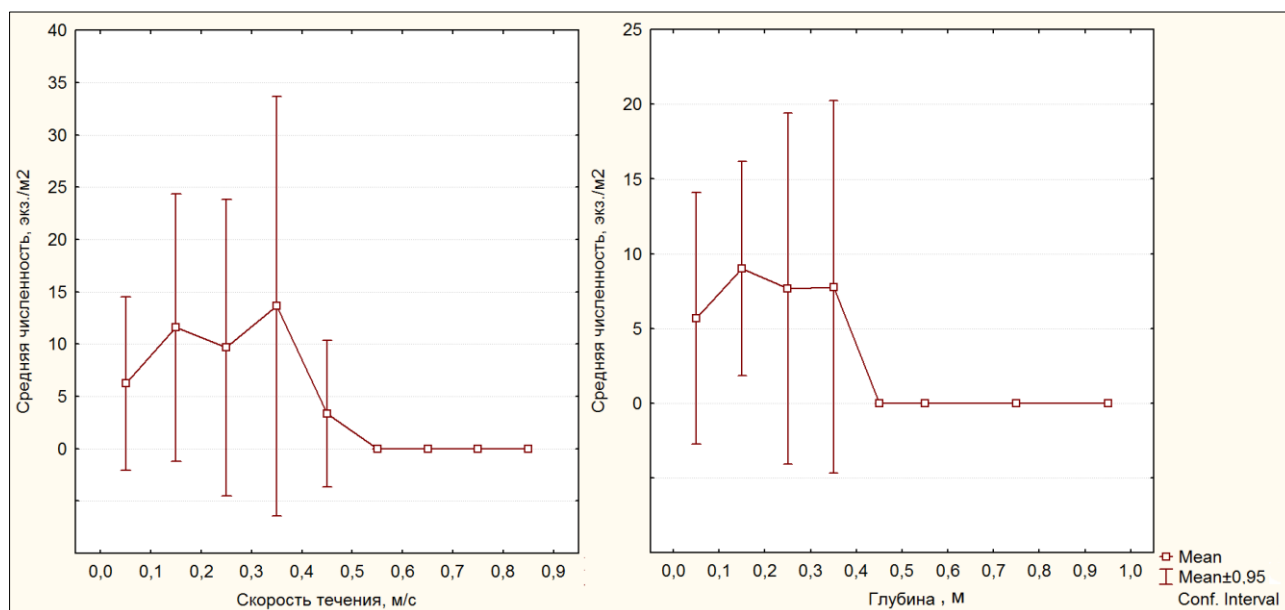


Рисунок 3 – Связь средней численности *A. fluviatilis* в исследованных местообитаниях со скоростью течения и глубиной

Таким образом, биотопическая приуроченность речной чашечки в условиях Алтая, хотя в целом и соответствует литературным данным, основанным на исследованиях в других регионах, имеет ряд особенностей, определяемых спецификой гидрологического режима местных водотоков.

В завершение необходимо несколько слов сказать об охране вида. В Красной книге Алтайского края (Irisova, Shapetko, 2016) *A. fluviatilis* имеет III категорию: «редкий вид со спорадичным распространением». Значительная часть из зафиксированных на Северо-Западном Алтае точек обитания речной чашечки располагается в пределах особо охраняемых природных территорий: Тигирекского государственного природного заповедника, Чинетинского природного заказника регионального значения, регионального памятника природы «Долина реки Каменки». Тем не менее, это не снимает угрозы для многих популяций *A. fluviatilis*.

Зачастую места обитания речной чашечки совпадают с участками расположения месторождений россыпного золота, активная добыча которого ведётся в регионе. Так, часть местообитаний *A. fluviatilis* в р. Ануй и её притоках уже уничтожена в ходе такой добычи.

В 2022 г. была выдана лицензия на разработку русла р. Каменки в целях добычи россыпного золота, на участке выше по течению от существующего памятника природы. В 2023 г. в ходе обследования этого участка реки нами на 8 из 15 заложённых учётных площадок были выявлены местообитания речной чашечки, плотность поселения которой здесь составила от 17 до 133 экз./м², а общая площадь пригодных местообитаний была оценена в 7000 м². По-видимому, в р. Каменка обитает самая многочисленная популяция речной чашечки из известных на Алтае к сегодняшнему дню. В связи с наличием охраняемого статуса у *A. fluviatilis*, а также присутствием в пойме р. Каменки на участке предполагаемой разработки недр других видов, охраняемых на региональном и федеральном уровне, проект добычи на данный момент приостановлен, но угроза для этой популяции речной чашечки сохраняется.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

- Khokhutkin I.M., Vinarski M.V. 2013. *Molluscs of the Urals and the adjacent areas. The family Acroloxidae, Physidae, Planorbidae (Gastropoda, Pulmonata, Lymnaeiformes). Part 2.* Goshchitskiy Publishers, Eekaterinburg, 184 p. [In Russian].
- Irisova N.L., Shapetko E.V. (Eds.). 2016. *The Red Data Book of the Altai Territory. Vol. 2: Rare and endangered species of animals.* Publishing house of the Altai State University, Barnaul, 312 p. [In Russian].
- Mienis H.K., Rittner O. 2013. On the distribution and status of the River limpet *Ancylus fluviatilis* O.F. Müller, 1774 (Mollusca, Gastropoda, Planorbidae) in Israel // *MalaCo*, 9: 460-462.
- Miseyko G.N. 2003. *Zoocenoses of different types of water bodies in the south of Western Siberia: Biodiversity, bioproductivity, role in the environmental monitoring system.* Az Buka, Barnaul, 204 p. [In Russian].
- Mordukhai-Boltovskoy F.D. (Ed.) 1975. *Methods of studying biogeocenoses of inland reservoirs.* Nauka, Moscow, 240 p. [In Russian].
- Soldatenko E.V., Starobogatov Ya.I. 2004. Genus *Ancylus* Müller, 1774 (Gastropoda Planorbidae). *Ruthenica, Russian Malacological Journal*, 14(1): 37–56 [In Russian].
- Stadnichenko A.P. 1990. *Fauna of Ukraine: Vol. 29: Molluscs: Iss. 4: Lymnaeiformes (Physidae, Bulinidae, Planornidae).* Naukova Dumka, Kiev, 292 p. [In Russian].
- Vinarski M.V., Kantor Yu.I. 2016. *Analytical catalogue of fresh and brackish water molluscs of Russia and adjacent countries.* A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution of Russian Academy of Science, Moscow, 544 p.

DISTRIBUTION AND FEATURES OF DISPERSION OF THE RIVER LIMPET (*ANCYLUS FLUVIATILIS* O.F. MÜLLER, 1774) IN WATERCOURSES OF THE NORTH-WESTERN ALTAI

D.V. Kuzmenkin

*Tigirek State Nature Reserve; Altai State University, Barnaul, Russia
kuzmenckin@yandex.ru*

Keywords: Ancylus fluviatilis, habitats, ecology, Altai, rivers

Abstract: The River limpet (*Ancylus fluviatilis* O.F. Müller, 1774) is a species of freshwater mollusk rare in Altai, included in the Red Data Book of the Altai Territory. The distribution of the River limpet in the region is limited to the low-mountain zone of the North-Western Altai. Based on long-term studies, it has been shown that the habitats of the River limpet in Altai, unlike in Europe, are confined mainly to medium and large rivers. *A. fluviatilis* is a typical litoreophile, preferring coastal areas with large stones and boulders, a flow velocity of 0.3–0.4 m/s and depths of 0.1–0.2 m. In the conditions of the Altai Territory, a significant threat to the species, in addition to pollution of watercourses, is the extraction of placer gold in the beds of mountain rivers.

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ИНДЕКСОВ СОСТОЯНИЯ МОЛЛЮСКОВ КАК ПОКАЗАТЕЛЬ КАЧЕСТВА ПОВЕРХНОСТНЫХ ВОД СТОРОВ РЕКИ ЛУГИ

Т.В. Кузнецова, А.Б. Манвелова

Санкт-Петербургский Федеральный исследовательский центр РАН, Санкт-Петербург,
Россия
kuznetsova_tv@bk.ru

Ключевые слова: двустворчатые моллюски, индексы состояния, морфометрические и весовые показатели, загрязнение окружающей среды

Беспозвоночные животные выполняют ключевую роль во многих функциях различных водных экосистем, являясь основным биотическим компонентом. В Северо-Западном регионе РФ, и, в особенности, в Ленинградской области из широко распространенных видов именно пресноводные двустворчатые моллюски семейства Unionidae активно используются в качестве биоиндикаторов качества окружающей среды (Михайлов 2020; Кузнецова и др., 2019; Kuznetsova, Manvelova, 2022; Горбунова и др., 2022). Загрязнения среды их обитания вызывают у животных изменения в их росте, развитии, отражаются на работе основных жизненно важных систем организма (Dabrowska et al., 2013; Михайлов, 2020; Gvozdenovic et al., 2020). Двустворки накапливают в тканях большое количество растворенных в воде веществ, часто эти вещества, например, тяжелые металлы (Mendoza-Carranza et al., 2016; Moiseenko, 2019) являются опасными для биоты водоемов.

В данном исследовании авторы провели сравнительный анализ размерно-весовых показателей моллюсков *Unio pictorum* (Bivalvia, Unionidae) близкого возраста и вычислили Индексы их состояния по различным методам подсчета, и определили содержание некоторых тяжелых металлов в седиментах и тканях моллюсков.

Исследуемые участки акватории реки Луги были приурочены к ближайшим постам государственного экологического мониторинга СЗУМГС бассейна реки Луга. Внимание уделяли локациям с наличием там местных двустворчатых моллюсков – биоиндикаторов качества природных вод. Карта мест сбора моллюсков представлена на рисунке 1.

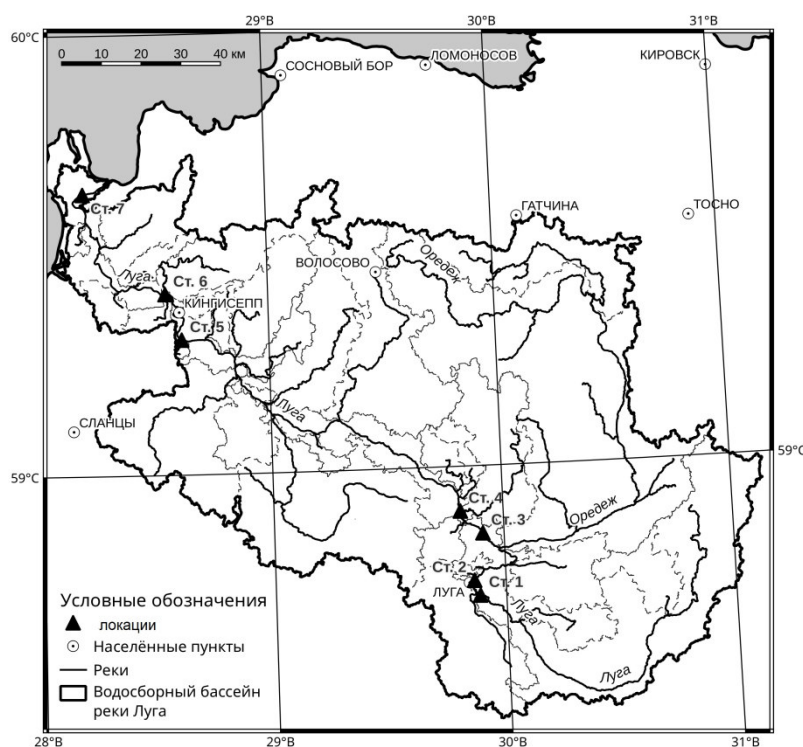


Рисунок 1 – Карта мест отбора моллюсков и сбора седиментов

Особи моллюска вида *Unio pictorum* разного возраста были обнаружены на всех станциях отбора проб со средней скоростью течения 0,2–0,7 м/с. Обычно их находили на мелководье на глубине до 1,5 м. Основная часть популяций была зарегистрирована в зоне зарослей макрофитов, преимущественно тростника. Наибольшая по численности популяция моллюсков была зарегистрирована нами на станции 6 ниже г. Кингисеппа в районе впадения реки Солка в реку Луга.

Качество природных вод реки Луга на всем ее протяжении оценивается как 3 «а» и 3 «б» (умеренно и сильно загрязненные). Для выбранных станций содержание растворенного кислорода в большинстве точек не опускалось ниже 7,8 мг/л, за исключением г. Луга, городской пляж, где это значение было 5,3 мг/л. По концентрации водородных ионов (рН) в реке Луге относятся к слабощелочным (7,1–8,3).

Общая характеристика станций исследования на реке Луге представлена в Таблице 1.

Таблица 1 – Описание мест сбора моллюсков на реке Луга

Обозначение мест отбора проб	Описание расположения	Характеристика
Станция 1	р. Луга – выше г. Луга, 1,5 км выше впадения р. Вревка	дно песчаное, по кромке берега небольшое количество тростника <i>Phragmitis australis</i> , моллюсков более 10 шт/ 2-3 м ²
Станция 2	р. Луга – в черте г. Луга, городской пляж (реконструкция в 2020-2022гг)	правый берег реки, дно песчано-илистое, рдест плавающий, по берегу кусты ивы козьей, моллюски <i>Unio</i> обнаружены на правом берегу реки за поворотом русла реки на 40°, и более 5 моллюсков вивипарид на 2-2,5 м ² на самом пляже
Станция 3	р. Луга – выше пгт Толмачево, ниже впадения р. Оредеж	правый берег, дно песчано-глинистое, на мелководье тростник, элодея.
Станция 4	р. Луга – ниже пгт Толмачево, ниже впадения р. Ящера	дно песчано-илистое, попадались крупные моллюски <i>Unio</i> с редкими дрейссенами <i>Dreissena polymorpha</i> на раковинах унионид
Станция 5	р. Луга – выше г. Кингисепп, выше впадения р. Славянка	левый берег, песчаный пляж, у зарослей стрелолиста, и рдеста плавающего (<i>Potamogeton natans</i> , сем. <i>Potamogetonaceae</i> .), тростника <i>Phragmitis</i> sp. (последнего немного, и он растет правее от места сбора моллюсков). Вода холоднее, чище по визуальному показателю, чем в других локациях реки Луга.
Станция 6	р. Луга – ниже г. Кингисеппа, ниже впадения р. Солки	правый берег возле зарослей тростника, в воде сломанные ветви кустов ивы и перепревающие листья ивы) встречаются многолетние водные растения: сем. <i>Potamogetonacea</i> . Отдельные побеги или части растений свободно плавают в воде непосредственно на поверхности или под поверхностью воды.
Станция 7	р. Луга – выше п. Преображенка, 0,5-0,8 км выше впадения р. Выбья	10,6 км от устья реки Луги, левый берег, дно преимущественно песчано-глинистое со следами отмерзшей водной растительности, попадают осколки полевого шпата. Растительность - <i>Phragmitis australis</i> , элодея (<i>Elodea canadensis</i>)

Длину и высоту раковины измеряли штангенциркулем (в мм), как и толщину моллюска, индивидуально для каждого из 10-ти моллюсков с каждой станции сбора. Массу общую моллюсков, влажных тканей и раковины определяли путем взвешивания на весах электронных лабораторных M-ER 122ACF(JR), изготовитель ” MERCURY WP TECH GROUP CO, LTD” 648-59, Seoul, Korea, предел погрешности $\pm 0,25e$. Для отобранных моллюсков близкого возраста (5-7 лет) вычисляли Индекс состояния (здоровья) по 3-м ранее предложенным для двустворок формулам (Gvozdenovic et al., 2020). В настоящей работе это формулы 1-3:

$$CI = (\text{сырой вес тканей} / \text{вес раковины}) \times 100 \quad (1)$$

$$CI = (\text{сырой вес мягких тканей} / \text{на общий вес животного}) \times 100 \quad (2)$$

$$CI = (\text{влажный вес тканей} / \text{длина раковины}) \times 100 \quad (3)$$

Морфометрические показатели и рассчитанные по ним CI (Condition index), местных моллюсков *Unio pictorum* L. были подвергнуты статистическому анализу. Оценки значимости различий средних показателей ИС моллюсков из разных участков реки проводили в программе PAST 4.14 с помощью однофакторного дисперсионного анализа с уровнем достоверности $p < 0,05$. Если дисперсии не были значимо неоднородными согласно критерию Левина, использовали классический дисперсионный анализ по Фишеру и последующее парное сравнение по критерию Тьюки. В противном случае применяли *F*-критерий Уэлча и парное сравнение по Геймсу-Хауэллу в виде функции в среде Matlab (Mégevand P., 2017. Games-Howell post-hoc test for one-way ANOVA. http://mathworks.com/matlabcentral/fileexchange/50452-pierremegevand-games_howell).

Боксплоты, отражающие данные по Индексам состояния моллюсков, были построены в программе Matlab 8.2.0. Для анализа сходимости разных методов подсчета Индексов здоровья моллюсков были посчитаны линейные регрессии в программе GraphPad Prism 8.0.1.

Для оценки состояния (здоровья) этих животных авторы применяли методы вычисления CI на основе измерения морфометрических и весовых показателей моллюсков (Табл. 2).

Таблица 2 – Сравнительная характеристика некоторых морфометрических и весовых параметров моллюсков *Unio pictorum* из разных локаций реки Луги. Данные представлены как среднее \pm стандартное отклонение

Станция сбора	Длина раковины (мм)	Высота раковины (мм)	Толщина моллюска (мм)	Общая масса Моллюска (г)
Ст.1	66,0 \pm 1,97	30,9 \pm 1,7	22,4 \pm 1,1	19,4 \pm 1,4
Ст.2	46 \pm 4	24,6 \pm 2,1	17,2 \pm 0,7	9,4 \pm 2,7
Ст.3	53,2 \pm 6,9	27 \pm 3,4	19 \pm 2,3	13,2 \pm 4,5
Ст.4	60,3 \pm 6,3	28,8 \pm 2,8	20,8 \pm 1,7	18,6 \pm 6,4
Ст.5	57,8 \pm 4,2	29,4 \pm 1,9	19 \pm 2,8	14,3 \pm 4,2
Ст.6	51,5 \pm 3,6	29,5 \pm 1,6	16,3 \pm 1,5	9,6 \pm 1,8
Ст.7	52 \pm 5,1	27,5 \pm 3,7	18,7 \pm 1,4	11,35 \pm 2,4

Морфометрические и весовые показатели (Табл. 2) служили для расчета Индексов состояния (здоровья) унионид, собранных в разных локациях. Графическое представление рассчитанных данных по CI для разных станций сбора представлено на рисунке 2, А, Б и В.

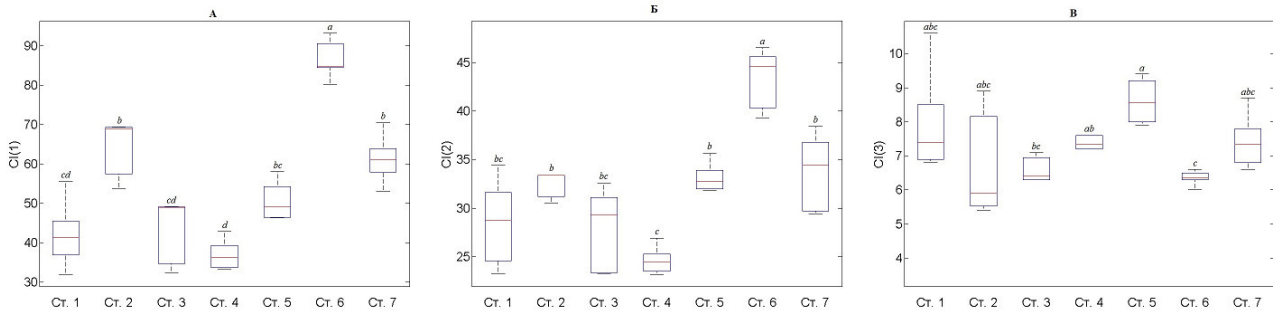


Рисунок 2 (А, Б, В) – CI для разных станций отбора, рассчитанных по разным формулам. Обозначения: красная линия – медианное значение в каждой выборке (n=10) по станциям, горизонтальные синие линии – первый (q_1) и третий (q_3) квантили (25-ый и 75-ый процентиля), штриховые линии – минимум и максимум, охватывающие имеющиеся в выборке значения в пределах между $q_1 - 1,5 (q_3 - q_1)$ и $q_3 + 1,5 (q_3 - q_1)$. Разные буквы обозначают значимые различия между средними выборок согласно результатам дисперсионного анализа: $d < c < b < a$.

Достоверные отличия по результатам дисперсионного анализа приведены на Рис. 2 в виде различных букв над выборками. Значимой неоднородности в дисперсиях, согласно критерию Левина, не наблюдалось только для индекса CI(1) ($p = 0,09$). Для обоих других индексов дисперсии были значимо неоднородными ($p < 0.0022$), и для сравнения средних был использован F-критерий Уэлча.

Сходимость результатов расчета CI, вычисленным по различным размерно-весовым параметрам моллюсков, была подвергнута линейной регрессии. Данные представлены ниже (Рис. 3).

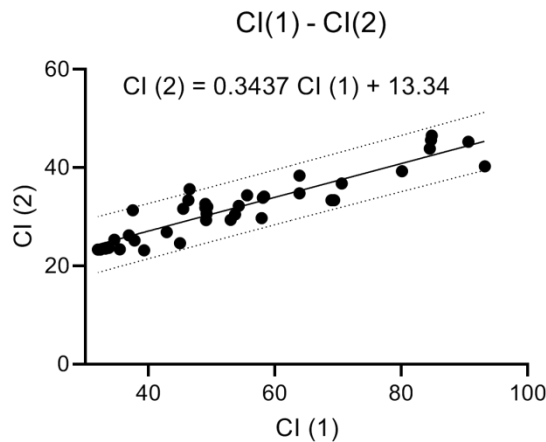


Рисунок 3 – Графики линейной регрессии при сравнении результатов вычисления по формулам 1 и 2. Обозначения: CI(1) и CI(2) – формулы вычисления

Линейную регрессию можно интерпретировать таким образом, что CI1 линейно возрастает с CI2, т.к. угловой коэффициент значимо отличается от нуля ($F=183.7$, $P<0.0001$). Однако индекс CI3 не коррелировал ни с CI1, ни с CI2, поскольку угловой коэффициент соответствующих регрессий значимо не отличался от нуля ($F=1.591$, $P=0.215$ для CI1 и $F=0.374$, $P=0.544$ для CI2), и дал среднее значение 7,353. Имело смысл сравнить полученные по разным формулам вычисления индексы друг с другом, чтобы указать на корреляцию различных примененных методов расчета индексов. Полученные данные по линейной регрессии (Рис. 3) указывают на хорошую сходимость результатов оценки CI по паре формул

1 и 2 и на имеющиеся различия при сравнении индексов, вычисленных по формулам 1 и 3 и 2 и 3.

Вычисленные индексы CI для моллюсков из разных локаций на реке Луге Кингисеппского района Ленинградской области РФ и Лужского района являются довольно высокими для моллюсков (Михайлов, 2020), что свидетельствует об их удовлетворительном функциональном состоянии в изученных локациях. На всех изученных станциях, кроме городского пляжа, были обнаружены многочисленные и устойчивые, т.е. наблюдаемые нами из года в год, популяций моллюсков этого вида.

Формула 2 вычисления индекса CI представляется нам, как и ряду других исследователей (Davenport, Chen, 1987; Gvozdencovic et al., 2020) наиболее объективной, поскольку указывает на упитанность моллюсков. Максимальные значения (46,5) достигались на станции 6 Кингисеппского района. Возможно, это связано с большим количеством детрита (основная пища этих двустворок), наблюдаемого у дна в этой локации.

Индекс (CI) рассчитанный по формуле 3, часто предлагаемой зарубежными физиологами-экологами (например, Dabrowska et al., 2013) был значительно выше значений, полученных для двустворчатых моллюсков Гданского залива (2,9) и для аквакультурных хозяйств Черногории (Gvozdencovic et al., 2020) в летний период (более 3,5). Максимального значения они достигали для моллюсков со станции 5 - выше г. Кингисепп, выше впадения ручья Славянка в реку Лугу.

Минимальные значения индексов по формуле 1 и формуле 2 были получены для станции 4. На поверхности раковины унионид из этой локации были обнаружены отдельные моллюски *Dreissena polymorpha*, размером до 0,5-0,7 см. Этот факт также может указывать на ослабленность местных моллюсков из этой локации. Наибольшая по численности популяция моллюсков рода Unionidae была зарегистрирована нами на станции 6 (до 12 экз./м²), для которой были получены наиболее высокие значения CI1 и CI2, наименьшая – на станции 4.

В Таблице 3 представлены данные по содержанию некоторых тяжелых металлов в тканях моллюсков.

Таблица 3 – Содержание некоторых тяжелых металлов в тканях моллюсков *Unio pictorum* (мкг/г, сух.вес)

Металлы	Ст.1	Ст.2	Ст.3	Ст.4	Ст.5	Ст.6	Ст.7
Cu	70,9	63,1	66,5	83,2	60,5	31,0	36,2
Zn	32,3	104,5	139	136	171,3	57,4	71,7
Cd	0,047	0,14	0,035	0,3	0,035	0,062	0,047
Pb	3,31	6,05	4,16	3,5	0,57	2,78	7,02

Для станции 2 (городской пляж г.Луги) содержание Cd и Zn оказалось довольно высоким, значения Cu и Zn велики, но Cu входит в состав гемолимфы, а Zn участвует в образовании коферментов. Обнаружено, что концентрация растворенного O₂ здесь была минимальной - 5,3 мг/л, по сравнению с 7,3 (выше г.Луги, ст, 1) и 11 – дер.Преображенка (ст.7), что также оказывает значительное влияние на состояние популяции моллюсков.

Размерные характеристики моллюсков в разных участках реки Луги неоднородны. Более равномерные размерные характеристики могут свидетельствовать об улучшении условий существования моллюсков в данной локации реки (Михайлов, 2020).

На городском пляже г. Луги возрастает антропогенное воздействие на воды реки при небольшом отличии гидрологических характеристик от станций Ст. 3 и 4. Увеличение размерно-весовых характеристик преобладающего вида моллюсков (сем. Unionidae, *Unio pictorum* L.) близкого возраста может указывать на улучшение абиотических и биотических условий для развития этого вида. Вероятно, загрязнение до определённой степени не сказывается на росте моллюска, а отсутствие некоторых естественных особенностей биотопа (например: характер грунта (гранулометрический состав), наличие благоприятного субстрата для закапывания (песок и песчано-глинистые грунты), скорость течения реки в изучаемом

створе и др.) в большей мере оказывает воздействие на стабильное существование популяции моллюсков сем. Unionidae и их состояние.

Индексы состояния моллюсков, рассчитанные по разным формулам, показали, что более низкие значения CI1 и CI2 наблюдали на станциях 3 и 4. В целом анализ и оценки индексов здоровья CI на основе морфометрических и весовых показателей местных моллюсков удобен и может достаточно точно отражать основные условия водной среды как среды обитания этих бентосных организмов. Результаты проведенных исследований на особях *Unio pictorum* из разных локаций реки Луга позволили выявить различия в Индексах состояния (здоровья) моллюсков.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

- Горбунова Т.Л., Башарова М.П., Матова Н.И. 2022. Морфометрические характеристики черноморских мидий *Mytilus galloprovincialis* Lam. как биоиндикатора антропогенного воздействия на прибрежные биоценозы Черного моря на территориях рекреационно-туристической специализации. *Амурский биологический журнал*, XIV, 3: 516-518.
- Кузнецова Т.В., Холодкевич С.В., Манвелова А.Б., Фрумин Г.Т. 2019. Некоторые проблемы и пути их решения при выборе референтных мест и референтных значений в оценке состояния акваторий восточной части Финского залива. *Региональная экология*, 3 (57): 102–114. <https://doi.org/10.30694/1026-5600-2019-3-102-114>.
- Михайлов Р.А. 2020. Особенности пространственного распределения *Viviparus* (*Viviparus viviparus*) (Mollusca, Gastropoda, Viviparidae) равнинной реки Нижней Волги. *Russian Journal of Ecosystem Ecology*, 5(3): 1-10. <https://doi.org/10.21685/2500-0578-2020-3-1>
- Dabrowska H., O. Kopko R. Turja K. K. Lehtonen A. Góra L. Polak-Juszczak J. Warzocha & S. Kholodkevich. 2013. Sediment contaminants and contaminant levels and biomarkers in caged mussels (*Mytilus trossulus*) in the southern Baltic Sea. *Mar. Env. Res.*, 84: 1–9.
- Davenport, J. & X. Chen. 1987. A comparison of methods for the assessment of condition in the mussel (*Mytilus galloprovincialis*). *J. Moll. Stud.*, 53: 293–297.
- Gvozdrenović S., Mandić M., Peraš I. 2020. Morphometry and Condition Index in Mediterranean mussels (*Mytilus galloprovincialis* Lamarck, 1819) from Boka Kotorska Bay (Montenegro, Southeast Adriatic Sea). *Studia Marina*, 33(2): 15-26.
- Kuznetsova T.V., Manvelova A.B. 2022. Ecosystem Health: a concept, methodological approaches, and assessment criteria. *Marine Biological Journal*, 7, 2: 41–62.
- Mendoza-Carranza M., Sepulveda-Lozada A., Dias-Ferreira C., Geissen V. 2016. Distribution and bioconcentration of heavy metals in a tropical aquatic food web: A case study of a tropical estuarine lagoon in SE Mexico. *Environmental Pollution*, 210: 155–165.
- Moiseenko T.I. 2019. Bioavailability and ecotoxicity of metals in aquatic systems: critical levels of pollution. *Geochemistry International*, 64, 7: 675–688.

COMPARATIVE ANALYSIS OF CONDITION INDICES OF BIVALVES AS AN INDICATOR OF THE SURFACE WATER QUALITY IN RANGES OF THE LUGA RIVER

T.V. Kuznetsova, A.B. Manvelova

St. Petersburg Federal Research Center Russian Academy of Sciences, St. Petersburg, Russia
kuznetsova_tv@bk.ru

Keywords: bivalves, condition indices, morphometric and weight indicators, environmental pollution

Abstract: The morphometric and weight parameters of mollusks *Unio pictorum* from 7 locations of the Luga River (Kingisepp and Luga Districts of the Leningrad Region) were measured. Based on them, condition indices (CI) of mollusks were calculated using various calculation formulas. Differences for various locations in CI indices were revealed. Linear

regression showed convergence of indices calculated from weight indicators. Heavy metal (HM) contents in the mussels' tissues were determined. In general, analysis and assessments of CI based on morphometric and weight indicators of local mollusks are convenient and can quite accurately reflect the basic conditions of the aquatic habitat of these benthic organisms. It was noted that the characteristics of the habitat have a greater influence on the existence of a sustainable population of mollusks than HMs in the tissues of mollusks and in sediments in the case of moderate pollution of the habitat.

30 ЛЕТ ДАЛЬНЕВОСТОЧНОМУ МАЛАКОЛОГИЧЕСКОМУ ОБЩЕСТВУ: ИСТОРИЯ И ПЕРСПЕКТИВЫ РАЗВИТИЯ

К.А. Лутаенко

*Национальный научный центр морской биологии им. А.В. Жирмунского ДВО РАН,
Владивосток 690041
lutaenko@mail.ru*

Ключевые слова: ДВМО, история, юбилей, деятельность, планы развития.

В октябре–ноябре 2024 г. Дальневосточному малакологическому обществу (ДВМО; на англ. – Russian Far East Malacological Society, RFEMS) исполняется 30 лет. Оно стало вторым научным обществом в России по изучению моллюсков, первым является Российское малакологическое общество, созданное в 1992 г. Истории организации ДВМО и его последующей деятельности посвящен ряд публикаций (Кафанов, 1995; Кафанов, Жирмунский, 1995; Кафанов, Лутаенко, 1996; Лутаенко, 2005; Прозорова, 2014).

ДВМО было создано в 1994 г. по инициативе проф., д.б.н. Александра Ивановича Кафанова, известного малаколога и палеонтолога, специалиста по современным и кайнозойским двустворчатым моллюскам Дальнего Востока, и при активной поддержке почетного (первого) директора Института биологии моря (ИБМ) ДВО РАН (с 2016 г. – Национальный научный центр морской биологии им. А.В. Жирмунского ДВО РАН), акад. Алексея Викторовича Жирмунского. Акад. А.В. Жирмунский был крупным организатором науки на Дальнем Востоке, создателем института, журнала «Биология моря», морской биостанции «Восток» в заливе Петра Великого, единственного в СССР морского заповедника – Дальневосточного. Начало 1990-х гг. было хотя и трудным временем в российской истории, но одновременно яркой эпохой созидания – создания многих общественных организаций, научных ассоциаций и обществ, новых научных печатных изданий и т.п., свободных от административного и идеологического давления советского периода. Моллюски всегда были важным объектом для экологических, физиологических, генетических и др. работ сотрудников ИБМ, и А.В. Жирмунский активно поддерживал эти исследования, опубликовав и сам ряд работ по физиологической экологии морских моллюсков (Lutaenko, 2021). Во Владивостоке к тому времени сложилось довольно обширное сообщество малакологов, работавших также в Биолого-почвенном институте (БПИ) ДВО РАН (ныне Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН), Тихоокеанском научно-исследовательском институте рыбного хозяйства и океанографии (ТИНРО; в наст. время – Тихоокеанский филиал ВНИРО), Дальневосточном геологическом институте ДВО РАН, Дальневосточном государственном (в наст. время – федеральном) университете. Решением учредительного собрания членом-основателей ДВМО был принят первый устав и общество было зарегистрировано как часть Дальневосточной ассоциации ученых (ныне не существующей) 14 ноября 1994 г. (Анон., 1996), хотя подготовительная работа велась в октябре того же года и в дальнейшем мы отмечаем юбилей или в октябре, или в ноябре. Членами-учредителями ДВМО стали А.И.

Кафанов, В.В. Гульбин, А.В. Жирмунский, К.А. Лутаенко, В.В. Богатов, Л.А. Прозорова, Ю.М. Яковлев, Г.А. Евсеев и др. Президентом общества был избран А.И. Кафанов, вице-президентом – В.В. Гульбин, секретарем и казначеем – К.А. Лутаенко, все трое были сотрудниками ИБМ. Примечательным аспектом организации общества сразу стала его международность – в члены были приглашены иностранные малакологи, а А.И. Кафанов мечтал о создании международного общества (это отмечено в уставе: «... RFEMS acts as founding member of the international Society of Western Pacific Malacologists (SWPM)...» (Anon., 1996, p. 70)).

В 2003 г. сменилось руководство обществом: президентом ДВМО и главным редактором «Бюлл. ДВМО» стал к.б.н. К.А. Лутаенко, вице-президентом – Л.А. Прозорова (которые переизбирались несколько раз позднее и выполняют свои функции до наст. времени) и секретарем – О.Я. Семенихина, А.И. Кафанов – почетным президентом, и обновилась редколлегия. На август 2024 г. в ДВМО состоит 62 члена (из них 17 – иностранных, из Республики Корея, Японии, КНР, Вьетнама, США, Канады), отечественные члены работают в 17 организациях Владивостока, Хабаровска, Москвы, С.-Петербурга, Калининграда, Иркутска, Екатеринбурга, Читы, Петропавловска-Камчатского и двух заповедниках (Юганском и Хинганском); 9 человек за 30 лет ушли из жизни, включая А.И. Кафанова (в 2007 г.) и А.В. Жирмунского (в 2000 г.). На сайте ДВМО размещена информация обо всех членах с их биографиями и публикациями (CV).

Первой и важнейшей деятельностью ДВМО стала организация и подготовка к изданию своего ежегодного рецензируемого журнала – «Бюллетеня Дальневосточного малакологического общества», первый выпуск которого формально вышел в 1996 г. (фактически отпечатан в апреле 1997 г.), при всемерной поддержке акад. А.В. Жирмунского, который тогда был председателем Редакционно-издательского совета ДВО РАН. Редактором стал проф. А.И. Кафанов, в редколлегию вошли К.А. Лутаенко (отв. секретарь), В.В. Гульбин, А.В. Жирмунский и В.В. Богатов (БПИ), а также 5 иностранных членов из Японии, США, КНР и Республики Корея (К. Amano, E.V. Coan, K. Ogasawara, Xu Fengshan, Pyung-Rim Chung). К настоящему времени издано 27 выпусков (томов) «Бюллетеня ДВМО» общим объемом 4217 страниц (часть также как два номера в составе тома); в отличие от другого отечественного малакологического журнала, *Ruthenica*, мы уделяли большое внимание истории малакологии, поэтому публиковалась информация в разделах «Хроника», «Книжное обозрение», «Потери науки», «История малакологии», биографические справки членов об-ва, текущая библиография членов и др. С 2008 г. стали доступны электронные версии статей в формате на сайте ДВМО всех выпусков журнала. Широкое цитирование статей, опубликованных в «Бюллетене ДВМО», стало заметным уже к 20-летию издания журнала (Лутаенко, 2017). «Бюллетень ДВМО» до 2014 г. (вып. 18) имел тираж 300 экз. и рассылался в более чем 100 библиотек, научных обществ, институтов и музеев различных стран мира, в ведущие российские библиотеки, затем тираж упал до 40–50 печатных экз. в связи с размещением электронных версий на сайте ДВМО. Его содержание индексируется в *Zoological Record*, EBSCO и Российским индексом национального цитирования (РИНЦ) на базе Научной электронной библиотеки (НЭБ, elibrary.ru). Электронные полные версии доступны на трех платформах: сайте ДВМО (<http://rfems.dvo.ru/index.php/ru/rfems-menu-ru/rfems-bulletin-menu-ru>), на платформе EBSCOhost (<https://www.ebsco.com/>) и elibrary.ru. Примерно треть статей печатается на английском языке, все статьи сопровождаются резюме и подписями рисунков на английском, начиная с вып. 5 (2001 г.) мы начали печатать мелованные вклейки, в том числе и цветные, а с вып. 12 (2008 г.) весь журнал печатался на мелованной бумаге с неограниченным количеством цветных иллюстраций, с вып. 27 (2023 г.) печать стала преимущественно черно-белой (с печатью нескольких экз. в цвете для ведущих библиотек), но в цвете в электронном варианте. География авторов за весь период существования издания – Россия, Украина, Дания, США, КНР, Япония, Австралия. Мы не ставили задачей стать международным или всероссийским журналом, оставляя эту нишу для других, но нашим преимуществом является публикация обширных фаунистических

региональных статей, которые трудно издать в других журналах, фаунистико-таксономических заметок (новые находки, местообитания и т.п.), статей междисциплинарного характера (например, по археомалакологии), исторических очерков. Журнал имеет свое лицо и стиль, его знают и цитируют, но мы не ограничены региональной (дальневосточной) тематикой, равно как и принимаем статьи не членов общества. За все годы только 38 членов ДВМО напечатали статьи в «Бюллетене ДВМО» (включая 2 иностранных), остальные статьи были от авторов – не членов.

Под совместным грифом ИБМ (позднее – ННЦМБ) и ДВМО вышло также три книги членов ДВМО К.А. Лутаенко, Р. Ноусворти и И.Е. Волвенко (Лутаенко, Волвенко, 2017; Lutaenko, Noseworthy, 2012; и др.).

Другим аспектом деятельности ДВМО стало проведение широких региональных малакологических совещаний с международным участием – впервые на Дальнем Востоке России, хотя ИБМ имел опыт проведения в 1974 г. Советско-японского симпозиума по биологии морских моллюсков и иглокожих. Первое Всероссийское совещание по изучению моллюсков Дальнего Востока России было проведено 14–15 октября 1998 г. в ИБМ, на нем было заслушано 15 докладов и представлено 23 стендовых сообщения, опубликованы тезисы (Бюлл. ДВМО. 2000. Вып. 4. С. 59–115). 4–6 октября 2004 г. мы провели конференцию «Моллюски северо-восточной Азии и северной Пацифики: биоразнообразие, экология, биогеография и история фауны» (с международным участием) снова в ИБМ, на этот раз приняло участие 55 специалистов из Владивостока, Читы, Иркутска и Республики Корея с 24 устными и 30 стендовыми докладами, хотя всего было принято и опубликовано 80 тезисов докладов, представленных 132 специалистами (Чернышев, 2005). Сборник тезисов был опубликован на английском языке (Abstracts..., 2004). Проведение конференции совпало с 10-летием общества, в связи с чем в отеле «Акфес-Сейо» 6 октября 2004 г. было проведено торжественное мероприятие – чествование членов ДВМО, а затем совместный банкет для членов об-ва и участников конференции. В 2014 г. на базе ИБМ прошла конференция «Моллюски восточной Азии и прилегающих морей» (6–8 октября), участие приняли более 30 российских ученых из Владивостока, Москвы, Иркутска и Петропавловска-Камчатского, а также 5 иностранных ученых из Японии и Южной Кореи, и дополнительно из Канады и Португалии, проживающие и работающие в этих азиатских странах (Чернышев, 2015). В течение двух дней было заслушано 15 устных докладов, постерная сессия была представлена 18 докладами (Abstracts..., 2014). Международный семинар по биоразнообразию и эволюции моллюсков был проведен ДВМО 26–27 сентября 2019 г. во Владивостоке, также на базе ННЦМБ. В нем приняли участие 63 российских участника из Владивостока, Москвы, С.-Петербурга, Хабаровска и 20 иностранцев из десяти стран (Вьетнам, Германия, Испания, Ирландия, Италия, Канада, Республика Корея, Норвегия, США, Швеция). Среди российских участников были представители трех особо охраняемых территорий, а именно Дальневосточного морского биосферного заповедника (Приморский край), Хинганского государственного природного заповедника (Амурская область), Государственного природного заповедника «Юганский» (Сургутский район Ханты-Мансийского АО). В ходе работы семинара было представлено 14 устных и 37 постерных докладов (Abstracts..., 2019). Традиционно, значительная часть докладов была посвящена биоразнообразию различных групп моллюсков, вопросам систематики, эволюции и географической приспособленности видов (Саенко, 2020). Семинар был приурочен к 25-летию ДВМО, которое было достойно отпраздновано в отеле «Акфес-Сейо», была выпущена сувенирная продукция, постеры.

В 2006 г. был запущен вебсайт ДВМО на русском и английском языках (<http://rfems.dvo.ru/index.php/ru/>). Его постоянными разделами являются: Новости, Члены ДВМО, Бюллетень ДВМО, Публикации членов ДВМО, Конференции, Коллекции, История малакологии, Ссылки.

Перспективы развития ДВМО мы видим в широкой международной интеграции, проведении совместных мероприятий с малакологическими обществами Азии (в частности, обсуждается совместное проведение конференций в Китае и Корее), развитии

образовательно-популяризаторского компонента деятельности (в частности, издание определителей для широкого круга пользователей, научно-популярных брошюр, постеров для школ и кружков), дальнейшем проведении научных конференций на Дальнем Востоке. Хотя мечта А.И. Кафанова о создании международного общества малакологов и не сбылась, а текущая геополитическая и экономическая обстановка не способствуют планам развития, мы остаемся энтузиастами дальнейших широких международных связей. Необходимо пополнение общества молодежью, что происходит очень медленно, иностранными членами, развитие и насыщение вебсайта. К сожалению, многие планы традиционно упираются как в «кадровый голод», так и в материальные возможности.

К своему 30-летию юбилею ДВМО подошло со значительными достижениями и является зрелым, полноценным научным обществом, по существу, всероссийского масштаба, имея значительный опыт издательской деятельности, свой журнал и вебсайт, проведя конференции и совещания, активно способствовало развитию малакологии и ее популяризации в России, вовлечению молодых ученых в научный процесс и развивая международные связи. Являясь независимым общественным объединением ученых, общество доказало возможность и необходимость успешной и свободной интеграции исследователей для целей продвижения науки и образования. Оно является вторым в истории России обществом малакологов, но действовало вдали от научных центров, на периферии огромной страны, опираясь на скудные материальные ресурсы, но смогло, благодаря упорству и бескорыстному труду своих членов, стать важным элементом российской и международной науки.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

- Кафанов А.И. 1995. Создание Дальневосточного малакологического общества. *Вестник ДВО РАН*, 1: 46–47.
- Кафанов А.И., Жирмунский А.В. 1995. Создано Дальневосточное малакологическое общество. *Биология моря*, 21(5): 353–354.
- Кафанов А.И., Лутаенко К.А. 1996. Современное состояние малакологических исследований на Дальнем Востоке России. *Бюллетень Дальневосточного малакологического общества*, 1: 7–12.
- Лутаенко К.А. 2005. Дальневосточному малакологическому обществу – 10 лет. *Бюллетень Дальневосточного малакологического общества*, 9: 5–6.
- Лутаенко К.А. 2017. О цитировании статей, опубликованных в «Бюллетене ДВМО». *Бюллетень Дальневосточного малакологического общества*, 21(1/2): 197–199.
- Лутаенко К.А., Волвенко И.Е. 2017. *Малый атлас двустворчатых моллюсков залива Петра Великого (Японское море)*. ДВФУ, Владивосток, 140 с.
- Прозорова Л.А. 2014. Двадцать лет исследований моллюсков на Дальнем Востоке России. К юбилею Дальневосточного малакологического общества. *Вестник ДВО РАН*, 6: 193–196.
- Саенко Е.М. 2020. Международный семинар по биоразнообразию и эволюции моллюсков, 26–27 сентября 2019 г., Владивосток, Россия. *Бюллетень Дальневосточного малакологического общества*, 24(1-2): 173–176.
- Чернышев А.В. 2005. Конференция «Моллюски северо-восточной Азии и северной Пацифики: биоразнообразие, экология, биогеография и история фауны», Владивосток, 4–6 октября 2004 г. *Бюллетень Дальневосточного малакологического общества*, 9: 235–237.
- Чернышев А.В. 2015. Конференция «Моллюски восточной Азии и прилегающих морей», 6–8 октября 2014 г., Владивосток, Россия. *Бюллетень Дальневосточного малакологического общества*, 19: 80–84.
- Abstracts of the Conference, Mollusks of the Eastern Asia and Adjacent Seas, October 6–8, 2014, Vladivostok, Russia*. 2014. Е.М. Sayenko, К.А. Lutaenko (Eds.). Dalnauka, Vladivostok, 108 p.

- Abstracts of the Conference, Mollusks of the Northeastern Asia and Northern Pacific: Biodiversity, Ecology, Biogeography and Faunal History, October 4-6, 2004, Vladivostok, Russia.* 2004. O.Ya. Semenikhina (Compiler). Dalnauka, Vladivostok, 176 p.
- Abstracts of the International Seminar on Biodiversity and Evolution of Mollusks, September 26–27, Vladivostok, Russia.* 2019. K.A. Lutaenko (Compiler). NSCMB FEB RAS, RFEMS, Vladivostok, 82 p.
- Anon. 1996. Charter of the Russian Far East Malacological Society. *Бюллетень Дальневосточного малакологического общества*, 1: 69–73.
- Lutaenko K.A., Noseworthy R.G. 2012. *Catalogue of the Living Bivalvia of the Continental Coast of the Sea of Japan (East Sea)*. Dalnauka, Vladivostok, 247 p.
- Lutaenko K.A. 2021. Alexey V. Zhirmunsky as a malacologist. In: *Abstracts of the International Conference, Marine Biology in the 21st Century: Achievements and Development Outlook (in Commemoration of the 100th Anniversary of the Birth of Academician Alexey V. Zhirmunsky)*, October 6–8, 2021, Vladivostok, Russia. NSCMB FEB RAS, Vladivostok: 119–121.

30th ANNIVERSARY OF THE RUSSIAN FAR EAST MALACOLOGICAL SOCIETY: HISTORY AND PERSPECTIVES OF DEVELOPMENT

K.A. Lutaenko

*A.V. Zhirmunsky National Scientific Center of Marine Biology FEB RAS, Vladivostok, Russia
lutaenko@mail.ru*

Keywords: RFEMS, history, jubilee, activities, development plans.

Abstract: A brief history of the Russian Far East Malacological Society (RFEMS) established in October – November 1994 in Vladivostok, eastern Russia is described. Major activities included publication of the society's journal, *Bulletin of the RFEMS*, organization of four malacological meetings (1998, 2004, 2014, 2019), including international participation, promotion of malacology and international cooperation. The society is the second professional malacological association in the history of Russia formed at edge of the country, but it became well-established and internationally recognized scientific society.

СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ И МЕЖГОДОВЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ В ТАКСОЦЕНЕ GASTROPODA ПРИБРЕЖНОЙ АКВАТОРИИ БУХТЫ ЛАСПИ (ЧЕРНОЕ МОРЕ, КРЫМ)

М.В. Макаров

*ФГБУН ФИЦ Институт биологии южных морей им. А. О. Ковалевского РАН, Севастополь,
Россия
makarov@ibss-ras.ru*

Ключевые слова: вид, численность, биомасса, трофика, биотоп

Проведено исследование видового состава, численности, биомассы и трофической принадлежности брюхоногих моллюсков в некоторых биотопах прибрежной части акватории бухты Ласпи летом 2023 г. На рыхлых и галечных грунтах отмечено 9 видов Gastropoda. Средняя численность составила 194 ± 31 экз./м², средняя биомасса $0,445 \pm 0,099$ г/м². По данным показателям преобладал *Bittium reticulatum* Da Costa, 1778. В эпифитоне водоросли цистозиры обнаружено 3 вида, а на *Ulva intestinalis* Linnaeus, 1753 – 4 вида

брюхоногих моллюсков. Средняя численность Gastropoda была 55 и 1667 экз./кг, а средняя биомасса – 0,953 и 7,265 г/кг соответственно. В супралиторали на валунах найден типичный обитатель зоны заплеска *Melaraphe neritoides* Linnaeus, 1758 (средняя численность 100 экз./м²). Всего в исследованных биотопах побережья бухты Ласпи отмечено 12 видов брюхоногих моллюсков. Проведено сравнение с данными по Gastropoda на рыхлых субстратах в начале августа 2016 г. Оказалось всего 4 общих вида.

Бухта Ласпи расположена между м. Айя и м. Сарыч на Южном берегу Крыма в Севастопольском регионе. Длина береговой линии 12 км. Берега бухты подвержены рекреационной нагрузке. Брюхоногих моллюсков ранее в бухте Ласпи изучали, но преимущественно на несколько больших глубинах (Ревков, Николаенко, 2002), а также на искусственных твердых субстратах (Макаров, 2005). На мелководье рыхлых грунтов была бентосная съемка в августе 2016 г. Данные по Gastropoda из нее были опубликованы (Макаров, 2022). Публикаций по брюхоногим моллюскам в эпифитоне макрофитов и на твердых естественных субстратах в бухте Ласпи не было.

Цель данной работы – исследовать современное (июнь 2023 г.) состояние таксоцены Gastropoda на мелководье бухты Ласпи и провести некоторое сравнение с данными 2016 г.

Пробы отбирали в июне 2023 г. на рыхлых (песчаных) и галечных субстратах с помощью ручного дночерпателя площадью 0,04 м² в двух повторностях на глубинах 0 – 6 м. Взято 24 пробы на 12 станциях. Их фиксировали 4 % раствором нейтрализованного формалина вместе с остальным макрозообентосом. В лабораторных условиях отбирали Gastropoda, определяли их по (Определитель, 1972, Чухчин, 1984) и сверяли в соответствии с мировым реестром морских видов WoRMS (www.marinespecies.org). Считали количество экз. каждого вида, взвешивали на торсионных весах с точностью до 0,001 г. Численность и биомассу рассчитывали на единицу площади дна (м²). Доверительный интервал средней численности и биомассы – по (Холодов, 2016). Подсчитали встречаемость – % станций, на которых встречен каждый вид (Воробьев, 1949). С макрофитов материал собирали мешками из мельничного газа на глубине 0,5 м. Отобрано 4 пробы. Водоросли взвешивали на весах “Sortorius” с точностью до 0,1 г. Численность и биомассу считали на единицу веса водорослей (кг). На валунах в супралиторали (0-0,2 м и 0,2-0,4 м выше уреза воды) прикладывали рамку площадью 0,04 м² (2 пробы) и рассчитывали на м². У *M. neritoides* измеряли высоту раковины (мм) штангенциркулем. Трофическую принадлежность устанавливали по (Чухчин, 1984). Температуру воды (°C) измеряли термометром. Сравнили видовой состав брюхоногих моллюсков в июне 2023 г. и начале августа 2016 г. на аналогичном рыхлом субстрате и малых глубинах, а также близком количестве проб с помощью индекса Чекановского-Серенсена (Песенко, 2017).

На песчано-галечных грунтах в июне 2023 г. отмечено 9 видов Gastropoda (Табл. 1). Температура воды в районе отбра проб была + 23,5°C + 24,5°C.

Некоторые виды (*B. reticulatum* и *T. pullus*) являются эвритопными, моллюск *S. divaricata* предпочитает прибрежные скалы и камни, голожаберник *L. capitata* – заросли макрофитов, но большинство видов характерны для рыхлых субстратов (Чухчин, 1984). Ювенильные моллюски рода *Tritia*, не определенные до вида, относятся или к *T. neritea* или к *T. pellucida* и в подсчетах фигурировали как один вид.

Средняя численность Gastropoda составила 194±31 экз./м². По сравнению с другими районами у побережья Крыма в аналогичных биотопах это невысокий показатель. Ниже средняя численность брюхоногих моллюсков была только в акваториях Каркинитского залива и Донузлава (164 и 165 экз./м² соответственно). В бухтах Севастополя она была выше, а максимальная (в устье реки Черная) достигала в среднем 4243 экз./м² (Макаров, 2022). Возможно, невысокая численность в бухте Ласпи связана с тем, что это полуоткрытая бухта, подверженная воздействию штормов. По численности существенно (75 %) доминировал *B. reticulatum*. Это эврибионтный моллюск (Чухчин, 1984). Он преобладал и в некоторых других бухтах (Макаров, 2022).

Таблица 1 – Видовой состав, средняя численность (N, экз./м²), средняя биомасса (г/м²) и встречаемость (P, %) Gastropoda на грунтах в прибрежной акватории б. Ласпи

Вид	N	B	P
<i>Bittium reticulatum</i> Da Costa, 1778	146	0,445	67
<i>Caecum trachea</i> Montagu, 1803	2	0,002	8
<i>Limapontia capitata</i> (O.F. Müller, 1774)	15	0,015	25
<i>Rapana venosa</i> (Valenciennes, 1846)	7	0,004	17
<i>Retusa truncatula</i> (Bruguière, 1792)	2	0,002	8
<i>Steromphala divaricata</i> (Linnaeus, 1758)	6	0,013	17
<i>Tricolia pullus</i> (Linnaeus, 1758)	3	0,203	8
<i>Tritia reticulata</i> (Linnaeus, 1758)	6	0,008	8
<i>Tritia</i> sp.	6	0,030	25
Всего	194±31	0,723±0,099	

Средняя биомасса Gastropoda была 0,445±0,099 г/м². Это самый низкий показатель у побережья Крыма (Макаров, 2022). Такая низкая биомасса брюхоногих моллюсков в Ласпи, возможно, связана со временем отбора проб в этом районе – в июне. Большинство видов размножаются летом (Чухчин, 1984). В июне преобладала молодь, в том числе рапаны, взрослые особи которой в целом достигают больших размеров и высокой биомассы. В бухте Ласпи по биомассе незначительно доминировал биттиум (62 %).

Встречаемость Gastropoda также невысокая. Только у одного вида, *B. reticulatum*, встречаемость более 50 % и он относился к руководящим видам. Два вида принадлежали к характерным (встречаемость 25-50 %), остальные – к редким (менее 25 %). Это свидетельствовало о мозаичности распределения брюхоногих моллюсков.

Трофическая принадлежность Gastropoda включала в себя 5 групп. По количеству видов (4) преобладали фитофаги, питающиеся преимущественно диатомовым обростом (Чухчин, 1984). На малых глубинах, вероятно, диатомеи развиваются в больших количествах. По численности и биомассе доминировали полифаги благодаря биттиумам, но по биомассе относительно высокая доля (32 %) и у фитофагов в основном из-за триколий.

Проведено сравнение таксоцена Gastropoda в июне 2023 г. и начале августа 2016 г. Отмечено по 9 видов. Общих видов оказалось всего 4. Коэффициент общности Чекановского-Серенсена составил 0,44. Средняя численность и средняя биомасса в 2016 г. была выше – 464 экз./м² и 1,718 г/м² соответственно. Также доминировал *B. reticulatum* (Макаров, 2022).

В эпифитоне макрофитов обнаружено 4 вида брюхоногих моллюсков: *B. reticulatum*, *Rissoa splendida* Eicwald, 1830, *R. parva* da Costa, 1778 и *T. pullus*. Из них в эпифитоне цистозирры отмечено 3 вида (*R. splendida*, *R. parva* и *T. pullus*). Это виды были встречены в данном биотопе и в других районах у побережья Крыма (Маккавеева, 1979, Макаров и др., 2020). В акватории бухты Ласпи опубликованных данных по моллюскам в зарослях цистозирры не было. В июне 2023 г. средняя численность Gastropoda составила 66 экз./кг, средняя биомасса – 0,963 экз./кг. По этим показателям преобладала *T. pullus*. В эпифитоне водорослей *U. intestinalis* найдено 4 вида. Следует отметить, что данный биотоп менее изучен по сравнению с цистозиррой, а в бухте Ласпи он исследован впервые. Поскольку у этих водорослей маленький вес, то средняя численность и средняя биомасса брюхоногих моллюсков, обитающих на них, высокая – 1667 экз./кг и 7,265 г/кг соответственно. По этим показателям доминировала *R. splendida* (1493 экз./кг и 5,54 г/кг соответственно). Это эвриотопный, в том числе характерный для зарослей макрофитов вид (Маккавеева, 1979, Чухчин, 1984).

Средняя численность единственного в Черном море типичного супралиторального моллюска *M. neritoides* составила летом 2023 г. в бухте Ласпи 100 экз./м² (на расстоянии 0-0,2 м выше уреза воды численность была 75 экз./м², а на расстоянии 0,2-0,4 м выше у.в.

125 экз./м²). Моллюск обитает в щелях и различных углублениях крупных камней (валунов) и скал выше уреза воды, в зоне заплеска, прячась от палящих солнечных лучей. Это эвритермный многолетний моллюск продолжительностью жизни более 2 лет с периодом размножения с января по март. По типу питания относится к фитофагам (Чухчин, 1984). Данных по численности этого вида у побережья Крыма относительно мало. В 2016-2017 гг. средняя численность *M. neritoides* у побережья Алупки (примерно в 30 км к востоку от Ласпи) составила 90 экз./м² в нижнем вертикальном диапазоне (0 – 20 см выше уреза воды) и 271 экз./м² в верхнем диапазоне (20 – 40 см в. у. в.) (Макаров, 2017). Таким образом, численность данного вида в двух районах была выше в более высоких вертикальных диапазонах, что, вероятно, связано с меньшим уровнем прибойности в них. Что касается размерной структуры, то в бухте Ласпи преобладали особи высотой раковины 3,1-4 мм (42 %). Для сравнения, у побережья Алупки в целом доминировали моллюски высотой раковины 5,1-6 мм (53 %), однако, там исследования проводились автором во все сезоны.

Выводы. На рыхлых и галечных субстратах летом 2023 г. отмечено 9 видов Gastropoda. Средняя численность составила 194±31 экз./м², средняя биомасса 0,445±0,099 г/м². По этим показателям преобладал *Bittium reticulatum* Da Costa, 1778. В эпифитоне цистозирры найдено 3 вида, а на *Ulva intestinalis* – 4 вида брюхоногих моллюсков. Средняя численность Gastropoda была 55 и 1667 экз./кг, а средняя биомасса – 0,953 и 7,265 г/кг соответственно. В супралиторали на валунах найден типичный обитатель зоны заплеска *Melaraphe neritoides* (средняя численность 100 экз./м²). Всего в исследованных биотопах прибрежья бухты Ласпи отмечено 12 видов брюхоногих моллюсков. При сравнении с данными по Gastropoda на рыхлых субстратах в начале августа 2016 г. оказалось 4 общих вида.

Работа выполнена в рамках госзадания ФИЦ ИнБЮМ по теме «Биоразнообразие как основа устойчивого функционирования морских экосистем, критерии и научные принципы его сохранения» (№ гос. регистрации 124022400148-4).

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

- Воробьёв В.П. 1949. Бентос Азовского моря. *Труды Азово-Черноморского научно-исследовательского института морского рыбного хозяйства и океанографии*. Симферополь, Крымиздат, 1949. Вып. 13: 5–195.
- Голиков А.Н., Старобогатов Я.И. *Определитель фауны Черного и Азовского морей*. Т. 3: моллюски. Киев, Наукова думка, 1972: 60–249.
- Макаров М.В. 2005. Сезонная динамика Gastropoda на жестких искусственных рифах (молах) в акватории Севастополя (Черное море). *Наук. зап. Терноп. Нац. Пед. ун-ту. Сер. Біологія*, 2005. – Спец. Выпуск гидроэкология, № 4 (27): 146–148.
- Макаров М.В. 2017. Сезонная динамика численности *Melaraphe neritoides* Linnaeus, 1758 (Mollusca: Gastropoda) у побережья Крыма (Черное море). *Биодиагностика состояния природных и природно-техногенных систем: Материалы XV Всероссийской научно-практической конференции с международным участием. Книга 2*. Киров, 4–6 декабря 2017 г. / отв. ред. Т. Я. Ашихмина. Киров: ВятГУ, 2017: 314–316.
- Макаров М.В., Копий В.Г., Бондаренко Л.В., Витер Т.В., Подзорова Д.В. 2020. Макрозообентос зарослей водорослей *Cystoseira crinita* Duby, 1830 у берегов Крыма и Кавказа (Чёрное море). *Ученые записки Крымского федерального университета им. В.И. Вернадского. Биология. Химия*. 2020. Т. 6 (72), № 3: 97–116. DOI: 10.37279/2413-1725-2020-6-3-97-116.
- Макаров М.В. 2022. Таксоцен Gastropoda мелководья на рыхлых грунтах в некоторых районах у побережья Крыма (Черное море). *Водные биоресурсы и среда обитания*. Т. 5, № 2: 54–67. https://doi.org/10.47921/2619-1024_2022_5_2_54.
- Маккавеева Е.Б. 1979. *Беспозвоночные зарослей макрофитов Чёрного моря*. Киев, Наукова думка, 229 с.
- Песенко Ю.А. 1982. *Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях*. Москва, Наука, 1982: 288 стр.

- Ревков Н.К., Николаенко Т.В. 2002. Биоразнообразие зообентоса прибрежной зоны Южного берега Крыма (район бухты Ласпи). *Биология моря*. Т. 28, № 3: 170–180.
- Холодов В.И. 2016. *Планирование экспериментов в гидробиологических исследованиях*. Симферополь, Н. Орианда. 196 стр.
- Чухчин В.Д. 1984. *Экология брюхоногих моллюсков Чёрного моря*. Киев, Наукова думка, 176 стр.
- World register of marine species. URL: <http://www.marinespecies.org>. [Accessed 28.06.2024].

CURRENT STATE AND INTERANNUAL CHANGES IN THE TAXOCENE
OF GASTROPODA IN THE COASTAL WATERS OF LASPI BAY (THE BLACK SEA,
CRIMEA)

M.V. Makarov

Institute of biology of the southern seas of RAS, Sevastopol, Russia
makarov@ibss-ras.ru, mihaliksevast@inbox.ru

Keywords: species, abundance, biomass, trophism, biotope.

Abstract: A study of the species composition, abundance, biomass and trophic affiliation of gastropods was carried out in some biotopes of the coastal part of Laspi Bay in the summer of 2023. 9 species of Gastropoda were noted on soft and pebble soils. The average number was 194 ± 31 ind./m², the average biomass was 0.445 ± 0.099 g/m². According to these indicators, *Bittium reticulatum* Da Costa, 1778 predominated. In the epiphyton of algae *Cystoseira*, 3 species were found, and on *Ulva intestinalis* Linnaeus, 1753 – 4 species of gastropods. The average abundance of Gastropoda was 55 and 1667 ind./kg, and the average biomass was 0.953 and 7.265 g/kg, respectively. In the supralittoral zone, a typical inhabitant of the splash zone, *Melaraphe neritoides* Linnaeus, 1758 (average density 100 ind./m²), was found on boulders. A total of 12 species of gastropods were recorded in the studied biotopes of the coastal Laspi Bay. A comparison was made with data on Gastropoda on soft substrates in early August 2016. There are 4 common species in total.

**МОЛЛЮСК *MELANOPSIS PRAEMORSA* (L., 1758) КАК ПРОМЕЖУТОЧНЫЙ
ХОЗЯИН ТРЕМАТОД В ВОДОЕМАХ АЗЕРБАЙДЖАНА**

А.А. Манафов

Институт зоологии Министерства науки и образования Республики Азербайджан,
Проезд 1128, квартал 504, Баку, Азербайджан
asif_abbasoglu@mail.ru

Ключевые слова: пресноводные моллюски, *Melanopsis praemorsa*, трематоды, церкарии

Несмотря на давние традиции проведения исследований по трематодофауне пресноводных моллюсков, в настоящее время их суммарные результаты трудно признать удовлетворительными. Далеко не все группы моллюсков обследованы достаточно полно. В первую очередь объектами изучения оказались повсеместно распространенные легочные моллюски (лимнеиды, планорбиды, физиды – Gastropoda: Pulmonata), и ограниченное число видов «переднежаберных» (битинии, вальваты, живородки и т. п.). В то же время трематодофауна многих групп переднежаберных моллюсков исследована недостаточно, или вообще не исследована. С этой точки зрения особый интерес представляют виды древнего и архаичного рода *Melanopsis* (сем. Melanopsidae), в частности моллюск *Melanopsis praemorsa*

(L., 1758), северная граница ареала которого проходит по линии Южная Европа – Северное Причерноморье – Кавказ. Отдельные популяции меланописов обитают в Индии, Пакистане, на территории Средней Азии, Балканах, в странах Средиземноморья и на Кавказе (пресные водоемы в Западной и Восточной Грузии, Северо-Восточного Азербайджана, бассейн р. Куры) (Жадин и др., 1952; Иззатуллаев и др., 1984; Старобогатов, 1970).

Серьезная теоретическая и практическая значимость изучения фауны как самих моллюсков, так и их паразитов, в частности партенит и церкарий трематод, развивающихся в моллюсках *M. praemorsa*, предопределила главную цель нашего комплексного зоопаразитологического исследования, которые проводятся с 1982 года по сей день. Установлено, что, меланописы, сохраняя в целом характерную особенность разорванности ареала, встречаются в Азербайджане мозаичными пятнами разной плотности и величины. Их большие поселения в основном приурочены к водоемам бассейна Средней Куры - от границы с Грузией до Варваринского водохранилища (рр. Кура, Акстафачай, Джогаз, Шемкирчай, Гянджачай, Союхбулаг, Кюрекчай; Акстафинское, Мингечаурское, Варваринское, Шемкирское, Еникендское водохранилища; ручейки, родники, артезианы, каналы, арыки и другие водоемы южного склона Большого Кавказа и северо-восточного склона Малого Кавказа). За пределами этого участка, в нижнем течении реки Куры, вплоть до Каспийского моря, меланописы практически не были обнаружены.

Следует подчеркнуть, что до наших исследований полностью отсутствовали данные по фауне, морфологии, биологии, экологии меланописид Азербайджана, разным популяциям которых свойственна масса индивидуальных особенностей, в том числе необычно богатый комплекс фенотипически полиморфных признаков. Очень изменчива форма и размеры раковины этих моллюсков. Каждый биотоп, каждая стация водоема накладывает на раковину свой отпечаток. Изменчивость проявляется и в средних размерах раковин, и в индексах отношении высоты раковины к ширине, и в ширине отдельных завитков, а также выпуклости оборотов, глубине шва, толщине стенок, окраске. Изредка попадаются раковины с более резко выдающимися наружу краями завитков. До настоящего времени также полностью не определены многие важные показатели, касающиеся возраста, соотношения размерных групп, общей продолжительности жизни, возрастной структуры популяций и динамики изменения этой структуры во времени, распределения разных возрастных групп в заселенных ими биотопах и т.д. Выяснение этих вопросов - тема самостоятельного малакологического исследования, что не входило в задачу наших работ. Однако нам пришлось провести ряд исследований по перечисленным вопросам, без чего было бы просто невозможно осуществить анализ и интерпретацию полученных результатов паразитологических исследований, в частности анализ трематодофауны моллюсков *M. praemorsa*.

Описывая моллюсков *M. praemorsa* (syn. *M. praerosa*) из р. Кура, Жадин (Жадин, 1952) подчеркнул наличие более стройных форм меланописид в горных ручьях и родниках Кавказа. Имея ввиду важность этой информации в процессе работы с экологически различными популяциями меланописид, и на основе результатов просмотра, проверки, сравнительного анализа большого объема фактического материала из водоемов Азербайджана и Грузии, нами было составлено подробное морфологическое описание меланописид Кавказа, которое оказалось очень близким к классическому описанию *M. praemorsa* (Жадин, 1952). Результатам этих исследований посвящена специальная работа (Манафов, 2008).

Особи моллюсков, выращенные нами в лаборатории, отличались от особей из природных популяций относительно меньшими размерами и цветом раковины, что, по-видимому, совершенно естественно: на их раковинах отсутствовали отложения и обрастания, придающие разные оттенки раковинам из естественных местообитаний. Сравнительный анализ трематодофауны моллюсков из различных популяций также показал, что отдельные представители фауны трематод моллюска *M. praemorsa*, выявленные в водоемах Азербайджана, встречаются и у грузинских меланописид, что по-видимому, является веским аргументом в пользу идентичности азербайджанских и грузинских меланописид. Строгая

специфичность обнаруженных видов трематод к первым промежуточным хозяевам - моллюскам *M. praemorsa* - по-видимому неслучайно стала причиной справедливого высказывания среди паразитологов: «Паразиты знают своих хозяев лучше, чем люди». Все сказанное выше вынудило нас пока воздержаться от выделения отдельных видов рода *Melanopsis* Кавказа и сохранить за всей совокупностью выявленных форм старое видовое название *M. praemorsa* (Рис.).



Рисунок 1 – Особи из речной (А) и Куринской (Б) популяций моллюска *Melanopsis praemorsa*

По мере возможности исследованиями паразитофауны меланописид были охвачены практически все водоемы республики. Следует оговорить, что в разных водоемах наблюдается совершенно разная реакция моллюсков на заражение их партенитами, что не поддается однозначной трактовке. Например, на территории Акстафинского района, недалеко от места впадения р. Акстафачай в р. Кура, имеется родник и артезиан с высокой плотностью меланописид, численность которых местами достигает до 1300 - 1850 экз./м². Однако, высота раковины моллюсков в этих водоемах не превышает 11-12 мм. Эти показатели в среднем более чем в 2-3 раза уступают размерам особей тех же возрастов меланописид из других водоемов региона, например, близлежащих рр. Акстафачай, Джогаз, а также из водохранилищ бассейна р. Кура. Следует подчеркнуть, что до сих пор у моллюсков, взятых из этих водоемов (свыше 7 тысяч особей), ни разу не была зарегистрирована зараженность как партенитами, так и метацеркариями трематод. Причем, в тот же период зараженность партенитами трематод моллюсков из близлежащих водоемов составила примерно 11-14%, причем с очень богатым видовым разнообразием. По-видимому, отсутствие зараженности партенитами и личинками трематод у «родниковых» популяций меланописид в первую очередь обусловлено круглогодично стабильно низкой для этого региона температурой ($10-12^{\circ}\text{C} \pm 2^{\circ}\text{C}$), а также химическим составом вод этих водоемов.

Малочисленность или отсутствие меланописид в водоемах юго-восточного склона Большого Кавказа, особенно в верхних течениях рек Гахского, Загатальского и Балакенского районов, где периодически регистрируются единичные особи этих моллюсков, не позволяют установить их возможное присутствие в циркуляции трематод. По-видимому, резкое уменьшение и порой полное исчезновение меланописид из большинства рек и ручьев вышеперечисленных районов произошло после создания в бассейне Средней Куры каскада из четырех водохранилищ, которые полностью покрыли населенные меланописидами устьевые участки рек, впадающие в р. Кура. Например, по данным А.Г. Касимова, биомасса меланописид в р. Катех являлась самым высоким показателем для бентоса рек и ручьев региона и составляла 4.22 г/м² до строительства Мингечевирского водохранилища (Касымов, 1972). В период последних двух десятилетий (2004 - 2024 гг.) при тщательном осмотре рек южного склона Большого Кавказа в радиусе 80-120 км были обнаружены всего несколько особей меланописид, что не позволяет говорить о сколько-нибудь значительной их биомассе

и тем более об их участии в циркуляции трематод (эти моллюски оказались свободными от паразитов). Как явствует из наблюдений, моллюски, обитавшие в большинстве своем в нижних устьевых участках со слабым течением и с богатой растительностью, которые обеспечивали их размножение, развитие и распространение на более широкие акватории, лишившись характерных и излюбленных ими биотопов после строительства водохранилищ, не могли адаптироваться и широко распространиться в средних и верхних участках рек с быстрым течением.

Мониторинг становления популяционной структуры меланописид, а также их паразитофауны в бассейне р. Куры с 1982 года показывает, что плотность поселений этих моллюсков в большей части водоемов бассейна Средней Куры существенно изменилась за этот промежуток времени. Новые условия в значительно большей степени благоприятствовали размножению, развитию и более широкому распространению меланописид в отдельных изолированных участках, в частности, за плотинами водохранилищ, а также в широкой сети оросительных каналов, отходящих от них. В отдельных участках этих поселений плотность моллюсков превышает 2.500 - 3000 экз./м². Как правило, такие биотопы очень богаты мелкими рыбами, амфибиями, рептилиями, личинками водных насекомых, и часто посещаются различными млекопитающими и птицами, что способствует формированию богатого и уникального состава трематодофауны. Биотопическое сходство водоемов подтверждается и близостью показателей заражения моллюсков трематодами. Например, уровень зараженности моллюсков партенитами и личинками трематод в р. Джогаз и р. Акстафачай практически совпадают (14.26±0.21 и 13.46±0.33). В этом отношении не составляет исключения и другая, густонаселенная меланописидами река - Кюрекчай (15.8±0.27).

До наших исследований фрагментарные работы по фауне партенит и церкарий трематод моллюсков *M. praemorsa* были выполнены на территории Грузии, где были обнаружены церкарии 8 видов трематод, из которых 7 были описаны как новые для науки виды (Галактионов и др., 1980; Оленев, Добровольский, 1975; Оленев, 1979). У меланописид Азербайджана нами обнаружены и описаны церкарии 49 вида трематод, из которых 41 оказались новыми для науки (Манафов, 2010, 2020). Подавляющее большинство обнаруженных нами видов (27) относится к группе Xiphidiocercariae, или стилетных церкарий (отр. Plagiorchiida). Из них 24 вида относятся к морфологической группе Virgulae (надсем. Lecithodendroidea), а 3 – лишённые виргулы, к группе Microcotylae. Отряд Heterophyida представлен 8 видами, отр. Schistosomatida – двумя видами (сем. Sanguinicolidae – 1; сем. Schistosomatidae – 1). Отряд Strigeidida представлен 5 видами (подотр. Cyathocotylata – 4 вида и подотр. Strigeata – 1); семейства Echinostomatidae, Notocotylidae и Philophthalmidae Microphallidae, каждое представлено одним-двумя видами (Манафов, 2010, 2020).

В заключение следует подчеркнуть, что видовой состав трематод, использующих моллюсков *M. praemorsa* в качестве первых промежуточных хозяев, характеризуется уникальностью – он качественно отличается от паразитофауны других пресноводных моллюсков, часто обитающих в тех же водоемах, что и меланописиды. Выявленная паразитофауна меланописид характеризуется удивительным богатством и разнообразием, крайне своеобразна по своему составу, и включает ряд патогенных для человека и животных видов.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

- Галактионов К.В., Оленев А.В., Добровольский А.А. 1980. Два вида циатокотилидных церкарий из пресноводного моллюска *Melanopsis praemorsa*. *Паразитология*, 14, 4: 299-307.
- Жадин В.И. 1952. *Моллюски пресных и солоноватых вод СССР*. М.: Изд-во АН СССР, 376 с.
- Иззатуллаев З.И., Старобогатов Я.И. 1984. Род *Melanopsis* (Gastropoda, Pectinibranchia) и его представители, обитающие в водоемах СССР. *Зоол. журнал*, 63, 10: 1471-1483.

- Касымов А.Г. 1972. *Пресноводная фауна Кавказа*. Баку: Элм, 286 с.
- Манафов А.А. 2008. О видовом составе моллюсков рода *Melanopsis*. *Тр. Азербайджанского общ. зоологов*, 1: 147-152.
- Манафов А.А. 2010. *Партениты и церкарии трематод моллюска Melanopsis praemorsa (L., 1758) бассейна Средней Куры в пределах Азербайджана*. Баку: Нурлар. 260 с.
- Манафов А.А. 2020. Новые гетерофидные церкарии трематод из пресноводного моллюска *Melanopsis praemorsa* (L., 1758) из водоемов Азербайджана [New heterophide cercariae of trematodes of freshwater mollusk *Melanopsis praemorsa* (L., 1758) from reservoirs of Azerbaijan]. *Invertebrate Zoology*, 17, 3: 219–230.
- Оленев А.В., Добровольский А.А. 1975. Фауна церкарий пресноводного моллюска *Melanopsis praemorsa* (L.) из Западной Грузии. В кн.: *Эколог. и экспер. паразитол.* Л., ЛГУ, т. 1, № 1: 73-96.
- Оленев А.В. 1979. Фауна церкарий пресноводного моллюска *Melanopsis praemorsa* (L.) из Западной Грузии. В кн.: *Эколог. и экспер. паразитол.* Л., ЛГУ, т. 2, № 2: 30-41.
- Старобогатов Я.И. 1970. *Фауна моллюсков и зоогеографическое районирование континентальных водоемов*. Л.: Наука, 372 с.

MOLLUSK *MELANOPSIS PRAEMORSA* (L., 1758) AS AN INTERMEDIATE HOST
OF TREMATODES IN WATER BODIES OF AZERBAIJAN

A.A.Manafov

*Institute of Zoology of the Ministry of Science and Education of the Republic of Azerbaijan,
A.Abbaszade 1128, block 504, Baku, Azerbaijan
asif_abbasoglu@mail.ru*

Keywords: mollusk, *Melanopsis praemorsa*, trematoda, cercaria

Abstract: The review provides information on some results of long-term (1982-2024 years) complex zooparasitological studies on the species composition of both freshwater prosobranch mollusks of the genus *Melanopsis* (Gastropoda: Prosobranchia) and their parasitic fauna. Cercariae of 49 species of trematodes were found in *Melanopsis praemorsa* species from Azerbaijan. 41 of these species are new to science. Analysis of the trematodofauna of the mollusk *Melanopsis praemorsa* has revealed that it is characterized by amazing richness and diversity, is unique in its composition and practically incomparable with the parasites of pulmonate mollusks and common prosobranchs of the temperate zone. The fauna includes a number of species that are pathogenic to humans and animals.

ПРЕСНОВОДНЫЕ МОЛЛЮСКИ КАЗАХСТАНА: ПРЕДВАРИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ТАКСОНОМИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ

И.О. Нехаев^{1,2}, А.А. Ишаева¹, М.В. Винарский², Е.С. Бабушкин^{3,4}

¹Институт Зоологии, Алматы, Казахстан

²Санкт-Петербургский государственный университет, Санкт-Петербург, Россия

³Сургутский государственный университет, Сургут, Россия

⁴Тюменский научный центр, Тюмень, Россия

inekhaev@gmail.com

Ключевые слова: Центральная Азия, двустворчатые моллюски, брюхоногие моллюски, биологическое разнообразие, фауна

Казахстан – большой континентальный регион в центральной Азии. Большую часть территории страны занимает плоская равнина со степными (на севере) и пустынными (в южных регионах) ландшафтами. На востоке и юго-востоке страны находятся крупные горные хребты (Тянь-Шань, Алтай). Крупнейшие реки на территории страны – Иртыш, Урал и Сырдарья – находятся преимущественно в приграничных районах, тогда как в центральной части Казахстана располагаются более мелкие водотоки. Самые крупные озёра Казахстана – солонатоводные (Каспийское море, Балхаш). Всего в регионе принято выделять восемь крупных водосборных бассейнов: Урало-Каспийский, Тобол-Тургайский, Ишимский, Арало-Сырдарьинский, Шу-Таласский, Нура-Сарысуский, Иртышский, Балхаш-Алакольский (Тюменев, 2008).

Первые разрозненные сведения о моллюсках территории Казахстана были опубликованы во второй половине 18-го века, и в дальнейшем дополнены и расширены в фаунистических сводках, посвящённых Палеарктике в целом или отдельно Сибири и Центральной Азии. Результаты более поздних многочисленных систематических фаунистических исследований основных речных бассейнов Сибири и Центральной Азии были обобщены в сводке В.И. Жадина (1952). В этом исследовании пресноводные водотоки Казахстана в основном были представлены бассейнами рек Урал (44 вида), Сыр-Дарья (20 видов) и озера Балхаш (13 видов). Однако, не совсем ясно, сколько видов было отмечено непосредственно на территории современного Казахстана, поскольку конкретных локалитетов В.И. Жадин не указывал, а часть водосборных бассейнов находится за границами Республики. Например, список видов для Сыр-Дарья включал также виды, известные только из озера Иссык-Куль.

В дальнейшем появились более подробные, но локальные фаунистические работы, охватывавшие отдельные северный Казахстан (Кривошеина, Старобогатов, 1973; (Фролова, 1984). Материалы о распространении представителей отдельных семейств и родов моллюсков были представлены в многочисленных таксономических сводках для обширной территории Палеарктики.

Тем не менее попыток систематически обобщить сведения о пресноводной малакофауне Казахстана до сих пор не было. Целью нашего исследования является обобщение имеющихся сведений о пресноводных моллюсках территории Казахстана.

Настоящая работа базируется на изучении коллекционных материалов (Зоологический Институт РАН (Санкт-Петербург, Россия), Института Зоологии КН МНВО РК (Алматы, Казахстан), Гётеборгского музея естественной истории (Гётеборг, Швеция)), собственных сборов авторов, выполненных в период с 2002 по 2023 годы и более чем 47 литературных источниках.

Все находки моллюсков были геолоцированы с максимально возможной точностью и соотнесены с основными восемью водосборными бассейнами. Построение карт и географическая привязка находок была проведена в QGIS. Обобщение и предварительный

анализ данных были проведены в MS Excel. Кластерная дендрограмма сходства с использованием индекса Дайса была построена в Python с использованием библиотеки SciPy.

В настоящем исследовании принят «консервативный» подход к систематике моллюсков, в соответствии с каталогом М.В. Винарского и Ю.И. Кантора (Vinarski, Kantor, 2016), то есть в качестве валидных рассматриваются только виды, помеченные как «generally accepted taxa». Исключения были сделаны для ряда эндемиков (или возможных эндемиков) Центральной Азии, проверка таксономического статуса которых требует дополнительных исследований (например *Bithynia caerulans* Westerlund, 1896 или *Polypylis almaatina* Starobogatov et Mamilova, 1970).

В регионах с большим количеством солоноватоводных местообитаний из-за недостатка сведений не всегда удаётся определить, где именно обитает моллюск – в солоноватой или пресной воде. В этом случае мы включали в список виды, которые относятся к родам, заселяющим полностью или преимущественно пресноводные местообитания в других частях ареала (например, *Bithynia caerulans*), и не включали преимущественно солоноватоводные таксоны (например большинство Hydrobiidae в широком смысле), если их обнаружение в пресных водах точно не подтверждено.

Полученная база данных основана на более чем 2086 записях о находках моллюсков на территории Казахстана. Из них 1088 – оригинальные данные, базирующиеся на собственных сборах и пересмотре музейных коллекций, а 988 – указания по литературным источникам. Итоговый список включает в себя 115 видов пресноводных моллюсков, из которых 77 видов – брюхоногие моллюски, а 38 видов – двустворчатые.

Распределение видового богатства и записей по водосборным бассейнам показано на Рисунке 1. Самыми богатыми по общему числу видов оказались северные регионы, находящиеся в степной зоне (бассейны Иртыша и Ишима), а самыми бедными – бассейны юга (Арало-Сырдарьинский и Шу-Таласский).

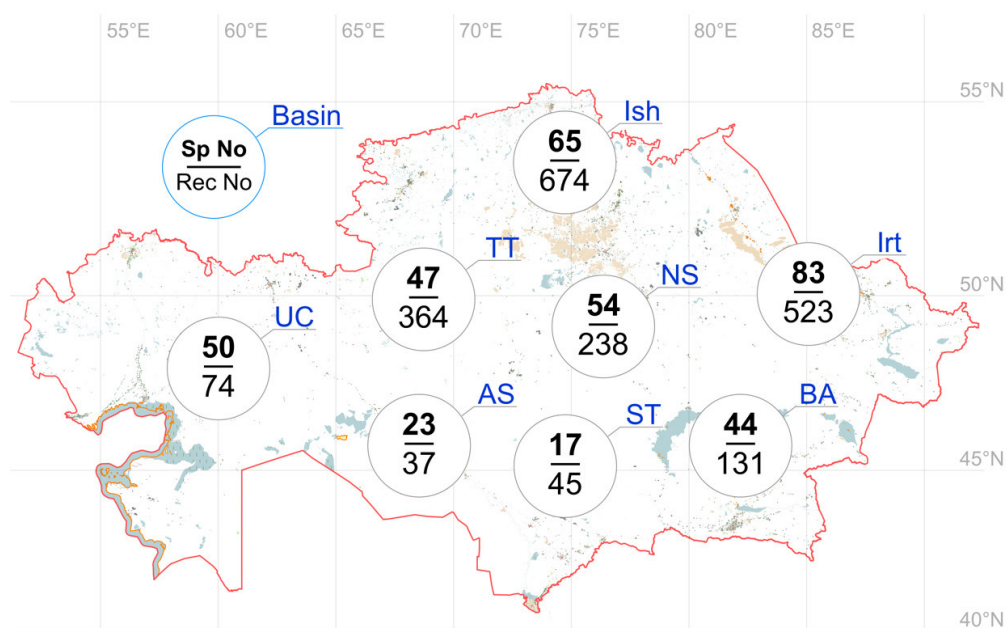


Рисунок 1 – распределение числа видов (Sp No) находок (Rec No) пресноводных моллюсков в водосборных бассейнах (Basin) на территории Казахстана. AS – Арало-Сырдарьинский, BA – Балхаш-Алакольский, Irt – Иртышский, Ish – Ишимский, NS – Нура-Сарысуский, ST – Шу-Таласский, TT – Тобол-Тургайский, UC – Урало-Каспийский.

Фауна пресноводных моллюсков Казахстана включает большое число видов, общих с Европой и Западной Сибирью. На территории этой страны практически отсутствуют таксоны родового уровня эндемичные для каких-то отдельных локальных физико-географических регионов, частично или полностью находящихся на исследованной территории. Среди родов,

эндемичных для отдельных районов Центральной Азии в Казахстане отмечены единичные представители родов *Sibirobythinella* Johansen et Starobogatov, 1982 и *Martensamnicola* Izzatullaev, Sitnikova & Starobogatov, 1985.

Водосборные бассейны сильно различаются между собой по фауне пресноводных моллюсков. Общими для всех бассейнов оказались лишь шесть видов: *Gyraulus acronicus* (Férussac, 1807), *Galba truncatula* (Müller, 1774), *Stagnicola saridalensis* (Mozley, 1934), *Peregriana peregra* (Müller, 1774), *Lymnaea stagnalis* (Linnaeus, 1758) и *Kazakhlymnaea taurica kazakensis* (Mozley, 1934).

Водосборные бассейны группируются в два крупных кластера, в первый из которых входят водосборные бассейны юга Казахстана, включающие горные регионы Тянь-Шаня (рис. 2). Остальные водосборные бассейны (включая южные, практически не включающие горные территории) собраны в другой кластер, внутри которого не наблюдается четкой группировки.

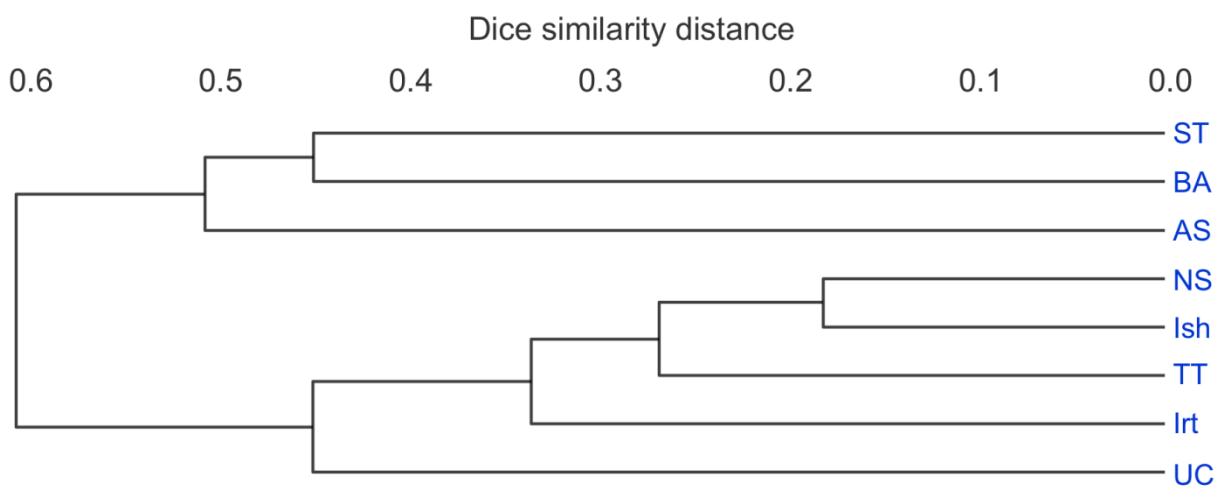


Рисунок 2 – Кластерная дендрограмма водосборных бассейнов по индексу сходства Дайса. AS – Арало-Сырдарьинский, BA – Балхаш-Алакольский, Irt – Иртышский, Ish – Ишимский, NS – Нура-Сарысуский, ST – Шу-Таласский, TT – Тобол-Тургайский, UC – Урало-Каспийский.

По меньшей мере семь видов пресноводных моллюсков в фауне Казахстана небиотические. При этом часть из них (*Corbicula fluminalis* (Müller, 1774), *Sinanodonta woodiana* (Lea, 1834), *Sinanodonta lauta* (Martens, 1877), *Physella acuta* (Draparnaud, 1805)) однозначно являются инвазивными и их появление, вероятно связано с деятельностью человека. Для другой группы видов (*Unio tumidus* Philipsson, 1788, *Lithoglyphus naticoides* (Pfeiffer, 1828) и *Viviparus viviparus* (Linnaeus, 1758)) вероятным является реколонизация прежнего ареала, который они могли занимать ранее.

Исследование выполнено при поддержке Министерства науки и высшего образования Республики Казахстан (грант AP22783298).

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

- Жадин В.И. 1952. Моллюски пресных и солоноватых вод СССР. Изд-во Академии Наук СССР, Ленинград, 376 с.
- Кривошеина Л.В., Старобогатов Я.И. 1973. Состав и зоогеографическая характеристика пресноводной малакофауны горной части бассейна верхнего Иртыша. *Зоологический Журнал*, 52: 348-355.
- Фролова Е.С. 1984. Пресноводные моллюски северного Казахстана и их роль в биомассе и природных комплексах. В кн. *Заметки по флоре и фауне Сибири*. Изд-во Томского Университета, Томск. С. 42-50.

- Тюменев С.Д. 2008. *Водные ресурсы и водообеспеченность территории Казахстана*. Изд-во КазНТУ, Алматы, 267 с.
- Vinarski M.V., Kantor Y.I. 2016. *Analytical catalogue of fresh and brackish water Molluscs of Russia and Adjacent Countries*. KMK Scientific Press Ltd., Moscow, 544 pp.

FRESHWATER MOLLUSKS OF KAZAKHSTAN: PRELIMINARY ANALYSIS OF TAXONOMIC DIVERSITY

I.O. Nekhaev^{1,2}, A.A. Ishaeva¹, M.V. Vinarski², E.S. Babushkin^{3,4}

¹*Institute of Zoology, Almaty, Kazakhstan*

²*Saint Petersburg State University, Saint Petersburg, Russia*

³*Surgut State University, Surgut, Russia*

⁴*Tyumen Scientific Center, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences, Tyumen, Russia.*

inekhaev@gmail.com

Keywords: Central Asia, gastropods, bivalves, biodiversity

Abstract: Kazakhstan is a large continental region in Central Asia, characterized by predominantly flat landscapes and mountainous systems in the east and south. The goal of this study was to evaluate the taxonomic diversity of freshwater mollusks in Kazakhstan based on original samples, museum collections, and literary sources. A total of 77 species of gastropods and 38 species of bivalves were recorded for the territory. Overall, the species composition is similar to that of Europe and Western Siberia. No endemic genera or higher taxonomic levels were found in the studied area. The northern regions of Kazakhstan were the richest in species diversity. The eight catchment basins considered for mollusk fauna were divided into two groups: one consisting of the three southernmost basins, and the other comprising the remaining basins.

ОЦЕНКА РАЗНООБРАЗИЯ МОРСКИХ РАКОВИННЫХ БРЮХОНОГИХ МОЛЛЮСКОВ В МОРЯХ ВОСТОЧНОЙ АРКТИКИ

И.О. Нехаев¹, Е.М. Чабан², О.Л. Зимина^{2,3}, З.Ю. Румянцева³, А.А. Ишаева⁴,
Б.И. Сиренко²

¹*Санкт-Петербургский государственный университет, Санкт-Петербург, Россия*

²*Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург, Россия*

³*Мурманский морской биологический институт РАН, Мурманск, Россия*

⁴*Институт Зоологии, Алматы, Казахстан*

inekhaev@gmail.com

Ключевые слова: биологическое разнообразие, фауна, история науки, шельф, батиналь

Северный Ледовитый океан и его моря являются, самой труднодоступной для изучения морской территорией на планете. Суровые климатические условия на большей его части (за исключением окраинных морей) сами по себе сильно ограничивают возможности проведения морских экспедиций, а кроме того, обуславливают и слабое хозяйственное использование территории. Это, в свою очередь, приводит и к меньшему, по сравнению с более южными и продуктивными районами, интересу для рыбохозяйственных и промышленных исследований Арктики, которые часто служат драйверами в исследовательских проектах в области морской биологии.

К настоящему времени считается, что донная фауна арктических морей сравнительно бедная и представлена широко распространёнными видами. Тем не менее паттерны её распределения известны лишь в общих чертах, а биогеографическая регионализация не разработана даже для большей части шельфовых регионов. Современное состояние изученности донной фауны наиболее подробно обобщено в сборниках «Исследования фауны морей» и, в частности, в *Check-list of free-living invertebrates ...*. Отдельные монографические исследования есть только для сравнительно небольшого количества таксонов брюхоногих моллюсков, в основном принадлежащих к отряду Neogastropoda (подкласс Caenogastropoda), с единственным исключением для семейства Trochidae (подкласс Vetigastropoda).

Целью настоящего обзора станет оценка степени изученности и разнообразия раковинных брюхоногих моллюсков восточной Арктики. Рассматриваемый здесь регион включает в себя большую часть Баренцева моря (к востоку от полуострова Варангер), Белое море, Карское море, море Лаптевых, Восточно-Сибирское море, западную часть Чукотского моря (западнее Берингова пролива) и часть Арктического бассейна, входящий в восточное полушарие.

Для этого исследования нами были изучены коллекционные материалы (включая типовые), хранящиеся в большом числе научных организаций: Зоологическом институте РАН (Санкт-Петербург, Россия), Зоологическом музее университета Осло (Норвегия), Зоологическом музее университета Бергена (Норвегия), Шведском музее естественной истории (Стокгольм), Датском музее естественной истории (Копенгаген), Институте океанологии Китайской академии наук (Циньдао, Китай), Беломорской биологической станции Московского государственного университета (Пояконда, Россия), Институте океанологии РАН (Москва, Россия) и Национальном научном центре морской биологии РАН (Владивосток, Россия). Кроме того, были обработаны материалы не менее сотни недавних рейсов и береговых экспедиций в разные районы Арктики, а также были обобщены доступные достоверные литературные источники.

Рассматриваемый регион крайне неоднороден по условиям обитания. Западная его часть (Белое море и частично – Баренцево) находятся под влиянием тёплого Североатлантического течения, которое делает климат региона более тёплым. Сибирские моря сильно подвержены стоку крупных рек. Это обуславливает распреснение южной части морей и влияет на состав донных осадков. Также сток сибирских рек во многом формирует трансполярный дрейфовый поток, переносящий водные массы над Арктическим бассейном из Сибирских морей в Атлантику. Окраинные моря Арктики находятся преимущественно на шельфе и имеют незначительную глубину (обычно не более 300-400 метров). Центральная часть Северного Ледовитого океана (Арктический бассейн) представляет собой абиссальную равнину, пересечённую океаническими хребтами.

Систематические исследования донной фауны (включая моллюсков) восточной Арктики начались во второй половине 19-го века и долгое время ограничивались только прибрежными районами Кольского полуострова и (позднее) юга Новой Земли. Первые научные данные о фауне сибирских морей были получены в ходе нескольких экспедиций конца 19-го века, самой известной из которых была шведская экспедиция на судне «Вега» 1878-1879 годов. В начале 20-го века по мере развития ледокольного флота начались регулярные (в том числе мониторинговые) экспедиционные работы в Сибирских морях и открытых районах Баренцева моря, которые в той или иной степени продолжаются и до сих пор. Если на ранних этапах исследований моллюсков собирали преимущественно донными тралами и драгами, то примерно с середины 20-го века основным инструментом сбора стал дночерпатель. Особенностью более поздних этапов исследования по сравнению с ранними было то, что их результаты в большинстве случаев оставались неопубликованными, а материалы – не депонировались в музейные коллекции. Поэтому сведения о фауне многих районов Арктики до сих пор в большей степени базируются на менее подробных, но хорошо описанных и сохранившихся материалах ранних экспедиций. В настоящей работе рассматриваются все таксоны, входящие в класс Gastropoda за исключением Sacoglossa и

Nudibranchia. Несмотря на то, что отдельные представители (рода и семейства) внутри рассматриваемой группы моллюсков могут быть лишены раковины во взрослом состоянии, для простоты они все будут называться «раковинными брюхоногими моллюсками».

Всего в арктических морях известен 251 вид раковинных брюхоногих моллюсков. В Баренцевом море отмечено 202 вида, в Белом – 87, в Карском – 121, в море Лаптевых – 122, в Восточно-Сибирском – 97, в Чукотском – 93. В Центральном Арктическом бассейне – 18 видов.

Баренцево море – самое богатое по видовому составу, но и самое неоднородное по его распределению. Строго говоря, его юго-западная часть не является в полной мере арктическим регионом и обычно рассматривается как часть бореального зоогеографического выдела, в который проникает арктическая фауна. Соответственно, распространение значительной части видов не доходит до его восточной и северо-восточной частей. Примечательно, что единичные виды или даже видовые комплексы могут проникать в крайние северные районы Баренцева моря, но, по-видимому, имеют ограниченное распространение.

Прибрежные регионы Баренцева моря довольно сильно различаются между собой по фауне моллюсков. Их кластеризация по видовому составу не поддерживает гипотезы разделения районов на «арктические» и «бореальные». Проведённая кластеризация станций, выполненных в открытом море, показала наличие нескольких видовых комплексов, географически приуроченных к разным его частям.

Фауна Белого моря самая бедная из всех изученных регионов. Большая часть беломорского разнообразия представлена бореальными (на литорали и в верхней сублиторали) и массовыми бореально-арктическими видами. По сути, оно представляет собой обеднённую фауну бореального Мурманского берега Баренцева моря.

Фаунистическая изученность сибирских морей падает в направлении от Карского моря к Чукотскому, что, по-видимому, и обуславливает наблюдаемое обеднение фауны. В настоящий момент сведения о распространении брюхоногих моллюсков в них недостаточно подробны, чтобы выявить паттерны их локального распространения в каждом из морей отдельно. Однако, общим для большинства сибирских морей (кроме Чукотского) является изменение фауны от южных мелководных регионов (подверженных пресноводному стоку) к континентальному склону.

Наблюдаемая бедность фауны Арктического бассейна может быть связана не только с плохой изученностью, региона, но вероятно отражает и общую бедность фауны моллюсков, характерную для глубоководных районов в высоких широтах. В целом батимальная фауна Арктического бассейна ближе к таковой батииали Норвежского моря, чем к фауне шельфа. На пути трансполярного дрейфового потока нами были обнаружены виды, свидетельствующие о наличии там экосистем, использующих энергию мёртвой древесины. Этот тип экосистем ранее был неизвестен из открытой части Северного Ледовитого Океана.

DIVERSITY ASSESSMENT OF SHELL-BEARING GASTROPODS IN THE EASTERN ARCTIC SEAS

I.O. Nekhaev¹, E.M. Chaban², O.L. Zimina^{2,3}, Z.Y. Rumyantseva³, A.A. Ishaeva⁴,
B.I. Sirenko²

¹*Saint Petersburg State University, Saint Petersburg, Russia*

²*Zoological Institute of RAS, Saint Petersburg, Russia*

³*Murmansk Marine Biological Institute of RAS, Murmansk, Russia*

⁴*Institute of Zoology, Almaty, Kazakhstan*

inekhaev@gmail.com

Keywords: biological diversity, fauna, history of science, shelf, bathyal

Abstract: The fauna of the Arctic shell gastropods was assessed on the basis of museum collections, original expedition collections and literary sources. A total of 251 species of shell-bearing gastropods are known in the Arctic seas. 202 species have been recorded in the Barents Sea, 87 in the White Sea, 121 in the Kara Sea, 122 in the Laptev Sea, 97 in the East Siberian Sea, 93 in the Chukchi Sea. There are 18 species in the Central Arctic Basin.

ОСОБЕННОСТИ РАЗМНОЖЕНИЯ ПОСЕЛЕНИЙ ДВУСТВОРЧАТОГО МОЛЛЮСКА *MACOMA CALCAREA* (GMELIN, 1791) В ЗАЛИВЕ ГРЕН-ФЬОРД (ШПИЦБЕРГЕН) И У ПОБЕРЕЖЬЯ АРХИПЕЛАГА НОВАЯ ЗЕМЛЯ

А.Э. Носкович

*Мурманский морской биологический институт РАН, г. Мурманск, Россия,
noskovich@mmbi.info*

Ключевые слова: двустворчатый моллюск, *Macoma calcarea*, особенности размножения, залив Грен-фьорд, прибрежье архипелага Новая Земля

Арктические морские экосистемы претерпевают ряд серьезных быстрых изменений в связи с продолжающимися климатическими трансформациями, но существует недостаточно знаний о том, как эти изменения условий окружающей среды могут повлиять на репродуктивные циклы донных организмов (Reed et al., 2021). На примере одного из массовых видов двустворчатых моллюсков – *Macoma calcarea* мы хотели посмотреть, влияют ли совокупные эффекты потепления на репродуктивные процессы у донных двустворчатых моллюсков.

Материал, использованный в работе, был собран сотрудниками Мурманского морского биологического института РАН в нескольких морских экспедициях на НИС «Дальние Зеленцы» (Рис. 1). Пробы были собраны в восточной части Баренцева моря у побережья архипелага Новая Земля в августе 2006 г. (температура – от -1.3 до 1.3, глубина – от 60 до 197 м, соленость – от 34.7 до 35.2) и 2007 г. (температура – от -1.8 до 0.5°C, глубина – от 65 до 203 м, соленость – 34.6 до 34.9). Также пробы были отобраны в заливе Грен-фьорд о. Западный Шпицберген в ноябре–декабре 2015 г. (температура – от 2.6 до 3.4°C, глубина – от 71 до 141 м, соленость – 34.9‰) и в июне-июле 2019 г. (температура – от 3.4 до 4.7°C, глубина – от 87 до 139 м, соленость – от 34.5 до 34.8‰). Некоторые аспекты биологии этого вида моллюсков уже были рассмотрены мною ранее в данных районах (Носкович, 2021а,б, 2022), в этой же работе я предоставляю информацию по станциям у Новой Земли, которые не были рассмотрены ранее, а также дополняю сведения о репродуктивной биологии маком в заливе Грен-фьорд.

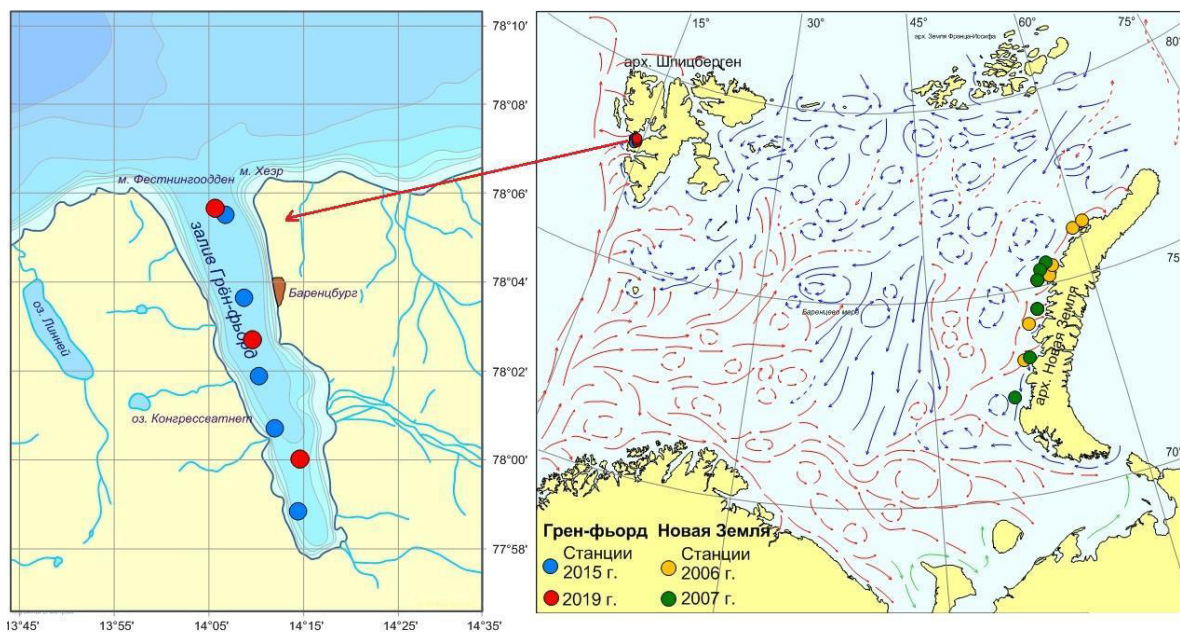


Рисунок 1 – Карта-схема мест отбора проб

Пробы собирали с помощью дночерпателя Ван-Вина с площадью захвата 0.1 м² в трехкратной повторности, затем промывали через сито с размером ячеек 0.5 и 0.7 мм и фиксировали 4% раствором формалина, далее сортированные пробы переводили в 75% раствор этилового спирта, после чего исследовали их под стереомикроскопом Motic-400K на выявление образцов *Macoma calcarea*.

У каждой особи измеряли длину раковины штангенциркулем с точностью до 0.1 мм, у мелких экземпляров – с помощью окулярной линейки бинокулярного микроскопа. Возраст определяли по внешней морфологии раковины.

Пол и стадии гаметогенеза моллюсков определяли под микроскопом «Микмед-6» по числу, строению и размерам половых клеток в гонадах. Диаметр ооцитов измеряли с помощью окулярной линейки. Если при вскрытии моллюска гонады отсутствовали, считали, что данный моллюск неполовозрелый.

Стадии зрелости гонад анализировали только у самок. Основные этапы гаметогенеза оценивали по Чипперфильду (Chipperfield, 1953):

- I стадия – начало гаметогенеза (на препарате различимы мелкие ооциты);
- II стадия – активный гаметогенез (преобладают крупные прикрепленные ооциты);
- III стадия – преднерестовая (многочисленные крупные свободнолежащие ооциты, готовые к вымету);
- IV стадия – нерестовая (редкие невыметанные зрелые гаметы);
- V стадия – посленерестовая (половые клетки на препаратах гонад не видны).

Все гистологические препараты были сфотографированы при увеличениях x100. Всего было изучено 688 моллюсков.

Соответствие соотношения половозрелых и неполовозрелых особей, а также полов проверяли на основе критерия χ^2 (уровень значимости $p \leq 0.05$). Все статистические расчеты проводились в программе Past 4.13.

В среднем, в заливе Грен-фьорд численность моллюсков *Macoma calcarea* оказалась выше, чем у берегов Новой Земли, а биомасса в обоих районах схожа.

В Грен-фьорде и у берегов Новой Земли достоверно доминировали половозрелые особи ($\chi^2 = 16.9$, $p < 0.0001$; $\chi^2 = 11.5$, $p = 0.0006$). Однако в осенние и зимние месяцы наблюдается большое количество неполовозрелых моллюсков (Рис. 2). В заливе Грен-фьорд отмечено не значимое преобладание самок над самцами ($\chi^2 = 0.04$, $p = 0.83$), а у Новой Земли, наоборот, самцов ($\chi^2 = 0.56$, $p = 0.45$) (Рис. 2). Размеры раковины самок у побережья архипелага Новая Земля варьировали от 5.4 до 39.2 мм, а самцов – от 7.1 до 38.7

мм, а в заливе Грен-фьорд были встречены самки с размерами раковины от 4.1 до 39.5 мм и самцы с размерами от 4.4. до 28.5 мм.

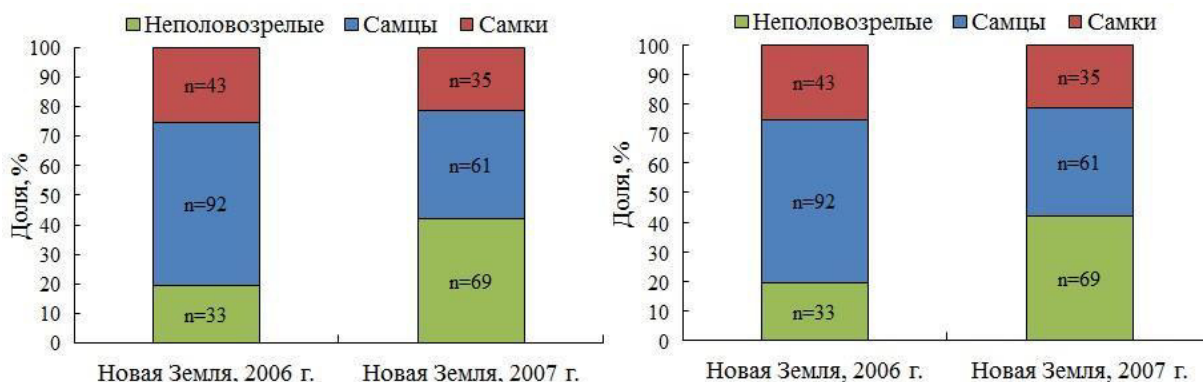


Рисунок 2 – Соотношение половозрелых и непополовозрелых особей и полов моллюсков *Macoma calcarea*

В заливе Грен-фьорд моллюски *M. calcarea* достигают половой зрелости при меньшей длине раковины (4.1 мм – самки, 4.4 мм – самцы) и меньшем возрасте (от 2 лет), чем у арх. Новая Земля (5.4 – самки, 7.1 мм – самцы, от 3 лет). Также, можно отметить, что самки достигают половой зрелости при меньшей длине раковины, чем самцы в обоих районах исследования. Популяция *Macoma calcarea* с преобладанием самок в более теплом районе на Шпицбергене, меньшими размерами наступления половой зрелости, а также большим количеством молодежи при высокой плотности свидетельствует об интенсивных репродуктивных процессах в данной популяции. Для сравнения, в заливе Диско было обнаружено сбалансированное соотношение полов, а менее благоприятные условия обитания в этом районе также привели к более позднему созреванию, минимальный размер зрелого моллюска составлял 9 мм (Petersen, 1978).

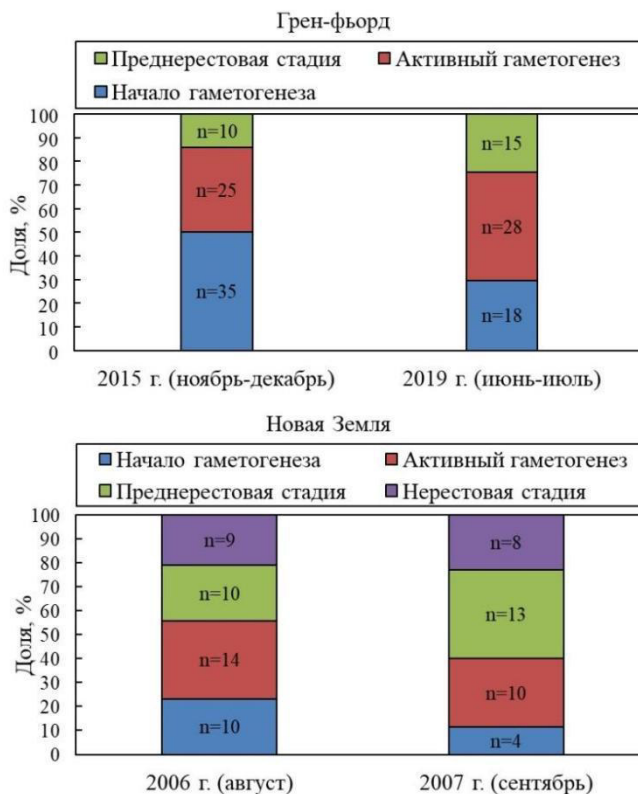


Рисунок 3 – Стадии гаметогенеза у самок *M. calcarea* в разные сезоны

В заливе Грен-фьорд в зимние месяцы большее количество самок находилось на начальной стадии гаметогенеза, а в летние – преобладали в активной фазе (Рис. 3). Размеры ооцитов варьировали от 30 до 160 мкм в зависимости от стадии. У берегов Новой Земли в августе большинство самок находилось в активной фазе, а в сентябре – в преднерестовой стадии. Только в этом районе у самок отмечается стадия нереста (Рис. 3). Размеры ооцитов в целом варьировали от 30 до 200 мкм. Известно, что в прибрежье Гренландии и западной части Балтийского моря размеры зрелых яйцеклеток моллюсков *M. calcarea* составляли 95 мкм (Ockelmann, 1958; Oertzen, 1972), что гораздо мельче размеров яйцеклеток особей из Белого моря – 200 мкм (Наумов, 2006).

У моллюсков *M. calcarea* в обоих районах исследования период размножения растянут во времени. Известно, что в Балтийском море личинки *M. calcarea* оседают в зимние и весенние месяцы (Oertzen, 1972). В водах Гренландии в периоды с очень низкой температурой воды (-1.7°C) моллюски размножаются не каждый год, а личинки не оседают, однако при наступлении благоприятных температурных условий возможны две волны нереста: в марте–апреле и июле–августе (Ockelmann, 1958).

В обоих районах исследования размножение маком характеризуется довольно равномерным пополнением и выживаемостью молоди, однако в более тепловодном районе Западного Шпицбергена репродуктивные процессы протекают более интенсивно. Наибольшая численность особей *Macoma calcarea* отмечена в заливе Грен-фьорд, а биомасса схожа в обоих районах. В выборках размерно-возрастная структура моллюсков статистически не различается, она представлена различными размерными и возрастными классами и относительно большим количеством молоди. В обоих районах исследования преобладали половозрелые особи. Соотношение полов в заливе Грен-фьорд смещено в сторону самок, а у берегов Новой Земли – самцов. Половая зрелость моллюсков *M. calcarea* в заливе Грен-фьорд наступает при меньших размерах раковины и меньшем возрасте (от двух лет), чем у берегов Новой Земли. У моллюсков *M. calcarea* период размножения растянут во времени в обоих районах исследования. Самки на стадии нереста отмечены только у берегов Новой Земли.

Таким образом, полученные результаты позволяют прогнозировать, как изменится популяция *Macoma calcarea* в холодноводных районах обитания, если потепление в арктических морях продолжится. Поселение *M. calcarea* у берегов Новой Земли может стать более многочисленным, с большим количеством молоди, а размножение может происходить более интенсивно и число самок может возрасти.

Работа выполнена по теме 9-19-01 «Донные биоценозы Баренцева моря, его водосборного бассейна и сопредельных вод в современных условиях» в рамках государственного задания № 122020900044-2.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

- Наумов А.Д. *Двустворчатые моллюски Белого моря. Опыт эколого-фаунистического анализа*, Санкт-Петербург: Зоологический институт РАН, 2006, 367 стр.
- Носкович А.Э., 2021а. Пространственное распределение, рост и размножение двустворчатого моллюска *Macoma calcarea* (Gmelin, 1791) у берегов Новой Земли. *Биология моря*, 47(1): 45-53.
- Носкович А.Э., 2021б. Особенности распределения и биологии двустворчатого моллюска *Macoma calcarea* (Gmelin, 1791) в заливе Грен-фьорд (архипелаг Шпицберген). *Труды Кольского научного центра РАН. Океанология*, 12(3): 97-105. DOI: 10.37614/2307-5252.2021.3.9.013
- Носкович А.Э., 2022. Особенности биологии двустворчатого моллюска *Macoma calcarea* (Gmelin, 1791) из фьордов Западного Шпицбергена. *Труды Кольского научного центра РАН. Океанология*, 13(4), 10: 67-77. DOI: 10.37614/2307-5252.2022.4.10.007
- Reed A.J., Godbold J.A., Solan M., Grange L.J., 2021. Invariant Gametogenic Response of Dominant Infaunal Bivalves From the Arctic Under Ambient and Near-Future Climate

Change Conditions. *Front. Mar. Sci. Sec. Global Change and the Future Ocean*, 8. Article: 576746

- Chipperfield P.W., 1953. Observation on the breeding and settlement of *Mytilus edulis* (L.) in the British waters. *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.*, 32(2): 449-476.
- Ockelmann W.K., 1958. The zoology of East Greenland: Marine Lamellibranchiata. *Medd. Groenl.*, 122(4): 256.
- Oertzen J.-A., 1972. Cycles and rates of reproduction of six Baltic Sea bivalves of different zoogeographical origin. *Mar. Biol.*, 14: 143-149.
- Petersen G.H., 1978. Life cycles and population dynamics of marine benthic bivalves from the Disko Bugt area of West Greenland. *Ophelia*, 17(1): 95-120.

FEATURES OF REPRODUCTION OF SETTLEMENTS OF THE BIVALVE MOLLUSCA
MACOMA CALCAREA (GMELIN, 1791) IN THE BAY OF GREN FJORD (SPITSBERGEN)
AND OFF THE COAST OF THE NOVAYA ZEMLYA ARCHIPELAGO

Noskovich A.E.

Murmansk Marine Biological Institute of the Russian Academy of Sciences, Murmansk, Russia
noskovich@mmbi.info

Keywords: bivalve, *Macoma calcarea*, reproduction features, Grenfjord Bay, coast of the Novaya Zemlya archipelago.

Abstract: In order to study the influence of changes in environmental conditions on the reproductive cycles of benthic organisms, we studied the reproductive characteristics (sexual structure, size of puberty, stages of gonad maturity, oocyte size) of the bivalve mollusk *M. calcarea* in the western part of the Spitsbergen archipelago (Grenfjord Bay) and eastern parts of the Barents Sea (coast of the Novaya Zemlya archipelago). In the warmer waters of Grenfjord, intensive reproductive processes were observed in the *M. calcarea* population. In this area, females reach sexual maturity with a shorter shell length than males and individuals from other areas of the Barents Sea; in terms of sex ratio, females dominate over males, and a large number of juveniles are noted. Females at the spawning stage were found only near Novaya Zemlya. The diameter of oocytes generally varied from 30 to 200 μm depending on the stage of maturity. In the mollusks *M. calcarea*, the breeding season is extended in time in both study areas.

МОЛЛЮСКИ ПОЗДНЕГО ГОЛОЦЕНА В ОТЛОЖЕНИЯХ ДОЛИНЫ
Р. СЫРКИ (ПЕРМСКОЕ ПРИКАМЬЕ)

Н.Б. Овчанкова¹, Г. Назаров²

¹*Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург, Россия*

²*Пермский государственный национальный исследовательский университет, Пермь, Россия*

Nadezhda.Ovchankova@zin.ru

Ключевые слова: моллюски, малакокомплекс, голоцен.

Моллюски – вторая по видовому богатству группа животных после членистоногих, в составе которой по современным оценкам насчитывается около 200 тыс. видов (Ponder, Lindberg, 2008; Ponder et al., 2020). На земном шаре моллюски распространены практически повсеместно, за исключением центральных частей песчаных пустынь, зон вечных снегов и некоторых гипергалинных водоёмов (Шилейко, Кантор, 1994).

Моллюски являются существенным компонентом зообиоты многих экосистем, достигая в каждой из жизненных сред значительного количественного развития (Хохуткин и др., 2000). Пресноводные моллюски играют важную роль на разных уровнях функционирования пресноводных экосистем: от средообразующего действия крупных скоплений двустворчатых моллюсков до значения в трофических сетях, трансформации веществ и потоках энергии (Кияшко, 2016). Наземные моллюски включаются в биологический круговорот почвенных биоценозов как сапротрофные животные, принимая участие в разложении и минерализации органических веществ (Увалиева, 1990).

Велико биостратиграфическое значение ископаемых раковин моллюсков. Смена ископаемых малакокомплексов в пределах речных бассейнов может служить палеонтологической основой для детальной стратиграфии отложений (Данукалова, 1990, 2010; Жидовинов, Каневская, 2013; Силантьев, 2016). По результатам изучения фауны ископаемых моллюсков в отложениях можно реконструировать палеогеоэкологическую обстановку обитания биоты, существовавшую на исследуемой территории в былые геологические эпохи (Яковлев и др., 2003, 2004; Данукалова и др., 2018; Осипова, Данукалова, 2021). Данные по видовому составу и экологии видов, чьи ископаемые раковины были обнаружены, сопоставимы с климатическими изменениями, связанными с чередованием похолоданий и потеплений в ледниковые и послеледниковые периоды соответственно (Кузнецов и др., 1998).

Учитывая большое экосистемное и биостратиграфическое значение моллюсков, актуальными являются задачи исследования современных и ископаемых малакофаун отдельных регионов, без которого невозможно разрешение проблем систематики, биогеографии, фауногенеза, стратиграфии и экологии.

Полевой этап исследования проходил в Суксунском районе Пермского края на участке нижнего течения р. Сырки в августе 2020 г. и мае 2021 г (Рис. 1). На этапе полевых исследований были описаны четыре обнажения пойменной террасы р. Сырка. Сбор и обработка ископаемого малакологического материала проводились путем непосредственного отбора раковин из предварительно зачищенных 2-го и 4-го обнажений пойменной террасы р. Сырки и методом сухого просеивания фрагментов обнажений и промывки через сита с последующим извлечением раковин моллюсков из концентрата.

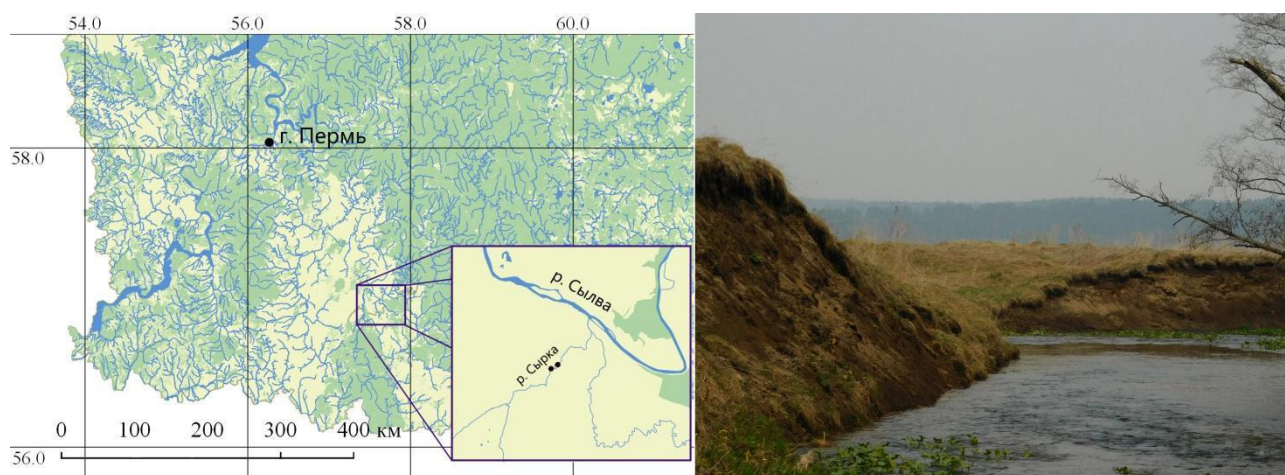


Рисунок 1 – Район полевых экспедиционных исследований. Точками отмечены пункты сбора ископаемого малакологического материала (карта выполнена в программе QGIS 2.18.25 «Las Palmas» с использованием картографической базы с сайта <http://nextgis.ru/>)

Помимо раковин моллюсков из аллювиальных отложений были собраны образцы торфа и древесины для последующего определения абсолютного и относительного возраста отложений методом радиоуглеродного датирования по ^{14}C . Образцы были переданы в РГПУ им. Герцена (г. Санкт-Петербург).

Определение видовой принадлежности моллюсков проводилось по конхиологическим признакам с использованием определителей и статей (Корнюшин, 1996; Богатов, Кияшко, 2016; Кияшко и др., 2016; Strauch, 1976; Sysoev, Schileuko, 2009).

Из аллювиальных отложений 2-го и 4-го разрезов пойменной террасы Сырки было просмотрено свыше 1500 раковин моллюсков. Всего идентифицировано 40 видов, 35 из которых – брюхоногие, 5 – двустворчатые.

Наземные моллюски представлены 10 семействами: Ellobiidae (*Carychium tridentatum* (Risso, 1826)), Cochlicopidae (*Cochlicopa* sp.), Discidae (*Discus ruderratus* (W. Hartmann, 1821)), Euconulidae (*Euconulus fulvus* (O. F. Müller, 1774)), Gastrodontidae (*Aegopinella minor* (Stabile, 1864)), Hygromiidae (*Trochulus* sp.), Succineidae (*Succinea putris* (Linnaeus, 1758), *Succinella oblonga* (Draparnaud, 1801), *Oxyloma elegans* (Risso, 1826), *O. sarsii* (Esmark, 1886)), Truncatellinidae (*Truncatellina* sp.), Valloniidae (*Vallonia costata* (O.F. Müller, 1774), *V. pulchella* (O.F. Müller, 1774), *V. tenuilabris* (A. Braun, 1843)) и Vertiginidae (*Vertigo antivertigo* (Draparnaud, 1801), *V. angustior* (Jeffreys, 1830), *V. modesta* (Say, 1824)).

Пресноводные брюхоногие моллюски представлены 4 семействами: Lymnaeidae (*Galba truncatula* (O. F. Müller, 1774), *Radix balthica* (Linnaeus, 1758), *R. intermedia* (Lamarck, 1822), *R. lagotis* (Schrank, 1803), *R. peregra* (O. F. Müller, 1774), *Stagnicola callomphala* (Servain, 1882), *S. palustris* (O. F. Müller, 1774)), Physidae (*Aplexa hypnorum* (Linnaeus, 1758)), Planorbidae (*Bathyomphalus contortus* (Linnaeus, 1758), *B. crassus* (da Costa, 1778), *B. dispar* (Westerlund, 1871), *Gyraulus acronicus* (Férussac, 1807), *G. albus* (O. F. Müller, 1774)) и Valvatidae (*Valvata macrostoma* Mörch, 1864, *V. pulchella* Studer, 1820, *V. ambigua* Westerlund, 1873, *V. piscinalis* (O. F. Müller, 1774), *V. cristata* O. F. Müller, 1774). Двустворчатые – представлены одним семейством Sphaeriidae (*Euglesa nitida* (Jenyns, 1832), *E. obtusalis* (Lamarck, 1818), *E. casertana* (Poli, 1791), *E. subtruncata* (Malm, 1855), *E. milium* (Held, 1836)).

В целом, встреченные виды моллюсков характерны для территории и акватории Пермского Прикамья (Овчанкова, 2021; Тартмина, Овчанкова, 2022). Однако, в составе малакокомплексов отсутствуют представители крупных двустворок семейства Unionidae и моллюски рода *Sphaerium*, встречающиеся преимущественно в проточных водных объектах, либо крупных озёрах.

Радиоуглеродное датирование показало, что возраст отложений торфа, определённый для нижних торфяных слоёв разрезов, составляет от 5185 ± 100 до 4200 ± 100 ^{14}C лет в зависимости от глубины залегания, что соответствует атлантическому периоду голоцена (Ломов, Солодков, 2014). Очевидно, они сформировались в условиях гидроморфизма, на мелководье при застое влаги либо незначительной флювиальной активности реки. Возможно, шло зарастание водоёмов и накопление растительных остатков. Изученные малакокомплексы, вероятно, также сформировались в позднем голоцене, и их состав вполне соответствует палеоэкологическим условиям. При развитии пойм и образовании пойменных водоёмов обычно происходит изменение фауны. С обособлением от реки пойменных озёр, при их обмелении и превращении в пойменные пруды и лужи, при заболачивании поймы происходит постепенное выпадение реофильных видов (например, многих моллюсков рода *Sphaerium* и семейства Unionidae) и замена их видами, приспособленными к стоячим водам (например, прудовиковые и вальватиды).

Все встреченные пресноводные моллюски приурочены к разнообразным условиям обитания. Большинство тяготеет либо к постоянным слабопроточным или стоячим, зарастающим водным объектам; либо к временным, пересыхающим водоёмам (заливные луга, канавы, мочажины) и болотам (Рис. 2).

Встреченные в разрезах наземные моллюски предпочитают биотопы с достаточным увлажнением, например: болота и влажные луга, берега ручьёв и рек, влажные листовые подстилки смешанных и широколиственных лесов, мхи и камни (по: Лихарев, Раммельмейер, 1952). Вероятно, на месте русла современной реки могли существовать серии временных или постоянных водоёмов, слабопроточных или стоячих, сильно зарастающих, возможно, с признаками заболачивания. Таким образом, аллювиальные отложения имеют

своеобразный малакофаунистический облик, отражающий специфику гидрологических условий, существовавших в эпоху позднего голоцена.

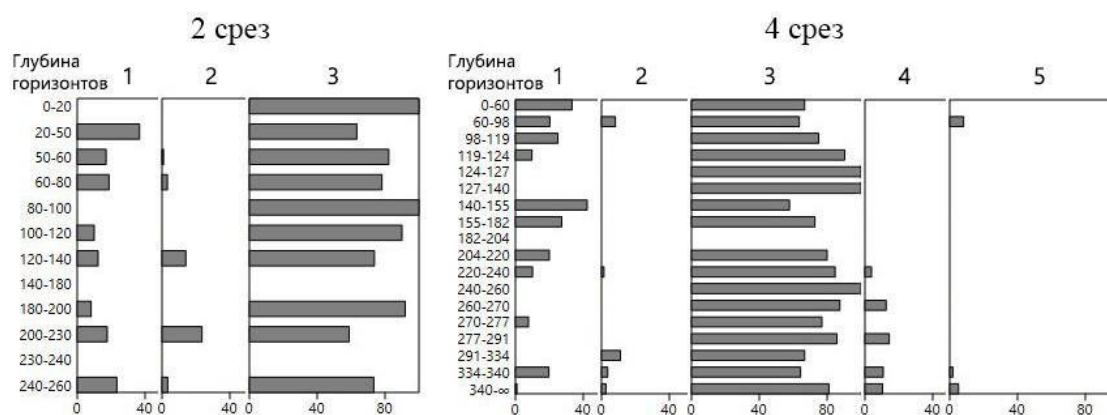


Рисунок 2 – Экологические предпочтения пресноводных моллюсков (по: Богатов, Кияшко, 2016; Кияшко и др., 2016; Корнюшин, 1996): 1 – преимущественно временные водоемы; 2 – заболоченные водоемы, и заросшие участки озер, медленнотекущих ручьев, рек и каналов; 3 – постоянные водные объекты; 4 – постоянные непроточные водоемы; 5 – постоянные проточные водные объекты (по оси абсцисс – % моллюсков с тем или иным экологическим предпочтением в горизонте; глубина горизонтов в см)

Наша гипотеза согласуется с морфолого-генетическими данными, полученными при изучении береговых обнажений пойменной террасы р. Сырка (Низова, 2021). В течение голоцена происходили климатические перестройки (чередование периодов похолодания и потепления), что отразилось на морфологии отложений и флювиальной активности реки. В периоды потеплений флювиальная активность реки снижалась, шло зарастание водоёмов и накопление растительных остатков, о чем свидетельствует наличие торфяных слоёв.

Выражаем благодарность к.б.н., ведущему научному сотруднику Зоологического института РАН Кияшко П.В. за ценные консультации по вопросам определения наземных моллюсков; к.б.н., доценту кафедры физиологии растений и микроорганизмов Пермского государственного национального исследовательского университета Москвиной Н.В. за ценные замечания по морфологии и генезису почв; а также признательны к.б.н., старшему научному сотруднику Института биологических проблем севера ДВО РАН (г. Магадан) А.Б. Крашенинникову за помощь в сборе ископаемого малакологического материала.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

Богатов В.В., Кияшко П.В. 2016. Двустворчатые моллюски. В книге: Алексеев В.Р., Цалолыхин С.Я. (ред.) *Определитель зоопланктона и зообентоса пресных вод Европейской России. Т. 2. Зообентос*. М–СПб: Товарищество научных изданий КМК, 285–334.

Данукалова Г.А., Юрин В.И., Косинцев П.А., Осипова Е.М., Курманов Р.Г. 2018. Биостратиграфические исследования отложений верхнего плейстоцена и голоцена пещеры Сикийз-Тамак 7 (Южный Урал, Россия). *Геологический вестник*, 1: 144–161.

Данукалова Г.А. 1990. Двустворчатые моллюски и стратиграфия Акчагыла. Дис. ... канд. геол.-минер. наук. Москва, 192 с.

Данукалова Г.А. 2010. Уточненная региональная стратиграфическая схема квартала Предуралья и основные события на территории Южно-Уральского региона. *Стратиграфия. Геологическая корреляция*, 18(3): 107–124.

Жидовинов Н.Я., Каневская И.Д. 2013. Стратиграфическое значение брюхоногих моллюсков и совершенствование местной стратиграфической схемы Сарматских отложений Молдавского Приднестровья и сопредельных территорий. *Известия Саратовского университета*. Нов. Сер. Науки о Земле, 13(2): 52–57.

Кияшко П.В. 2016. Пресноводные моллюски Севера и Северо-Запада Европейской России. В книге: Алексеев В.Р., Цалолихин С.Я. (ред.) *Определитель зоопланктона и зообентоса пресных вод Европейской России. Т. 2. Зообентос*. М–СПб: Товарищество научных изданий КМК: 279–284.

Кияшко П.В., Солдатенко Е.В., Винарский М.В. Брюхоногие моллюски. В книге: Алексеев В.Р., Цалолихин С.Я. (ред.) *Определитель зоопланктона и зообентоса пресных вод Европейской России. Т. 2. Зообентос*. М–СПб: Товарищество научных изданий КМК: 335–438.

Корнюшин А.В. 1996. *Двустворчатые моллюски надсемейства Pisidioidea Палеарктики*. Киев, 175 с.

Кузнецов В.А., Санько А.Ф., Еловичева Я.К., Генералова В.А. 1998. Малакофауна и геохимическая среда позднего голоцена в долине р. Сож. *Литасфера*, 9: 73–79.

Лихарев И. М., Раммельмейер Е.С. 1952. *Наземные моллюски фауны СССР*. Санкт-Петербург: АН СССР, 511 с.

Ломов С.П., Солодков Н.Н. 2014. *Эоловые геосистемы (памятники неолита), современные и погребенные почвы в поймах бассейна реки Сура в голоцене*. Пенза: ПГУАС, 168 с.

Низова О.Н. 2021. Морфолого-генетическая характеристика почв и отложений долины р. Сырка. *Материалы международной научной конференции XXIV Докучаевские молодежные чтения «Почвоведение в цифровом обществе»*. СПб.: 57–59.

Овчанкова Н.Б. 2021. Пресноводные моллюски бассейна Верхней и Средней Камы: Дис. ... канд. биол. наук. Пермь, 219 с.

Осипова Е.М., Данукалова Г.А. 2021. Малакологические комплексы позднего неоплейстоцена-голоцена из отложений пещер и гротов Южного Урала. *Геологический вестник*, (3): 76–99.

Силантьев В.В. 2016. Пермские неморские двустворчатые моллюски Восточно-Европейской платформы: стратиграфическое распространение и корреляция. *Бюллетень московского общества испытателей природы. Отдел геологии*, 91(1): 50–66.

Тартмина М.А., Овчанкова Н.Б. 2022. Наземные моллюски УНБ «Предуралье». *Фундаментальные и прикладные исследования в биологии и экологии: материалы региональной студенческой научной конференции*. ПГНИУ, Пермь: 242–244.

Увалиева, К. К. 1990. *Наземные моллюски Казахстана и сопредельных территорий*. Алма-Ата: Наука Каз.ССР, 191 с.

Хохуткин И. М., Ерохин, М. Е. Гребенников. 2000. *Моллюски Свердловской области. Атлас-справочник*. Екатеринбург: УрО РАН, 176 с.

Шилейко А.А., Кантор Ю.И. 1994. О разнообразии моллюсков. *Биоразнообразие: Степень таксономической изученности*. М.: Наука: 60–65.

Яковлев А.Г., Данукалова Г.А., Алимбекова Л.И., Косинцев П.В., Морозова Е.М., Еремеев А.А. 2003. Биостратиграфическая характеристика голоценовых отложений местонахождения грот Археологов (Южный Урал). *Геологический сборник*, 3: 92–98.

Яковлев А.Г., Данукалова Г.А., Алимбекова Л.И., Косинцев П.В., Морозова Е.М., Еремеев А.А. 2004. Биостратиграфическая характеристика голоценовых отложений местонахождения «грот Ташмурун» (Южный Урал). *Геологический сборник*, 4: 101–105.

Ponder W.F., Lindberg D.R., Ponder J.M. 2020. *Biology and evolution of mollusca*. CRC Press, Boca Raton, 924 p.

Ponder W.F., Lindberg, D.R. 2008. *Phylogeny and Evolution of the Mollusca*. University of California Press, Berkeley and Los Angeles, California, 2008, 479 p.

Strauch F. 1976. Die Entwicklung der europäischen Vertreter der Gattung *Carychium* O.F. Müller seit dem Miozan (Mollusca: Basommatophora). *Archiv für Molluskenkunde*, 107: 149–193.

Sysoev A.V., Schileyko A.A. 2009. *Land snails of Russia and adjacent countries*. Pensoft, 312 p.

THE LATE HOLOCENE MOLLUSCS
IN SEDIMENTS OF THE SYRKA RIVER VALLEY (PERM PRIKAMYE)

N.B. Ovchankova¹, G. Nazarov²

¹Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, Saint Petersburg, Russia

²Perm State University, Perm, Russia

Nadezhda.Ovchankova@zin.ru

Keywords: molluscs, malacocomplex, Holocene

Abstract: The malacocomplexes studied in alluvial deposits formed in the late Holocene. They include 40 species from 15 families (Ellobiidae, Cochlicopidae, Discidae, Euconulidae, Gastrodontidae, Hygromiidae, Succineidae, Truncatellinidae, Valloniidae, Vertiginidae, Sphaeriidae, Lymnaeidae, Planorbidae, Valvatidae and Physidae). Most freshwater molluscs prefer low-flowing water bodies or stagnant, swampy, temporary waters. Species composition of terrestrial molluscs indicates highly humid conditions in the study area. Perhaps there were temporary swampy water bodies at the site of the modern riverbed which is consistent with the morphological and genetic data obtained from studying the coastal outcrops of the floodplain terrace of the Syrka River.

БИОЛОГИЧЕСКИЙ СМЫСЛ ПАРАМЕТРОВ УРАВНЕНИЙ ЛИНЕЙНОГО
(МОДЕЛЬ БЕРТАЛАНФИ) И АЛЛОМЕТРИЧЕСКОГО РОСТА РАКОВИНЫ
BIVALVIA

А.Л. Рижинашвили

Санкт-Петербургский филиал Института истории естествознания и техники

им. С.И. Вавилова Российской академии наук, Санкт-Петербург, Россия

railway-ecology@yandex.ru

Ключевые слова: раковина двустворчатых моллюсков, размерно-возрастные ряды, продолжительность жизни, параметры линейного роста, константа роста

Рост животных и двустворчатых моллюсков, в частности, представляет собой исключительно важную общебиологическую проблему, исследование которой имеет очевидную теоретическую и практическую значимость. Несмотря на то, что за более чем столетие на этом направлении накоплен не просто большой фактический материал, но и сделаны важные обобщения (см., например сводку А.Ф. Алимова (1981), а также Strayer, 2008), все еще окончательно не решен вопрос о том, как следует интерпретировать параметры широко используемых уравнений роста. Можно ли придавать биологический смысл константе роста k в уравнении Берталанфи, связывающем длину раковины L и возраст t , вида $L_t = L_\infty(1 - e^{-kt})$? Какое значение имеет расчет максимально возможной длины раковины моллюска L_∞ ? Насколько обоснованны получаемые по модели Берталанфи оценки предельно возможной продолжительности жизни? Насколько правильно рассматривать степенной показатель в уравнении аллометрии (так называемый аллометрический экспонент) как индикатор степени изометрии роста раковины? Для ответа на эти вопросы в настоящем докладе были обобщены материалы автора по росту крупных пресноводных *Bivalvia* семейства Unionidae в различных водоемах Северо-Запада (материалы опубликованы: Рижинашвили, 2008б; Рижинашвили, 2009). Возраст животных был определен путем подсчета количества линий нарастания на периостракуме раковины. Полученные размерно-возрастные ряды были аппроксимированы уравнением Берталанфи. Дополнительно

изучалась размерная аллометрия роста раковин с применением широко известной степенной зависимости $y=aX^b$, где в качестве функции и аргумента можно рассматривать различные комбинации стандартных линейных промеров (длина, высота и выпуклость раковины).

Пожалуй, впервые наглядная биологическая интерпретация параметров роста Берталанфи была дана в работе Г. Бауэра (Bauer, 1992): чем меньше константа роста, тем дольше растет моллюск и тем более крупных размеров он достигает. Следуя этой логике, константу роста можно считать количественной мерой достижения предельно возможных для популяции («асимптотических») размеров. По смыслу она обратна некоторой обобщенной скорости прироста раковины и должна отображать как видоспецифические особенности роста, так и условия конкретного биотопа и водоема. Однако попытки найти экологические закономерности в изменчивости данного параметра определенных результатов не дали (Рижинашвили, 2008а). Иными словами, константа роста не может служить индикатором благоприятности/неблагоприятности гидрохимических и термических условий для моллюсков. В этом отношении более показательным мог бы быть анализ скорости годового прироста раковины (Лукашев, 2006).

Что касается предельно достигаемых животными размеров, то их можно соотнести с предельной («видовой») продолжительностью жизни. Мои расчеты показали, что вычисленная длительность жизни моллюсков хорошо согласуется с возможными энергетическими тратами животных в ходе роста (Рижинашвили, 2009). Была предложена формула, позволяющая вычислить продолжительность жизни по максимально наблюдаемым линейным размерам животных.

Представляет специальный интерес выявление взаимосвязи абсолютного (приращения размеров в длину во времени) и относительного (аллометрического) роста. Предположительно, величина коэффициента b , связывающего два линейных промера (например, длину и высоту) может быть связана с отношением значений параметра k для соответствующих промеров. Действительно, мной была доказана тесная обратная взаимосвязь аллометрического экспонента и соотношений констант роста, полученных для рядов по длине, высоте и выпуклости (Рижинашвили, 2008б). Следовательно, аллометрический экспонент может рассматриваться как показатель соотносительной скорости роста раковины в двух разных направлениях (длины и высоты, длины и выпуклости, выпуклости и высоты). Однако, как показали мои расчеты, соотношение констант роста позволяет более точно охарактеризовать тип соотносительного роста раковины моллюсков, нежели аллометрический экспонент. Анализ аллометрии может быть выполнен еще более эффективно, если сопоставлять соотношения полученных по уравнению Берталанфи «асимптотических» величин промеров и средних значений стандартных габитуальных индексов.

Таким образом, нами впервые была предпринята попытка придать реальный биологический смысл параметрам известных уравнений роста. К сожалению, в современной малакологической и гидробиологической литературе, в которой указанные параметры широко приводятся, их биологическая интерпретация не осуществляется.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

- Алимов А.Ф. 1981. *Функциональная экология пресноводных двустворчатых моллюсков*. Наука, Л., 248 с.
- Лукашев Д.В. 2006. Использование параметров роста раковин пресноводных двустворчатых моллюсков (Unionida: Bivalvia) для ретроспективной оценки качества среды. *Биология внутренних вод*, 2: 53-59.
- Рижинашвили А.Л. 2008а. Количественные характеристики абсолютного роста перловиц (Bivalvia, Unionidae) в различных водоемах Европейской части России. *Вестник Санкт-Петербургского государственного университета, серия 3 (Биология)*, 2: 3-14.

- Рижинашвили А.Л. 2008б. О связи между абсолютным и аллометрическим ростом раковины у перловиц (*Bivalvia*, *Unionidae*) Европейской России. *Биология внутренних вод*, 3: 45-52.
- Рижинашвили А.Л. 2009. Определение наибольшей продолжительности жизни двустворчатых моллюсков на примере перловиц (*Bivalvia*, *Unionidae*). *Доклады Академии наук*, 424(1): 138-141.
- Bauer G. 1992. Variation in the life span and size of the freshwater pearl mussel. *Journal of Animal Ecology*, 61(2): 425-436.
- Strayer D. 2008. *Freshwater Mussel Ecology: A Multifactor Approach to Distribution and Abundance*. University of California Press, Berkeley — Los-Angeles — London, 208 p.

BIOLOGICAL SENSE OF VON BERTALANFFY GROWTH MODEL AND ALLOMETRY EQUATION PARAMETERS FOR THE GROWTH OF THE SHELL OF BIVALVIA

A.L. Rizhinashvili

*S.I. Vavilov Institute for the History of Science and Technology of Russian Academy of Sciences,
St.Petersburg, Russia
railway-ecology@yandex.ru*

Keywords: shell of *Bivalvia*, longevity, linear growth parameters, growth constant, allometry

Abstract: Calculations using the Bertalanffy equation have shown that the calculated life duration of mollusks (family *Unionidae*) is in good agreement with the possible energy expenditure of animals during growth. A formula has been proposed to calculate longevity based on the maximum observed linear sizes of animals. A close inverse relationship between the allometric exponent and the ratios of growth constants obtained for rows in length, height and convexity is proved. The growth constant cannot serve as an indicator of the favorable/unfavorable hydrochemical and thermal conditions for mussels.

ОЦЕНКА СОСТОЯНИЯ ПОПУЛЯЦИИ ПРЕСНОВОДНОЙ ЖЕМЧУЖНИЦЫ (*MARGARITIFERA MARGARITIFERA*) НА Р. КАЗАНКЕ В 1930 Г.: ЭКСПЕДИЦИОННЫЕ НАБЛЮДЕНИЯ П. СИМОНОВА

В.В. Рыкусов

*ФГБУН ФИЦКИА УрО РАН, Архангельск, Российская Федерация
r_vadim@fciarctic.ru*

Ключевые слова: жемчужница, жемчуг, промысел, экспедиция, исследование, подсадка, искусственное, выращивание.

Во второй половине 1920-х гг. советские учёные и краеведы заявляют о необходимости возрождения промысла речного жемчуга в беломорских регионах страны (Верещагин, 1929; Евдокимов, 1929). В Мурманском округе, Автономной Карельской Социалистической Советской Республике и Северном крае организуются экспедиции по оценке популяций жемчужницы европейской (*Margaritifera margaritifera*) (Евдокимов, 1929; Евдокимов, 1936; Правда Севера, 1936; Красная Карелия, 1937).

Документы Архангельского краеведческого музея свидетельствуют, что направленные на поиск природных ресурсов экспедиции, в число второстепенных задач которых входил поиск мест, заселённых пресноводной жемчужницей, начались в 1927 г. (Евдокимов, 1929). Первая целенаправленная поисковая «жемчужная» экспедиция на р. Казанку состоялась в

1929 г. и проходила под руководством И. Гуттуева, краеведа, уроженца г. Онега, с детства знакомого с практикой добычи речного жемчуга (Евдокимов, 1936; Гуттуев, 1936). Наиболее масштабной стала экспедиция 1930 г., проходившая под руководством бывшего охотоведа П. Симонова.

Для экспедиции по обследованию «жемчужености» р. Казанки Приморского района Северного края в 1930 г. были сформулированы цели и выработана программа. Основным мотивом была названа «необходимость использования всех внутренних ресурсов Северного края для промышленной эксплуатации и, главным образом, для экспорта» (Симонов, 1931). 18 июня 1930 г. состоялось специальное совещание представителей заинтересованных организаций, включая Госторг, Институт промышленных изысканий, Общество краеведения, Крайкустпромсоюз, Архпроизводсоюз и др. Был намечен план работ, который включал «выявление жемчуженых рек»; «изучение природы раковин, исследования условий гнездования, передвижения и размножение» жемчужницы; «организацию опытов по искусственному образованию жемчуга» и т.д. (Симонов, 1931).

Р. Казанка была выбрана для исследований как наиболее близко расположенная к Архангельску – краевому центру – и «заведомо жемчуженая». Экспедиция стартовала 15 июля 1930 года и продолжалась 43 дня. В её состав помимо руководителя П. Симонова и ловца-инструктора И. Гуттуева вошли ещё три человека (два крестьянина и рабочий-моторист). Орудиями лова, согласно отчёту Симонова, служили два самодельных сачка. Исследовательская группа пыталась выявить закономерности: например, тип речного дна, характерный для больших скоплений моллюсков; определить влияние погоды, температуры воды и даже фаз луны на «появление раковин из песка или ила на поверхность». Выловленным раковинам проводилась искусственная подсадка мелким кварцем («величиной со спичечную головку»). Затем на раковинах напильником наносились метки с целью дальнейших наблюдений над образованием раковин и перемещения особей в водоёме. Также была проведена «глазомерная съёмка» р. Казанки составлена специальная схематическая карта, где отмечены «особенности жемчужености» водоёма (Рис. 1) (Симонов, 1931).

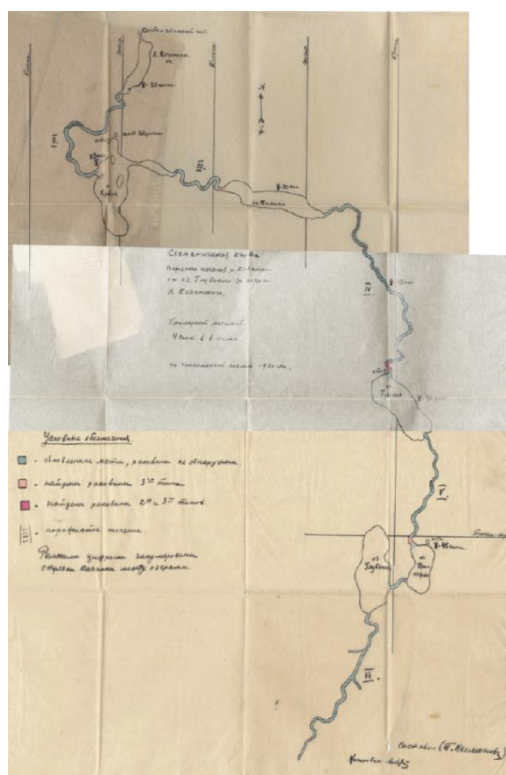


Рисунок 1 – Схематическая карта р. Казанка с отмеченными «особенностями жемчужености» (Симонов, 1931)

Экспедиционный состав был разделён на две группы, каждая из которых проходила 1 – 1,5 км в сутки. Река была обследована по всей протяжённости дважды. Члены экспедиции неоднократно находили брошенные на берегу и в лесу «кучи раковин», которые были оценены как выловленные в прежние годы, так и «совершенно свежие» (Симонов, 1931).

Если в 1929 году Гуттуев и его помощник выполнили искусственную посадку мелкого кварца 600 раковинам, то в 1930 г. группа совершила посадку 8600 раковинам (Симонов, 1931). Судя по рисункам Симонова, на которых схематично изображены типы обнаруженных раковин (Рис. 2), посадка с большой вероятностью коснулась не только жемчужниц, но и утиной беззубки (*Anadonta anatina*) (Симонов, 1931).

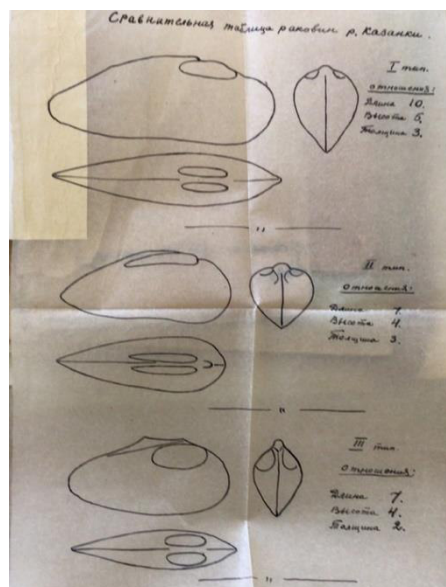


Рисунок 2 – Схематичное изображение типов обнаруженных раковин (Симонов, 1931)

В отчёте руководителя экспедиции говорится, что «раковины, содержащие жемчуг, составляют примерно 0,5% от общего количества выловленных, а, если считать только действительно стоящие чистые экземпляры правильной формы, процент снизится до 0,1%» (Симонов, 1931). Всего было выловлено 9140 раковин, в которых обнаружила 75 «всякого рода жемчужин, представляющих хоть какую-нибудь ценность». 75 жемчужин, по мнению Симонова, – ничтожный результат. Констатируя, что на одного участника экспедиции приходилось 87 выловленных раковин за рабочий день, Симонов приходит к выводу о низкой численности особей в популяции («река сильно истощена») (Симонов, 1931).

С другой стороны, несмотря на явные признаки жемчужного промысла, по мнению исследователя, жемчужница в р. Казанке живёт и размножается. Симонов замечает и другое позитивное обстоятельство: река не загрязнена «отбросами сплава» древесины.

Учитывая первые экспериментальные шаги по искусственному выращиванию жемчуга, предпринятые Гуттуевым в 1929 году, и только что выполненный большой объём работ с посадкой частиц кварца раковинам, Симонов приходит к выводу, что река Казанка должна превратиться в «опытное поле» для дальнейших исследований, а свободный лов жемчуга («который, очевидно, производится хищнически») следует прекратить, чтобы продолжать экспериментальные наблюдения.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

Верещагин Г. 1929. К вопросу о жемчужном промысле в Карело-Мурманском крае. *Карело-Мурманский край. Краеведческий, общественно-экономический, иллюстрированный журнал*, 1: 30-32.

- Гуттуев И. 1936. Жемчуг в Северном крае. Охота за жемчугом. *Советское краеведение*, 4: 28-30.
- Евдокимов А. 1929. Материалы Архангельского института промышленных изысканий. Жемчуг в Северном крае. *Архив ГБУК Архангельской области «Архангельский краеведческий музей»*, Ф. III, оп. 1, д. 56: 1-15.
- Евдокимов А. 1936. Жемчуг в Северном крае. Распространение жемчуга и его промысел. *Советское краеведение*, 4: 25-28.
- Симонов П. 1931. Материалы по обследованию жемчуженосности р. Казанки Приморского района Северного края в 1930 году. *Архив ГБУК Архангельской области «Архангельский краеведческий музей»*, Ф. III, оп. 1, д. 56: 113-131, 258-266.
1936. Северный жемчуг. *Правда Севера*, 56: 4.
1937. Три миллиона жемчужин. *Красная Карелия*. *Архив ГБУК Архангельской области «Архангельский краеведческий музей»*, Ф. III, оп. 1, д. 56: 245.

ASSESSMENT OF THE STATE OF THE FRESHWATER PEARL MUSSEL
(MARGARITIFERA MARGARITIFERA) POPULATION ON THE KAZANKA RIVER IN 1930:
EXPEDITIONARY OBSERVATIONS BY P. SIMONOV

V.V. Rykusov

FECIAR UrB RAS, Arkhangelsk, Russian Federation
r_vadim@fciarctic.ru

Keywords: freshwater pearl mussel, pearls, research, population.

Abstract: At the end of the 1920s, Soviet scientists and local historians declared the need to revive the river pearl fishery. In the White Sea regions, expeditions were organized to assess populations of the European freshwater pearl mussel (*Margaritifera margaritifera*). In the Severny Province (Kray), the largest expedition was undertaken in the 1930 to the Kazanka River. This expedition was led by former game warden P. Simonov. The research team tried to identify environmental patterns characterizing large mussel beds containing a lot of individuals. The researchers found 9,140 pearl mussels, in which they found 75 pearls. Also, quartz particles were inserted into the mantle cavity of pearl mussels the purpose of artificially forming pearls.

УЛЬТРААБИССАЛЬНЫЕ ХИЩНЫЕ МОЛЛЮСКИ РОДА *ANGUSTEBRANCHIA*
(BIVALVIA: ANOMALODESMATA: LYONSIPELLIDAE): МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ И
МОЛЕКУЛЯРНЫЕ ДАННЫЕ

Л.А. Сафонова, А.В. Кременецкая, Е.М. Крылова

Институт океанологии им. П.П. Ширшова РАН (ИО РАН), Москва, Россия
policordia@yandex.ru

Ключевые слова: *Policordia*, *Septibranchia*, систематика, Курило-Камчатский желоб

В классе двустворчатых моллюсков хищный тип питания распространен не так широко, как, например, детритофагия, однако по мере увеличения глубин доля хищных видов значительно возрастает (Knudsen, 1970). Наибольшее количество двустворчатых хищников принадлежит к надотряду *Anomalodesmata* в составе надсемейств *Cuspidarioidea*, *Poromyoidea* и *Verticordioidea* (Morton, Machado, 2019). Хищные двустворки семейства *Lyonsiellidae* Dall, 1895 (*Verticordioidea*) составляют немногочисленный, но постоянный

компонент фауны глубоководных сообществ. Лионсиеллиды распространены всесветно от сублиторали до ультраабиссали (=хадали), однако большая часть видов обитает в батииали и абиссали на горизонте от 500 до 6000 м (Poutiers, Bernard, 1995; Allen, 2008; Janssen, Krylova, 2014). В настоящее время в семействе выделяют 4 рода – *Lyonsiella* G.O. Sars, 1872 (18 видов), *Allogramma* Dall, 1903 (3 вида), *Policordia* Dall, Bartsch et Rehder, 1938 (29 видов), а также монотипический род *Dallicordia* Scarlato et Starobogatov, 1983, таксономическое положение которого, как было показано (Safonova, Krylova, 2020), сомнительно. Морфологически роды различаются деталями формы и характером скульптуры раковины. Молекулярные данные имеются только для трех видов семейства, по одному из родов *Lyonsiella* (18S), *Policordia* (18S) и *Allogramma* (18S, COI) (Dreyer et al., 2003; Harper et al., 2006; Marco-Herrero et al., 2022). Род *Policordia* является наиболее многочисленным и анатомически разнообразным (Иванова, 1977; Allen, Turner, 1974) и на сегодняшний момент имеет наиболее протяженный вертикальный ареал, от 73 м до 9583 м (Poutiers, Bernard, 1995; Kamenev, 2019). Строение мягкого тела типового вида рода, *Policordia diomedea* Dall, Bartsch et Rehder, 1938, неизвестно. Основным диагностическим признаком рода считается полное отсутствие грануляции или шипов на наружной поверхности раковины, в отличие от остальных представителей семейства Lyonsiellidae.

В составе рода *Policordia* была выделена группа из 4 ультраабиссальных видов, обитающих в Курило-Камчатском желобе (8185-9583 м, Kamenev, [2019]), в ранге подрода *Angustebranchia* Ivanova, 1977. Подрод был отнесен к роду *Policordia*, поскольку на наружной поверхности раковин моллюсков не были обнаружены шипы или грануляция (Иванова, 1977). Основанием для выделения подрода послужил комплекс анатомических признаков, отличающих представителей группы от изученных ранее видов поликордий: узкие жабры (а не широкие), щелевидное ротовое отверстие (а не воронковидное), два морфологически различающихся ряда околософфональных щупалец (а не один ряд). Позднее уровень группы был поднят до родового (Старобогатов, Скарлато, 1983), а затем *Angustebranchia* синонимизировали с *Policordia*.

Цель нашей работы заключалась в обосновании родового статуса таксона *Angustebranchia* с использованием морфологических и молекулярных признаков. Нами изучен типовый материал всех четырех известных видов группы *Angustebranchia* и вновь полученный материал двух из них, а также отдельные виды родов *Policordia*, *Lyonsiella* и *Allogramma* с применением световой и электронной сканирующей микроскопии. Кроме того, впервые для *Angustebranchia* для вида *A. extenta* Ivanova, 1977 получены молекулярные данные для фрагментов митохондриального гена 16S и двух ядерных генов - 18S и H3. В основном, в работе использовался материал, собранный в результате экспедиций НИС «Витязь», «Дмитрий Менделеев», «Академик Мстислав Келдыш», хранящийся в коллекции Института океанологии им. П.П. Ширшова (Belov et al., 2023).

Исследование раковин видов *Angustebranchia* с помощью световой и сканирующей электронной микроскопии показало, что их поверхность не является гладкой, как это характерно для рода *Policordia*, но несет мелкие шипы, чаще всего сохраняющиеся на дорсальной части раковины в области макушки (Рис. 1А, В). Шипы *Angustebranchia* (высота около 8-36 мкм, диаметр основания около 3-10 мкм) покрыты периостракумом, иногда с 2-3 периостракальными складками в основании, и часто расположены на комаргинальных периостракальных складках. У взрослых экземпляров шипы обычно представлены только полыми периостракальными чехлами, что хорошо видно на их сломах (Рис. 1В). Среди представителей семейства Lyonsiellidae шипы на внешней поверхности раковины развиты у родов *Lyonsiella* и *Allogramma*, они более массивны (высота около 30-35 мкм, диаметр основания около 11-13 мкм), всегда содержат кристаллы кальция и имеют шести- или четырехгранную форму, иногда со звездообразным утолщением на дистальном конце (Рис. 1С). Анатомическими признаками *Angustebranchia*, уникальными для лионсиеллид, являются щелевидная форма рта и два морфологически различающихся ряда околософфональных щупалец. Наличие щелевидной формы рта поднимает вопрос о возможной специализации

ультраабиссальных видов к объектам питания, который заслуживает специального изучения. На сегодняшний день, по нашим данным, в желудках ангустебранхий из возможных пищевых объектов обнаружены остракоды и панцири диатомовых, схожих с *Thalassiosira*.

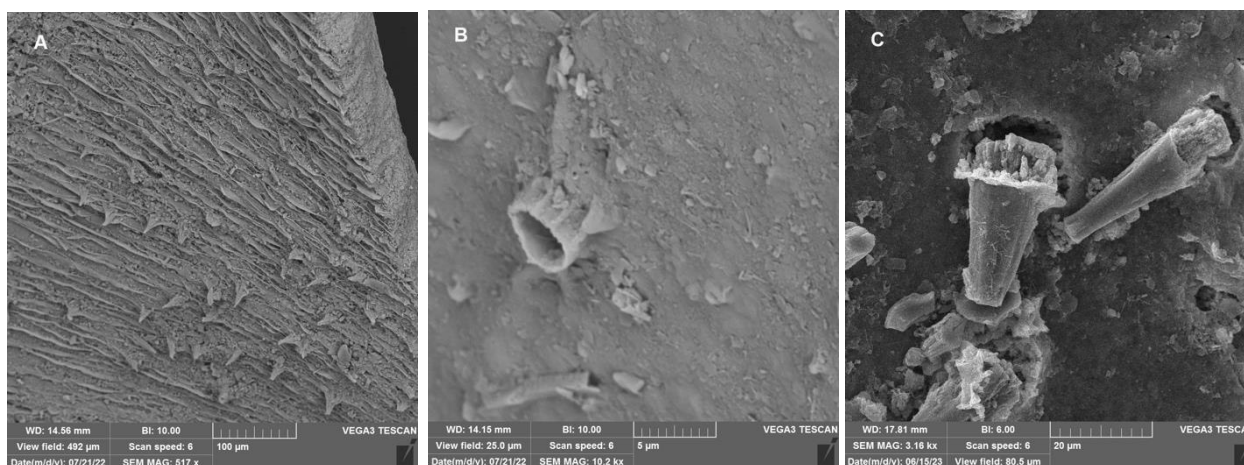


Рисунок 1 – Фотографии, полученные с помощью электронного сканирующего микроскопа:

- А, наружная скульптура раковины *Angustebranchia extenta* (область возле макушки);
- В, сломанный шип *A. rectangulata*, видна проксимальная часть periostracal чехла;
- С, сломанные шипы *Lyonsiella abyssicola*, видны кристаллы кальция в periostracal чехле

Таким образом, *Angustebranchia* отличается от остальных родов Lyonsiellidae наружной скульптурой раковины, формой рта, расположением сифональных щупалец. Полученные фрагменты последовательностей митохондриального и ядерных генов планируется использовать для молекулярно-филогенетического анализа Lyonsiellidae для уточнения таксономического статуса *Angustebranchia* и реконструкции филогенетических отношений в семействе.

С учетом полученных результатов нижняя граница вертикального распределения рода *Policordia* поднимается до 6040 м; диапазон вертикального распределения *Angustebranchia* (8160-9583 м) ограничивается ультраабиссалью. Род *Angustebranchia* увеличивает группу эндемиков ультраабиссали среди двустворчатых моллюсков до четырех родов.

Работа выполнена при поддержке гранта Российского научного фонда N 24-17-00321.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

- Иванова В.Л. 1977. Донная фауна глубоководных желобов Мирового океана. *Труды Института Океанологии им. П.П. Ширшова*, 108: 173-197.
- Старобогатов Я.И., Скарлато О.А. 1983. Система двустворчатых моллюсков надотряда Septibranchia. Лихарев И.М. (ред.). *Моллюски. Их система, экология и распределение. Седьмое совещание по изучению моллюсков*. Ленинград: Изд-во Наука, 7-14.
- Allen J. A. 2008. Bivalvia of the deep Atlantic. *Malacologia*, 50: 57–173.
- Allen J.A, Turner J.F. 1974. On the functional morphology of the family Verticordiidae (Bivalvia) with descriptions of new species from the abyssal Atlantic. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London (B)*, 268 (894): 401–536.
- Belov D., Krylova E., Kremenetskaia A. 2023. Bivalvia collection of Shirshov Institute of Oceanology, Laboratory of Ocean Benthic Fauna. Version 1.7. *Shirshov Institute of Oceanology, Russian Academy of Sciences. Occurrence dataset* <https://www.gbif.org/dataset/d0632e0e-ae35-4387-9ddd-14113d2c4374> on 2024-06-26.

- Dreyer H., Steiner G., Harper E.M. 2003. Molecular phylogeny of Anomalodesmata (Mollusca: Bivalvia) inferred from 18S rRNA sequences. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 139: 229–246.
- Harper E.M., Dreyer H., Steiner G. 2006. Reconstructing the Anomalodesmata (Mollusca: Bivalvia): Morphology and molecules. *Zoological Journal of the Linnean Society of London*, 148: 395–420.
- Janssen R., Krylova E.M. 2014. Deep-sea fauna of European seas: An annotated species check-list of benthic invertebrates living deeper than 2000 m in the seas bordering Europe. *Bivalvia. Invertebrate Zoology*, 11: 43–82.
- Kamenev G.M. 2019. Bivalve mollusks of the Kuril-Kamchatka Trench, Northwest Pacific Ocean: species composition, distribution and taxonomic remarks. *Progress in Oceanography*, 176: 102–127, <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2019.102127>
- Knudsen J. 1970. The systematics and biology of abyssal and hadal Bivalvia. *Galathea Reports*, 11: 1–241.
- Marco-Herrero E., Ramón M., Ramírez-Amaro S., Sánchez-Guillamón, O., Ordines F., López-Rodríguez C., Farriols M.T., Vázquez J.T., Massutí E. 2022. New deep-sea molluscan records from Mallorca Channel Seamounts (North-Western Mediterranean). *Diversity*, 14, 928.
- Morton B., Machado F.M. 2019. Predatory marine bivalves: a review. *Advances in Marine Biology*, 84: 1–98. <https://doi.org/10.1016/bs.amb.2019.10.001>
- Poutiers J.-M., Bernard F.R. 1995. Carnivorous bivalve molluscs (Anomalodesmata) from the tropical western Pacific Ocean with a proposed classification and a catalogue of Recent species. P. Bouchet (ed.). *Résultats des Campagnes MUSORSTOM. Mémoires du Muséum national d'histoire naturelle*, 14: 107–187.
- Safonova L.A., Krylova E.M. 2020. Status of the genus *Dallicordia* and composition of deep-sea carnivorous bivalves of the genus *Policordia* (Bivalvia, Verticordioidea, Lyonsiellidae). *Ruthenica*, 30: 173–182.

ULTRA-ABYSSAL CARNIVOROUS BIVALVES OF THE GENUS *ANGUSTEBRANCHIA*
(BIVALVIA: ANOMALODESMATA: LYONSIELLIDAE): REHABILITATION ON THE BASIS
OF MORPHOLOGICAL AND MOLECULAR DATA

L.A. Safonova, A.V. Kremenetskaia, E.M. Krylova

Shirshov Institute of Oceanology, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia
policordia@yandex.ru

Keywords: Policordia, Septibranchia, systematics, Kuril-Kamchatka Trench

Abstract: The family Lyonsiellidae, distributed worldwide from sublittoral to ultra-abyssal, presently comprises 4 genera of carnivorous bivalves: *Lyonsiella*, *Allogramma*, *Policordia* and *Dallicordia* (the last is with dubious taxonomic position). Ivanova (1977) suggested a new subgenus *Angustebranchia* for four ultra-abyssal species from the Kuril-Kamchatka Trench within the genus *Policordia*, but later it was synonymized with *Policordia*. New morphological data on the shell sculpture rehabilitate *Angustebranchia* as the genus in the frame of the Lyonsiellidae. Molecular data on 18S, 16S and H3 markers obtained for *Angustebranchia* for the first time will be used to construct a phylogeny for the family Lyonsiellidae. Vertical distribution range of *Angustebranchia* (8160-9583 m) is limited to ultra-abyssal. *Angustebranchia* increases the group of ultra-abyssal endemics among Bivalvia to four genera.

ЗАГАДКИ ВИДООБРАЗОВАНИЯ ЭНДЕМИЧНЫХ ГАСТРОПОД ОЗ. БАЙКАЛ

Т.Я. Ситникова¹, В.И. Тетерина¹, М.В. Коваленкова¹, Н.В. Максимова¹,
Т.Е. Перетолчина¹, С.И. Кияшко², А.А. Широкая¹, С.В. Кирильчик¹, К.М. Кучер¹

¹Лимнологический институт СО РАН, г. Иркутск, Россия, sit@lin.irk.ru

²ННЦ морской биологии им. А.Ж. Жирмунского ДВО РАН, г. Владивосток, Россия

Ключевые слова: история, дифференциация, генетика, экология, питание

Озеро Байкал – одно из древних озер мира, отличительными чертами которого являются находки ископаемых олигоцен-миоценовых моллюсков (Мартинсон, 1961; Попова, 1981), существование современных «букетов видов», возрастом около 4,0–3,5 млн лет (Sherbakov, 1999), и абиссальной фауны, обитающей глубже 1 км (Sitnikova et al., 2021) за счет наличия растворенного кислорода во всем диапазоне глубин (Вотинцев, 1961). В древнем олигоцен-миоценовом (~25–20 млн лет назад) озере, находившемся в районе р. Половинка на юго-восточном побережье Байкала, при субтропическом климате обитала малакофауна, среди которой преобладали крупные двустворки. Доля брюхоногих моллюсков составляла ~31% от 58 идентифицированных видов. Из гастропод обнаружены отпечатки раковин 8 видов Baicaliidae, 1 вида Benedictiidae, 2 видов Lithoglyphidae, по одному виду родов *Choanomphalus* и *Planorbis?* (Planorbidae) и 4 видов Viviparidae (Попова, 1981). Судя по расчетам молекулярных часов, зоогеографическая изоляция байкальских гастропод от их предковых форм произошла много позднее (~3,5 млн лет назад) и не одновременно в разных группах. Семейства Baicaliidae и Amnicolidae sensu lato разошлись ~10,4 млн лет назад (Sitnikova et al., 2023), но возраст дивергенции двух «букетов видов» семейства Baicaliidae составляет 3,5–2,5 млн лет (Sherbakov, 1999). Семейства Benedictiidae и Lithoglyphidae разошлись ~4,2–3,5 млн лет назад (Sitnikova et al., 2021); четыре рода семейства Acroloxidae дивергировали от предка рода *Acroloxus* – около 3,2–2,7 млн лет назад (Stelbrink et al., 2015); приблизительно в этот же период произошло расхождение байкальских *Choanomphalus* sensu lato от *Gyraulus* (Planorbidae) (Papusheva et al., 2003). Дифференциация двух байкальских родов семейства Valvatidae от их общего предка имеет возраст менее 2,5 млн лет (Saito et al., 2018). В раннем плиоцене (~3,5 млн лет назад) существовали обрамленные горными хребтами: большое озеро в южной и средней котловинах, озеро на Академическом хребте, связанное с озером в северной части, а также озера в Малом Море (Мац, Ефимова, 2011). Остается загадкой, является ли существование этих озер причиной нахождения в северной части Байкала большего количества видов, чем в южной и средней котловинах (Sitnikova, 2006; Shirokaya et al., 2017), а также того, что предки разных групп байкальских гастропод обитали изначально в разных водоемах. Исследования *Radix auricularia*, современного вселенца в открытый Байкал (Schniebs et al., 2022), не отрицают этого. Пики видообразования приходились на послеледниковые периоды. Похолодание (2,8–2,5 млн лет назад) привело к существенной смене видового состава фитопланктона и падению его продуктивности, соответственно, снизилась биогенная седиментация (Grachev et al., 1998; Карабанов, 1999; Хурсевич и др., 2001). Произошло полное вымирание теплолюбивых видов гастропод и крупных двустворчатых моллюсков (Попова, 1981), а также большинства видов животных, обитавших в древнем озере (Дорогостайский, 1923). При отсутствии фотосинтезированной пищи те, кто усваивал хемосинтезированный углерод, получили преимущество и дали начало «букетам видов» (Сиделева, Ситникова, 2021). Это предположение основано на открытии выходов термальных и минерализованных подводных вод, метановых и нефте-метановых сипов и грязевых вулканов (Khlystov et al., 2013), населенных специфическими микроорганизмами (Zemskaya et al., 2015) и животными всех

трофических уровней, усваивающими в разных долях смешанное фото- и хемосинтезированное органическое вещество (Ситникова и др., 2017). Возраст самого древнего вида из Benedictiidae – *Kobeltocochlea falsipumyla*, известного только в окрестностях ныне действующих грязевых вулканов на Академическом хребте, составляет ~3,2 млн лет; его родственника, *K. tamarae*, населяющего метановый сип в средней котловине, – около 2,7 млн лет (Sitnikova et al., 2021). Путь вселения последнего на глубину ~1400 м остается загадкой. Для некоторых же видов вполне реален был путь совместного сползания с ледником, например, время дивергенции *Frolikhiancylus frolikhae* (Acroloxidae) от мелководного предка (~1,8 млн лет назад) (Stelbrink et al., 2015) совпадает с возрастом морены в зоне его обитания на гидротермальном венте (глубины ~400 м). Приблизительно этим временем (1,75–1,45 млн лет назад) датировано следующее серьезное похолодание (Kuz'min et al., 2001), также повлиявшее на обилие пищевых ресурсов (Карабанов, 1999) и выживаемость мелководных видов. Возраст рода *Liobaicalia* (Baicaliidae), представители которого населяют сублитораль южной и средней котловин (в том числе, места выходов метана), составляет около 1,5 млн лет, а их ближайшие родственники много моложе (Kovalenkova et al., 2020). Эти, а также последующие периоды похолоданий сопровождались колебаниями уровня воды, что влекло к изменению мелководных биотопов, особенно с грубообломочными грунтами. Единый глубоководный водоем сформировался ~150–120 тыс. лет назад (Mats, Yefimova, 2011), и современный уровень воды установился после сартанского похолодания – менее 18 тыс. лет назад (Osipov, Khlystov, 2010). Образование единого озера способствовало миграциям подвижных видов и, тем самым, формированию «общейбайкальской» малакофауны. Например, скорость передвижения «гигантских» эврибатных *Benedictia fragilis* s. l. составляет в среднем ~8 см/мин., а поскольку эти моллюски откладывают яйцевые кладки в основном на раковины представителей своего вида, теоретически их пятое (или более позднее) поколение может достигнуть отправной точки перехода по периметру Байкала минимум за 30 лет. Случаи пассивной миграции отмечены у хоаномфалусов – на жабрах сиговых рыб и на нижней стороне льдов. Миграции по районам и по глубинам мелководья приводили к неоднократному заселению одних и тех же макробиотопов, и к дифференциации видов по микробиотопам, что привело к сосуществованию более 20 видов, при этом редко больше 2–3 из одного рода (Ситникова и др., 2010). Пример загадочной парасимпатрии 4 видов рода *Benedictia*: представители двух видов, сходные по нуклеотидным последовательностям, имеют морфо-анатомические различия и не перекрывающиеся изотопные (трофические) ниши. Два другие, хорошо отличающиеся от них, между собой вовсе не различаются по нуклеотидным последовательностям и имеют перекрывающиеся трофические ниши, при этом один из них является полиплоидным и отличается от другого по белковым и ферментным фракциям (Матеев и др., 1988). Загадки гибридизации все чаще стали выявляться после обнаружения митохондриальной и ядерной интрогрессий. Не разгадан случай возможного «экологического замещения»: в Южном Байкале совместно обитают *Parabaicalia oviformis* и *P. florii*, существенно различающиеся размерами раковин, а вдоль восточного побережья Северного и Среднего Байкала встречены многочисленные особи *P. o. milaschewitschii*, имеющие размеры *P. florii* при полном отсутствии особей этого вида. И это подвижные улитки, собирающиеся в «стада» в периоды размножения. Загадки в процессах видообразования и разграничения экологических ниш у сосуществующих видов приводят к проблемам таксономии почти в каждой группе байкальских гастропод. Это и таксономия рода *Choanomphalus* с 25 видами, часть из которых несет предковые признаки рода *Gyraulus*, и сем. Baicaliidae, включающего около 40 видов из 8 родов. На молекулярных деревьях генов мтДНК и яДНК байкалиииды подразделяются на две большие клады, но каждая из них включает неодинаковый набор видов из разных родов за некоторым исключением (Kovalenkova et al., 2020). Сведения об экологии свидетельствуют, что в каждую кладу входят и псаммобионтные, и литобионтные виды, но в одной из них виды, обитающие на песке, способны зарываться в грунт, а в другой – предпочитают держаться на его

поверхности. Виды, приуроченные к каменисто-валунным и скальным грунтам одной клады – находятся на поверхности субстрата, тогда как другой – способны «висеть» на стенках с разным уклоном. Возможно, в каждой группе существует свой механизм захватывания пищи, хотя все они являются фильтраторами. Одни пропускают пищевые частицы через мантийную полость, где они обволакиваются слизью и затем в виде слизевого шнура проходят с правой стороны головы по ресничному желобку и захватываются радулой (Roepstorff et al., 2003). Замечено, что другие виды образуют слизевый мешок у рта, а третьи являются пасущимися на субстрате, фильтруя пищу непосредственно с субстрата или взмучивая поверхность мягкого грунта передним краем ноги. Состав пищевого комка у сосуществующих видов слабо или вовсе не различается, и лишь у небольшого количества видов, на основе анализа стабильных изотопов углерода и азота, показаны различия усваиваемой пищи (Sitnikova et al., 2012). Сходства морфологии копулятивных аппаратов и периодов размножения не препятствуют при определенных условиях гибридизации ряда молодых видов. Еще одной загадкой является недавнее обнаружение локальных видов *Kobeltocochlea*, с высоким уровнем генетических дистанций между ними, в зоне глубин ~80–200 м северной котловины. Один из них найден на банке, сложенной каменистыми грунтами, находящейся на участке повышенного теплового потока (Голубев, 2007), а другие – на «постройках» потухших грязевых вулканов и на полях грифонов, возможно, являющихся выходами термальных и минерализованных флюидов в местах тектонических разломов (Лунина и др., 2023). Если опираться на сведения о протонном туннелировании в ДНК, приводящем к ее нестабильности и спонтанным мутациям (Slocombe et al., 2022), то водородсодержащие газы, диффузно выделяющиеся в местах разломов, вполне могли влиять на процессы видообразования. Загадкой является роль в видообразовании микроорганизмов (бактерий и вирусов), выявленных внутри гастропод (Штыкова и др., 2018; Vutina et al., 2023), а также грегариин, найденных у акролоксид, населяющих гидротермальный вент Фролиха (Sitnikova, Shirokaya, 2013). Не определены роли эпигенетических и физиологических процессов, протекавших у гастропод при переходе к жизни на других биотопах, особенно при заселении глубоководной зоны.

Процессы эндемичного видообразования в Байкале с древней историей и молодым современным обликом привели к формированию: 1) старых, почти не различимых по морфологии раковины, но генетически далеких друг от друга видов гастропод; 2) среднего возраста видов, одинаково явно разграниченных морфологически, генетически и экологически, а также 3) молодых видов с ярко выраженными морфологическими признаками, но мало различающихся по нуклеотидным последовательностям.

Работа выполнена в рамках бюджетных тем ЛИН СО РАН №№ 0279–2021–0007, 0279–2021–0005, 0279–2021–0010, 0279–2021–0004.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

- Вотинцев К.К. 1961. *Гидрохимия озера Байкал*. АН СССР, Москва (Труды байкальской лимнологической станции АН СССР), 20, 311 с.
- Голубев В.А. 2007. *Кондуктивный и конвективный вынос тепла в Байкальской рифтовой зоне*. ГЕО, Новосибирск, 222 с.
- Дорогостайский В.Ч. 1923. Вертикальное и горизонтальное распределение фауны озера Байкал. *Сборник трудов профессоров и преподавателей Иркутского университета*, 5: 103–131.
- Карабанов Е.Б. 1999. *Геологическое строение осадочной толщи озера Байкал и реконструкция изменений климата центральной Азии в позднем Кайнозое*. Автор. дисс. докт. г-м. наук, Москва, Институт литосферы окраинных и внутренних морей РАН, Институт геохимии им. А.П. Виноградова СО РАН, 72 с.
- Лунина О.В., Кучер К.М., Наумова Т.В., Ситникова Т.Я. 2023. Новые находки грязевого вулканизма у северо-западного побережья оз. Байкал по данным подводной видеосъемки. *Доклады Российской академии наук. Науки о Земле*, 513(2): 58–63.

- Матекин П.В., Дзюбан Т.А., Ситникова Т.Я. 1988. О новом виде рода *Benedictia* (Gastropoda, Benedictiidae) из озера Байкал. *Зоологический журнал*, 67(1): 129–135.
- Мартинсон Г.Г. 1961. *Мезозойские и кайнозойские моллюски континентальных отложений Сибирской платформы, Забайкалья и Монголии*. Изд-во АН СССР, Москва, Ленинград (Труды Байкальской лимнологической станции), 19: 332 с. (26 фото таблиц).
- Мац В.Д., Ефимова И.М. 2011. Палеогеографический сценарий позднего мела кайнозоя центральной части Байкальского региона. *Геодинамика и тектонофизика*, 2(2): 175–193).
- Попова С.М. 1981. *Кайнозойская континентальная малакофауна юга Сибири и сопредельных территорий*. Наука, Москва, 188 с.
- Сиделева В.Г., Ситникова Т.Я. 2021. Дифференциация сообществ макробеспозвоночных и коттоидных рыб, ассоциированных с метановыми сипами различных донных ландшафтов оз. Байкал. *Труды Зоологического института РАН*, 325(4): 469–484.
- Ситникова Т.Я., Широкая А.А., Максимова Н.В., Ханаев И.В., Слугина З.В., Тимошкин О.А. 2010. Распределение брюхоногих моллюсков в каменистой литорали озера Байкал. *Гидробиологический журнал*, 46(1): 3–20.
- Ситникова Т.Я., Сиделева В.Г., Кияшко С.И., Земская Т.И., Механикова И.В., Хлыстов О.М., Хальзов И.А. 2017. Сравнительный анализ сообществ макробеспозвоночных и рыб, ассоциированных с метановым и нефте-метановым сипами в абиссали оз. Байкал. *Успехи современной биологии*, 137(4): 373–386.
- Хурсевич Г.К., Карabanов Е.Б., Прокопенко А.А., Вильямс Д.Ф., Кузьмин М.И., Феденя С.А., Гводков А.Н., Кербер Е.В. 2001. Детальная диатомовая биостратиграфия осадков озера Байкал в эпоху брюнес и климатические факторы видообразования. *Геология и геофизика*, 42(1-2): 108–129.
- Штыкова Ю.Р., Ситникова Т.Я., Кулакова Н.В., Суханова Е.В., Ханаев И.В., Парфенова В.В. 2018. Первые сведения о бактериальном сообществе пищеварительного тракта эндемичных байкальских брюхоногих моллюсков вида *Benedictia baicalensis*. *Микробиология*, 87(6): 727–736.
- Butina T.V., Zemskaya T.I., Bondaryuk A.N., Petrushin I.S., Khanaev I.V., Nebesnykh I.A., Bukin Y.S. 2023. Viral diversity in samples of freshwater gastropods *Benedictia baicalensis* (Caenogastropoda: Benedictiidae) revealed by total RNA-sequencing. *International Journal of Molecular Sciences*, 24(23): 1–21.
- Grachev M.A., Vorobyova S.S., Likhoshway E.V., Goldberg E.L., Ziborova G.A., Levina O.V., Khlystov O.M. 1998. A high resolution diatom record of the palaeoclimates of East Siberia for the last 2.5 my from Lake Baikal. *Quaternary Scientific Review*, 17: 1101–1106.
- Khlystov O., De Batist M., Shoji H., Hachikubo A., Nishio S., Naudts L., Poort J., Khabuev A., Belousov O., Manakov A., Kalmychkov G. 2013. Gas hydrate of Lake Baikal: Discovery and varieties. *Journal of Asian Earth Sciences*. 62(1): 162–166.
- Kovalenkova M.V., Bukin Yu.S., Sitnikova T.Ya., Sherbakov D.Yu. 2020. The phylogeny based on the intron of ATP synthase α -subunit gene reveals a substrate role in the origin of the gastropod species flock from Lake Baikal. *Limnology and Freshwater Biology*, 2: 405–411.
- Kuz'min M.I., Karabanov E.B., Kawai T., Williams D. et al. 2001. Deep drilling on Lake Baikal: main results. *Russian geology and geophysics*, 42(1–2): 8–34.
- Osipov, E. Y., & Khlystov, O. M. (2010). Glaciers and meltwater flux to Lake Baikal during the Last Glacial Maximum. *Paleogeography, Paleoclimatology, Paleoecology*, 294: 4–15.
- Papusheva E. P., Sherbakov D.Yu., Sitnikova T. Ya., Zubakov D.Yu., Blinov A.G., Starobogatov Ya.I. 2003. Molecular phylogeny of the genus *Choanomphalus* (Pulmonata: Planorbidae). *Ruthenica*, 13(1): 75–80.
- Roepstorf P., Sitnikova T.Ya., Timoshkin O.A., Pomazkina G.V. 2003. Observation on stomach contents, food uptake and feeding strategies of endemic Baikalian gastropods. *Berliner Palaobiologische Abhandlungen*, 4: 151–156.

- Saito T., Prozorova L., Sitnikova T., Surenkhorloo P., Hirano T., Morii Y., Chiba S. 2018. Molecular phylogeny of glacial relict species: a case of freshwater Valvatidae molluscs (Mollusca: Gastropoda) in North and East Asia. *Hydrobiologia*, 818(1): 105–118.
- Schniebs K., Sitnikova T.Ya., Vinarski M.V., Müller A., Khanaev I.V., Hundsdoerfer A.K. 2022. Morphological and genetic variability in *Radix auricularia* (Mollusca: Gastropoda: Lymnaeidae) of Lake Baikal, Siberia: the story of an unfinished invasion into the ancient deepest Lake. *Diversity*. 14(7): 1–28.
- Sherbakov D.Yu. 1999. Molecular phylogenetic studies on the origin of biodiversity in Lake Baikal. *Trends in Ecology & Evolution*, 14: 92–95.
- Shirokaya A.A., Sitnikova T.Ya., Kijashko P.V., Shydlovskyy I.V., Prozorova L.A., Yamamuro M. 2017. A review of the Lake Baikal limpets, family Acroloxidae Thiele, 1931 (Mollusca: Pulmonata: Hygrophila), based on type specimens, with keys to the genera. *Archiv für Molluskenkunde*, 146(1): 9–64.
- Sitnikova T.Ya. 2006. Endemic gastropod distribution in Baikal. *Hydrobiologia*, 568(1): 207–211.
- Sitnikova T., Kiyashko S., Maximova N., Pomazkina G., Roepstorf P., Wada E., Michel E. 2012. Resource partitioning in endemic species of Baikal gastropods indicated by gut contents, stable isotopes and radular morphology. *Hydrobiologia*, 682(1): 75–90.
- Sitnikova T.Y., Shirokaya A.A. 2013. New data on deep-water Baikal limpets found in hydrothermal vents and oil-seeps. *Archiv fuer Molluskenkunde*, 142(2): 257–278.
- Sitnikova T., Teterina V., Maximova N., Kirilchik S. 2021. Discordance of genetic diversification between deep-and shallow-water species of *Kobeltocochlea* Lindholm, 1909 (Caenogastropoda: Truncatelloidea: Benedictiidae) endemic to Lake Baikal with the description of a new species, review of the genus, and notes on its origin. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 59(8): 1775–1797.
- Sitnikova T., Peretolchina T., Prozorova L., Sherbakov D., Babushkin E., Vinarski M. 2023. The North Asian Genus *Kolhymammnicola* Starobogatov and Budnikova 1976 (Gastropoda: Amnicolidae), its extended diagnosis, distribution, and taxonomic relationships. *Diversity*, 15(483): 1–25.
- Slocombe, L., Winokan, M., Al-Khalili, J., Sacchi M. 2022. Proton transfer during DNA strand separation as a source of mutagenic guanine-cytosine tautomers. *Communications chemistry*, 5 144 (2022). <https://doi.org/10.1038/s42004-022-00760-x>
- Stelbrink B., Shirokaya A.A., Clewing C., Sitnikova T.Y., Prozorova L.A., Albrecht C. 2015. Conquest of the deep, old and cold: an exceptional limpet radiation in Lake Baikal. *Biology Letters*, 11(7): 1–4.
- Zemskaya T.I., Lomakina A.V., Mamaeva E.V., Zakharenko A.S., Pogodaeva T.V., Petrova D.P., Galachyants Yu.P. 2015. Bacterial communities in sediments of Lake Baikal from areas with oil and gas discharge. *Aquatic Microbial Ecology*, 76: 95–109.

MYSTERIES OF SPECIATION OF ENDEMIC GASTROPODS IN LAKE BAIKAL

T.Ya. Sitnikova¹, V.I. Teterina¹, M.V. Kovalenkova¹, N.V. Maximova¹, T.E. Peretolchina¹, S.I. Kiyashko², A.A. Shirokaya¹, S.V. Kirilchik¹, K.M. Kucher¹

¹*Limnological Institute SB RAS, Irkutsk, Russia, sit@lin.irk.ru*

²*A.V. Zhirmunsky NSCenter of Marine Biology FEB RAS, Vladivostok, Russia*

Keywords: history, differentiation, molecular-phylogeny, ecology, trophic

Abstract: We considered Baikal history, non-simultaneous divergence from the common ancestors, the main possible ways of differentiation, the presence of different age species, including old (cryptic) and young, the possible cases of hybridization, and the influence of hydrogen-containing gases on DNA mutations and on the insertion of the chemosynthetic food. We've listed some of the unresolved problems associated with endemic gastropod speciation.

МЕТОД ОЦЕНКИ ЭФФЕКТИВНОСТИ КАРДИОРЕСПИРАТОРНОЙ СИСТЕМЫ ДВУСТВОРЧАТЫХ МОЛЛЮСКОВ

С.В. Сладкова, С.В. Холодкевич

*Санкт-Петербургский научно-исследовательский центр экологической безопасности РАН – обособленное структурное подразделение ФГБУН «Санкт-Петербургский Федеральный исследовательский центр РАН», Санкт-Петербург, Россия
sladkova_sv1@mail.ru*

Ключевые слова: двустворчатые моллюски, биоиндикаторы, кардиореспираторная функция.

Двустворчатые моллюски широко распространены и представляют собой большую группу, состоящую из 14 000 видов по всему миру (Appeltans et al., 2012). Подвергаясь воздействию различных загрязнителей, содержащихся как в воде, так и в донных осадках, они могут накапливать их, и поэтому двустворчатые моллюски часто используются в качестве биоиндикаторов (Salánki et al., 2003; Beresina et al., 2023). Изучение физиологического состояния биоиндикаторных организмов, обитающих в водоемах с высокой антропогенной нагрузкой, часто используется для оценки воздействия опасного химического загрязнения и является одним из принципов биологического мониторинга водной среды. Гидробионты, длительное время обитающие в неблагоприятных или загрязненных условиях, требующих от организма дополнительных энергетических затрат на поддержание гомеостаза, имеют более низкий статус функционального состояния (здоровья) по сравнению с аналогичными организмами, обитающими в условно незагрязненных районах. Находясь в условиях антропогенного пресса, двустворчатые моллюски демонстрируют две стратегии поведения: либо пытаются адаптироваться с помощью компенсаторных механизмов, для которых требуется дополнительная энергия, и поэтому моллюски повышают частоту сердечных сокращений (ЧСС) и скорость потребления кислорода, либо пытаются изолироваться, увеличивая время нахождения в закрытом состоянии и снижая ЧСС и скорость потребления кислорода. При этом обе стратегии, в конечном итоге, приводят к истощению энергетических резервов, что сказывается на эффективности деятельности кардиореспираторной системы. Деятельность кардиореспираторной системы моллюсков, как первостепенного показателя адаптивных (компенсаторных) возможностей животного, можно рассматривать в качестве подходящего индикатора качества среды обитания. ЧСС моллюсков используется для изучения реакции кардиоактивности на различные факторы окружающей среды, включая температуру, соленость, тяжелые металлы, а также нефтяное загрязнение. Измерение ЧСС само по себе может давать неполную информацию о сердечной деятельности, поскольку одновременно могут происходить также и изменения ударного объема сердца. Фактически, изменение сердечного ритма является лишь одним звеном в сложном наборе реакций нескольких физиологических систем, которые уникальным образом компенсируют изменения в окружающей среде. В ряде экспериментальных работ (Spicer, Weber, 1991; Curtis et al., 2000; Bakhmet et al., 2008; Sharov et al., 2022) было показано, что двустворчатые моллюски реагируют на присутствие в воде отдельных веществ и их смесей в концентрациях, обладающих для них острой или хронической токсичностью, изменениями ЧСС и скорости потребления кислорода. Поэтому в качестве более полной оценки функционального состояния двустворчатых моллюсков можно использовать эффективность деятельности кардиореспираторной системы моллюсков, как первостепенного показателя адаптивных (компенсаторных) возможностей животного. Диагностику кардиореспираторной функции

предлагается проводить путем одновременной неинвазивной регистрации хронотропной характеристики кардиоактивности - ЧСС, измеряемой волоконно-оптическим методом (Kholodkevich et al., 2008) и скорости потребления кислорода моллюсками.

Исследования кардиореспираторной функции можно проводить на любых двустворчатых морских и пресноводных моллюсках. Однако там, где это возможно, предпочтительнее в качестве тест-объектов использовать для пресных поверхностных водоемов крупных двустворчатых моллюсков семейства униионид беззубок (*Anodonta anatina* Linnaeus, 1758) и перловиц (*Unio pictorum* Linnaeus, 1758) широко распространенных в водоемах Евразии, для морских вод мидий (*Mytilus edulis* Linnaeus, 1758) (Рис.1).

Эффективность деятельности кардиореспираторной системы определяют на свежесобранных моллюсках. Их содержат в лаборатории в воде, взятой с места отбора моллюсков, поддерживая оптимальные условия (температура, световой режим) в стеклянных сосудах объемом не менее 10л. Воду аэрируют микрокомпрессором. Перед началом исследования определяют вес моллюсков вместе с раковиной, измеряют длину раковины и формируют однотипные по размерам и возрасту группы животных по каждому из исследуемых мест обитания.



Рисунок 1 – Двустворчатые моллюски: А – *Anodonta anatina*, Б – *Unio pictorum*, В – *Mytilus edulis*

Для проведения исследования каждому отобранному моллюску на раковину над областью сердца приклеивают миниатюрный держатель (Рис.2А), к которому прикрепляется волоконно-оптический зонд (Рис.2Б).

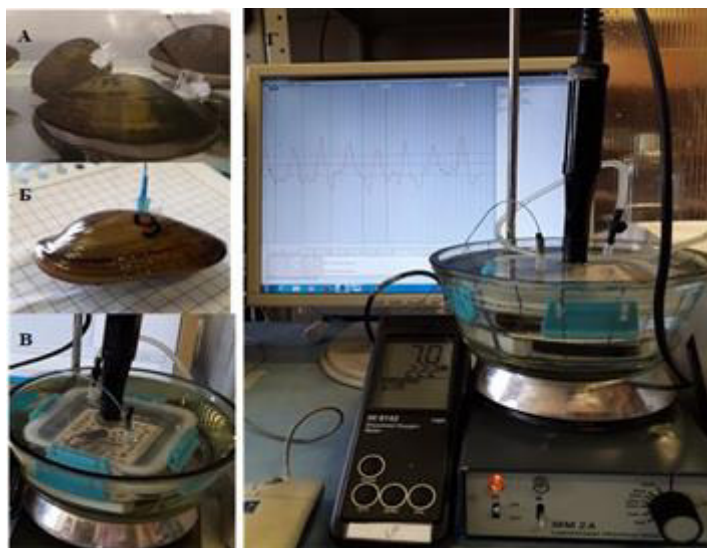


Рисунок 2 – Регистрация кардиоактивности и скорости потребления кислорода моллюском: А – моллюски с наклеенными держателями; Б – моллюск с вставленными в держатель световодами; В – непроточный респирометр с моллюском в емкости с водой; Г –

общий вид установки одновременной регистрации кардиоактивности и потребления кислорода моллюском

Моллюски с наклеенными держателями индивидуально помещаются на перфорированную горизонтальную плоскость в непроточном респирометре. В качестве респирометров используются прозрачные стеклянные контейнеры объемом 300 мл с пластиковыми крышками, на дно которых помещают стержень магнитной мешалки для перемешивания жидкости, и накрывают его перфорированной крышкой, чтобы вращение стержня не травмировало моллюсков. Далее через отверстие в крышке в держатель, вставляется опто-волоконный зонд и полярографический электрод кислородомера, сосуд заполняется азрированной профильтрованной водой с места отбора моллюска (насыщение кислородом не менее 90%) без пузырей и герметично закрывается крышкой. Далее респирометр погружают в ванночку с водой (Рис.2В) для минимизации риска попадания воздуха в респирометр в процессе перемешивания и начинают одновременную регистрацию кардиоактивности и скорости потребления кислорода у моллюска.

Для регистрации сигнала кардиоактивности используются лазерные волоконно-оптические фотоплетизмографы. Для отведения оптического сигнала, содержащего информацию о кардиоактивности, используется волоконно-оптический зонд с двумя гибкими оптическими волокнами, а цилиндрический наконечник этого зонда фиксируется в специальном держателе, приклеенном непосредственно на раковину моллюска. Суть неинвазивного метода регистрации сигнала кардиоактивности состоит в том, что по тонкому волоконно-оптическому кабелю излучение инфракрасного полупроводникового лазера, расположенного в корпусе лазерного-волоконного оптического фотоплетизмографа, передается к раковине моллюска над областью расположения сердца. Отраженный от сокращающегося сердца свет, содержащий информацию о ритме сердечной деятельности, передается по второму волоконно-оптическому кабелю на фотоприемник фотоплетизмографа. После соответствующего усиления, фильтрации и преобразования в цифровую форму сигнал в виде фотоплетизмограммы передается на компьютер для анализа кардиоактивности, где с помощью оригинальной программы рассчитывается среднее значение ЧСС. Более подробно метод неинвазивной регистрации ЧСС описан в работах Холодкевича С.В. с соавторами (Kholodkevich et al., 2008; Kholodkevich et al., 2021).

Скорость потребления кислорода моллюсками определяют полярографическим методом. Концентрацию кислорода в респирометре измеряют каждые 10 минут, или непрерывно, если позволяет кислородомер, длительность нахождения моллюсков в респирометре составляет 1 час. Насыщение воды кислородом за это время снижается не более чем на 25%. Количество моллюсков не менее пяти из каждой локации. Измерение концентрации кислорода в воде респирометра осуществляется оксиметром с полярографическим электродом, например портативным оксиметром HI 9142 (Hanna Instruments) с автоматической температурной компенсацией и приведенной погрешностью измерения $\pm 2,5\%$. В конце исследования моллюска извлекают из раковины и взвешивают для определения влажного веса животного. Отдельно в контрольной серии экспериментов определяют изменение содержания кислорода в воде респирометров без моллюсков. Скорость потребления кислорода моллюсками на каждом измерительном интервале определяется по формуле:

$$V_{O_2} = [(C_{t_1} - C_{t_2}) - \Delta c] V / (t_1 - t_2) W, \text{ где}$$

V_{O_2} – скорость потребления кислорода ($\text{мгO}_2/\text{г}\cdot\text{мин}$), t_1 , t_2 – время начала и конца измерительного интервала (мин), C_t – концентрация кислорода в среде в момент времени t (мг/л), Δc – количество кислорода, потребленное микроорганизмами, определяемое в контрольных измерениях, V – объем сосуда (л), W – влажный вес моллюска (г). Коэффициент эффективности деятельности кардиореспираторной системы моллюсков (K) определяется как отношение скорости потребления кислорода к величине ЧСС тестируемых животных и рассчитывается по формуле:

$$K = V_{O_2} / \text{ЧСС}$$

Предлагаемый метод может быть использован для оценки состояния («здоровья») природных морских и пресноводных экосистем по функциональному состоянию обитающих в них двустворчатых моллюсков, оцениваемому по эффективности деятельности их кардиореспираторной системы.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

- Appeltans, W., Ahyong, S. T., Anderson, G., Angel, M. V., Artois, T., Bailly, N., et al. 2012. The magnitude of global marine species diversity. *Current Biology*, 22(23): 2189–2202. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2012.09.036>
- Bakhmet, I. N., Fokina, N. N., Nefedova, Z. A., and Nemova, N. N. 2008. Physiological-biochemical properties of blue mussel *Mytilus edulis* adaptation to oil contamination. *Environmental Monitoring and Assessment*, 155: 581–591. doi: 10.1007/s10661-008-0457-5
- Berezina N., Maximov A., Sharov A., Gubelit Yu., Kholodkevich S. 2023. Environmental assessment with cage exposure in the Neva estuary, Baltic sea: metal bioaccumulation and physiologic activity of bivalve molluscs. *Journal of Marine Science and Engineering*, 11(9): 1756. <https://doi.org/10.3390/jmse11091756>
- Curtis, T. M., Williamson, R., and Depledge, M. H. 2000. Simultaneous, longterm monitoring of valve and cardiac activity in the blue mussel *Mytilus edulis* exposed to copper. *Marine Biology*, 136: 837–846. doi: 10.1007/s002270000297
- Kholodkevich S.V., Ivanov A.V., Kurakin A.S., Kornienko E.L., Fedotov V.P. 2008. Real time biomonitoring of surface water toxicity level at water supply stations. *Journal of Environmental Bioindicators*, 3(1): 23-34.
- Kholodkevich S.V., Kuznetsova T.V., Sladkova S.V., Kurakin A.S., Ivanov A.V., Lyubimtsev V.A., Kornienko E.L., Fedotov V.P. 2021. Industrial Operation of the Biological Early Warning System BioArgus for Water Quality Control Using Crayfish as a Biosensor. In: Pandey B.W., Anand S. (eds) *Water Science and Sustainability. Sustainable Development Goals Series*. Springer, Cham: 127-145. https://doi.org/10.1007/978-3-030-57488-8_10
- Salánki J, Farkas A, Kamardina T, Rózsa KS. 2003. Molluscs in biological monitoring of water quality. *Toxicology Letters*, 140-141: 403-410.
- Sharov A.N., Sladkova S.V., Kamardin N.N., Shigaeva T.D., Kudryavtseva V.A., Kholodkevich S.V., Berezina N.A., Kuprijanov I. 2022. Cadmium in the eastern Gulf of Finland: concentrations and effects on the mollusk *Limecola balthica*. *Geochemistry International*, 60(7): 702-710
- Spicer J.I., Weber R.E. 1991. Respiratory impairment in crustaceans and molluscs due to exposure to heavy metals. *Comparative Biochemistry and Physiology, Part C*, 100(3): 339-342. doi: 10.1016/0742-8413(91)90005-e.

ASSESSMENT METHOD THE EFFECTIVENESS OF THE CARDIORESPIRATORY SYSTEM OF BIVALVES

S.V. Sladkova, S.V. Kholodkevich

St. Petersburg Federal Research Center of the Russian Academy of Sciences, St. Petersburg, Russia
sladkova_sv1@mail.ru

Keywords: bivalves, bioindicators, cardiorespiratory function.

Abstract: A method is proposed for determining the degree of pollution of marine areas and surface water bodies based on the functional state (health) of the bivalve mollusks living in them, assessed by the effectiveness of their cardiorespiratory function. Diagnostics of the health of mollusks is proposed to be carried out by simultaneous non-invasive recording of heart rate fiber-

optic method for measuring the cardiac activity of benthic invertebrates and measurement of the rate of oxygen consumption by mollusks by polarographic method.

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ *FRUTICICOLA FRUTICUM* В КАЧЕСТВЕ ИНДИКАТОРА АНТРОПОГЕННОГО ВОЗДЕЙСТВИЯ (ПРОБЛЕМЫ И ПЕРСПЕКТИВЫ)

Э.А. Снегин, Е.А. Снегина

Белгородский государственный национальный исследовательский университет, Белгород,
Россия
eduard_snegin@mail.ru

Ключевые слова: кустарниковая улитка, биоиндикатор, урбанизированный ландшафт

В данном сообщении дается оценка использования наземного моллюска *Fruticicola fruticum* (кустарниковая улитка) в качестве индикаторов антропогенного воздействия на природные экосистемы (на примере Юга Среднерусской возвышенности). Выбор этого вида для этих целей неслучаен. Кустарниковая улитка довольно крупный объект, обладает ярко выраженным полиморфизмом конхиологических и биохимических признаков, образует многочисленные колонии, широко распространен на европейском континенте. В этой связи вид уже давно используется как объект мониторинга различных урбанизированных территорий. На протяжении нескольких десятков лет нами ведется работа в этом направлении.

1. Подтверждение видового статуса.

Определение или подтверждение видовой принадлежности исследуемого животного является важным шагом для выбора объекта биоиндикации. В этом отношении, помимо традиционных морфологических и анатомических признаков нами были проведены молекулярно-генетические исследования, которые согласуются с тем, что *F. fruticum* в районе исследования является таковым (Snegin *et al.*, 2017). Исследования, согласно которым на территории Европы имеются как минимум еще два викарирующих вида этого рода, также подтверждают наш вывод (Hofman *et al.*, 2022).

2. Использование конхиометрических признаков.

Ввиду того, что на конхиометрические признаки большое влияние оказывают микроклиматические (температура и влажность) и биотопические факторы (кормообеспеченность) установить определенной зависимости этих признаков от уровня антропогенного воздействия не удалось. Данные по 23 популяциям, обитающих на территории Среднерусской возвышенности, показали, что влияние человека на конхиометрические характеристики может носить лишь косвенный характер, через изменение структуры ландшафта (Snegin, Snegina, 2019).

3. Использование цветовых фенотипов раковины.

По цветовым вариантам исследовано 40 популяций. В популяциях *F. fruticum* определяли частоту встречаемости особей, имеющих продольную коричневую полосу на раковине, определяемых как гомозиготный фенотип по рецессивному аллелю наличия полосы (Khokhutkin, 1979). Кроме того, в исследуемых группах учитывали частоту встречаемости различных цветовых вариантов окраски раковины. Наиболее четко диагностируются особи с желтым цветом раковины, который определяется нами как гомозиготный фенотип по аллелю желтой окраски (Snegin, 1999). Кроме желтого цвета, в колониях *F. fruticum* присутствуют особи с красно-коричневой раковиной, которые так же хорошо выделяются и, вероятно, являются гомозиготами по «красному» аллелю. Очень часто встречаются улитки со светло-коричневой и разовой раковиной различных оттенков. Ранее предпринимались многочисленные попытки использовать данные признаки в качестве индикаторов состояния биотопов и силы антропогенного воздействия (Matekin, Makeeva,

1979; Khohutkin, 1997; Makeeva *et al.*, 2005; Zeifert, Khokhutkin, 2010). Из всех признаков наиболее четкая корреляция была отмечена между уровнем антропогенного загрязнения (включая радионуклиды) и частотой встречаемости улиток с желтым цветом раковины (Snegin, Snegina, 2019). Прослеживается определенная тенденция приуроченности «желтого» фена к промышленным территориям. Причин такого эффекта может быть несколько. Возможно, это реакция популяций на сокращение площади естественной древесной растительности в промышленных районах, вследствие чего биотопы становятся более разреженными и осветленными. Желтый цвет при этом спасает улиток от перегрева. Другое объяснение сводится к тому, что ген желтой окраски сцеплен с другими генами и их комбинациями, обеспечивающими физиологические преимущества особей в условиях загрязненной среды. Кроме того, данный факт, возможно, указывает на повышенный радиоактивный фон на этих территориях. Проведенные ранее исследования показали, что подобная ситуация на юге Среднерусской возвышенности складывается в местах, затронутых «чернобыльским радиоактивным следом». Так в природном парке «Ровеньский» частота аллеля желтой окраски составляла в разные годы от 0,643 ($N=140$) до 0,723 ($N=65$) при средней частоте по региону $0,193 \pm 0,039$. Также в популяции из заповедного участка «Ямская степь» частота встречаемости «желтых» улиток составила 0,92 ($q = 0,960$) вероятно на фоне повышенной концентрации в почве радия (Ra^{226} , 70,51 мкг/кг), которая вдвое или втрое превосходит прилегающие территории.

В отношении другого полиморфного признака, касающегося наличия (отсутствия) продольной полосы на раковине нами были получены противоречивые данные. С одной стороны, нами зафиксировано достоверное уменьшение частоты встречаемости «полосатого» фена в антропогенно измененных биотопах, что согласуется с мнением В.М. Макеевой (Makeeva *et al.*, 2005) о том, что это является следствием антропогенной деградации растительных сообществ и осветления биотопов. С другой стороны, многолетние наблюдения показывают достоверные изменения частоты данного фена в популяциях без видимых изменений биотопов, что, вероятно, является следствием климатических флуктуаций, о котором сообщал Д.В. Зейферт (Zeifert, Khokhutkin, 2010).

4. Молекулярно-генетические методы.

Генетическую структуру популяций мы оценивали с использованием изоферментных локусов и ДНК-маркеров (Snegin, 2011; 2015; Snegin, Snegina, 2017, Snegin *et al.*, 2019). В своей оценке состояния популяций исследуемого региона мы исходили из двух основных представлений. Согласно первому представлению, критерием стабильного существования популяции является уровень ее аллельного и генотипического разнообразия. Согласно второму – в условиях антропогенного прессинга усиливаются ответные компенсаторные реакции со стороны популяционных генофондов.

Анализ генетической структуры популяций изучаемого вида на всех уровнях иерархии продемонстрировал высокую оригинальность по соотношению частот аллелей большинства изученных популяций моллюсков, возникшей вследствие повышенной разобщенности в условиях лесостепи. В промышленных районах такое разнообразие сменяется общим снижением уровня изменчивости по всем используемым показателям с уменьшением генетической дистанции между группами и появлением редких комбинаций, что можно расценивать в некоторых случаях как компенсаторные реакции видов на условия урбанизации.

Важным моментом является установка связи генетической структуры с особенностью лесостепного ландшафта, где исследуемые нами популяции *F. fruticum* издавна обитают в условиях фрагментации ареала. В таких изолированных или полуизолированных популяциях длительное время шел отбор против рецессивных аллелей, отсюда отрицательное воздействие инбридинга в них намного меньше, чем в группах, которые сравнительно недавно оказались в условиях изоляции. Кроме того, известно, что при увеличении степени фрагментации местообитаний, вызванные человеком, увеличивается уровень миграции

между популяциями, что значительно уменьшает вероятность возникновения инбридинговой депрессии.

Согласно нашим наблюдениям, популяционная структура *F. fruticum* в районе исследования соответствует метапопуляционной модели, когда население вида состоит из большого числа мелких популяций. При этом изменчивость в субпопуляциях переходит в изменчивость между популяциями, что находит свое отражение в увеличении индексов подразделенности F_{st} . Кроме того, нами отмечено, что часто вымирающие немногочисленные группы улиток, обитающие в пойменных биотопах, пополняются новыми особями из крупных лесных популяций. Вместе с тем, такая реколонизация все чаще становится проблематичной, т.к. естественные биокоридоры, по которым может происходить миграция улиток, разрушаются в ходе необдуманного антропогенного вмешательства. Это свидетельствует о продолжающейся тенденции роста степени антропогенной инсультризации естественных популяций на юге лесостепи Среднерусской возвышенности, ведущее к образованию сильно изолированных групп.

5. Эффективная численность.

Важным аспектом биомониторинга является оценка жизнеспособности популяций на основе определения их эффективной численности. В своих работах мы использовали несколько моделей для ее вычисления, учитывающих различные стороны биологии вида (Snegin, 2011; 2015; Snegin, Snegina, 2017). Первый способ расчета был проведен на основе коэффициентов линейной функции между попарными оценками потока генов (Nm) и географического расстояния между популяциями (Dg) (Slatkin, 1993). Также вычисление эффективного размера популяций проводилось на основе моделей, где учитываются значения индекса подразделенности популяции F_{st} (Wright, 1951), коэффициента инбридинга (Li, 1976) а также изменчивости индивидуальной плодовитости (Wright, 1938). Кроме того, используя данные многолетних наблюдений за структурой генофондов и фенотипов популяций был применен так называемый «темпоральный» метод (Krimvas, Tsakas, 1971; Nei, Tajima, 1981).

Расчет эффективной численности, наравне с генетическими исследованиями, позволил выявить уязвимые популяции на юге лесостепи. Кроме того, на основе эффективной численности был построен прогноз времени дальнейшего существования исследуемых популяций кустарниковой улитки, обитающих на территории юга Среднерусской возвышенности. Расчеты показывают, что в районе исследования минимальный срок жизни имеют популяции, обитающие на территории горнорудных производств. Предполагаемый срок жизни популяций здесь варьировал в пределах 25-100 лет. В наиболее благополучных группах прогнозируемый срок жизни доходил до 800-1900 лет.

Сопоставление полученных оценок эффективного размера *F. fruticum*, с аналогичными данными по другим видам наземных моллюсков, обитающих в районе исследования, демонстрирует явное уменьшение этого показателя в группах кустарниковой улитки.

6. Генотоксикологические исследования.

Для оценки мутагенной нагрузки на популяции кустарниковой улитки нами был использован метод щелочного гель-электрофореза изолированных клеток – метод ДНК-комет (CometAssay). Для анализа использовали ткань гепатопанкреаса только взрослых, половозрелых животных. Согласно полученным данным, несмотря на сильную урбанизацию района исследования, и наличия в почве и раковинах различных поллютантов, включая тяжелые металлы (Snegin, 2009), уровень разрушения ДНК в исследуемых группах *F. fruticum* можно считать незначительным, т.к. полученные средние показатели индекса ДНК-комет (ИДК) не достигают даже первой стадии разрушения (Snegin, 2014). Это с одной стороны говорит об отсутствии в пунктах сбора сильных повреждающих факторов, обладающих генотоксичным эффектом, а с другой стороны демонстрирует активные репарационные процессы, протекающие в организме животных и нейтрализующие отрицательные воздействия средовых компонентов. Тем не менее, по нашим данным, прослеживаются определенные тенденции в направлении увеличения количества

разрушенной ДНК условиях влияния горно-обогатительных комбинатов, вблизи автомобильных дорог, в условиях города, а также в естественных особо охраняемых природных сообществах, расположенных недалеко от сельскохозяйственных угодий. В последнем случае ИДК=0,350 был более значительным, чем на антропогенно измененных территориях (ИДК=0,135). Такой неожиданный эффект, вероятно, вызван тем, что непосредственно к охранной зоне заповедников примыкают пшеничные поля, занимающие водораздельные участки, откуда в результате летних ливневых дождей в окрестные понижения рельефа происходит смыв удобрений и пестицидов. Улитки, обитая в таких низинных участках на территории ООПТ, вероятно, получают повышенные дозы поллютантов. Ввиду того, что загрязнения сюда поступает перманентно, в популяциях еще не прошел отбор особей, имеющих более эффективный репарационный аппарат, как это произошло в промышленных зонах. Для сравнения, в наиболее чистых биотопах, находящихся на удалении от промышленных территорий и обрабатываемых полей ИДК не превышал 0,02.

Таким образом, на основании изложенных результатов, можно говорить о продолжающейся тенденции сокращения аллельного разнообразия и изменения соотношения частот генотипов в популяциях кустарниковой улитки в районе исследования, что отчасти отражает изменения в структуре всего лесостепного ландшафта юга Среднерусской возвышенности под влиянием антропогенного пресса. Данная картина с учетом интенсивного развития экономической составляющей региона диктует необходимость более пристального внимания к естественным сообществам с точки зрения сохранения их биопотенциала, создания биокоридоров и расширения сети особо охраняемых природных территорий. Стоит отметить также, что объективную оценку состояния среды жизни можно получить только на основании комплексного подхода к анализу живой материи на всех уровнях иерархии. Однокомпонентная экспресс-диагностика сопряжена с большими ошибками наблюдения, перекрывающими возможность ее применения.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

- Hofman S, Cameron RAD, Proćków M, Sîrbu I, Osikowski A, Jaszczyńska A, Sokół M, Falniowski A. 2022. Two new pseudocryptic species in the medium-sized common European land snails, *Fruticicola* Held, 1838; as a result of phylogeographic analysis of *Fruticicola fruticum* (O. F. Müller, 1774) (Gastropoda: Helicoidea: Camaenidae). *Mol Phylogenet Evol.* 168: 107402. doi: 10.1016/j.ympev.2022.107402. Epub 2022 Jan 11. PMID: 35031469.
- Khokhutkin I.M. 1979. On the inheritance of the trait of “girdling” in the natural populations of the land gastropod *Bradybaena fruticum* (Müll.). *Genetika*, 15 (5): 868–871 [In Russian].
- Khohutkin I.M. 1997. *The structure of species variability on the example of terrestrial molluscs*. Ekaterinburg, Ural Branch of RAS, 175 p. [In Russian].
- Krimbas C. B., Tsakas S. 1971. The genetics of *Dacus oleae*. V. Changes of esterase polymorphism in a natural population following insecticide control selection or drift? *Evolution*, 25: 454–460.
- Makeeva V.M., Belokon M.M., Malyuchenko O.P. 2005. Estimating the gene pool condition in natural populations of invertebrates in the fragmented landscape of Moscow and Moscow Region with special reference to bush snail *Bradybaena fruticum* Müll. *Russian Journal of Genetics*, 41(11):1230–1244.
- Matekin P. V. Makeeva V. M. 1979. On the question of the selective importance of conchological and biochemical characteristics. *Molluscs, the main results of their study. 6th Vsesoyuznoe soveschaniye poizucheniyu molluskov. Avtoreferaty dokladov*. Leningrad: 150 [In Russian].
- Li C. 1976. *First course in population genetics*. California, The Boxwood Press, Pacific Grove, 631 p.
- Nei M., Tajima F. 1981. Genetic drift and estimation of effective population size. *Genetics*, 98: 625–640.

- Slatkin M. 1993 Isolation by distance in equilibrium and non - equilibrium populations. *Evolution*, 47 (1): 294-279.
- Snegin E.A. 1999. The settlement structure of *Bradybaena fruticum* (Mollusca, Gastropoda, Pulmonata) in the south of the steppe zone of the Russian Plain. Abstract of PhD dissertation. Moscow, Moscow State University, 25 p. [In Russian].
- Snegin E.A. 2009. Content of chemical elements in shells of terrestrial mollusks under the influence of mining and processing plants. *Problems of regional ecology*, 1: 22-27.
- Snegin E.A. 2011. Assessment of the state of population gene pools of terrestrial mollusks in conditions of influence of ore dressing combines from the example *Bradybaena fruticum* Müll (Gastropoda, Pulmonata) *Russian Journal of Genetics: Applied Research*, 1(5): 379–389. doi: 10.1134/S2079059711050133
- Snegin E. A. 2014. Analysis of Cytogenetic Stability in Natural Populations of Terrestrial Mollusks (Based on DNA Comet Assay). *Russian Journal of Developmental Biology*, 45 (3): 143–148. DOI: 10.1134/S1062360414030060
- Snegin E.A. 2015. Temporal dynamics of the genetic structure and effective size of *Bradybaena fruticum* Müll. (Mollusca, Gastropoda, Pulmonata) populations in the south of the Central Russian Upland. *Russian Journal of Ecology*, 46(3): 260–266. Doi:10.1134/S1067413615020113
- Snegin E. A., Sychev A. A., Grebennikov M. E., Snegina E. A. 2017. Assessment of the Genetic Distances between Some Species of the Family Bradybaenidae (Mollusca, Pulmonata). *Russian Journal of Genetics*, 53 (2): 259–266. DOI: 10.1134/S1022795417020120
- Snegin E.A., Snegina E.A. 2017. Assessment of the state of population gene pools of sedentary animal species using the example of the land mollusk *Bradybaena fruticum* Müll. (Gastropoda, Pulmonata) using DNA markers. *Ecological Genetics*, 15 (3): 4–19, doi: 10.17816 / ecogen1534-19. [In Russian].
- Snegin E.A., Snegina E.A. 2019. Geographical and chronological variability of the conchological characters of the mollusc *Fruticicola fruticum* (O.F. Müller, 1774) (Gastropoda; Pulmonata; Bradybaenidae) in the Eastern Europe. *Ruthenica*, 29 (4): 191-204.
- Snegin E.A., Snegina E.A., Artemchuk O.Yu. 2019. The assessment of the genetic structure of bush snail (*Fruticicola fruticum*) populations based on the nonspecific esterases loci. *Ecological genetics*. 2019,17(4):15-26. <https://doi.org/10.17816/ecogen17415-26>.
- Wright S. 1938. Size of population and breeding structure in relation to evolution. *Science*, 87: 430-431.
- Wright S. 1951. The genetical structure of populations. *Ann. Eugenics*, 15: 323-354.
- Zeifert D.V., Khokhutkin I.M. 2010. *Ecology of the Fruticicola fruticum bush snail*. Moscow, KMK Scientific Press Ltd, 92 p. [In Russian].

USING *FRUTICICOLA FRUTICUM* AS AN INDICATOR OF ANTHROPOGENIC IMPACT (PROBLEMS AND PROSPECTS)

E.A. Snegin, E.A. Snegina
Belgorod State University, Belgorod, Russia
eduard_snegin@mail.ru

Keywords: bush snail, bioindicator, urban landscape

Abstract: The review presents the results of the long-term observations of the bush snail (*Fruticicola fruticum*) populations. The problems and prospects of using this species as indicators of anthropogenic impact on the natural ecosystems are considered from the point of view of conchometric, phenetic, genetic and genotoxicological characteristics. Variants of calculating the effective size for assessing the viability of the studied populations are given.

К ПОНИМАНИЮ ОРГАНИЗАЦИИ МОЛЛЮСКОВ СЕМЕЙСТВА ACROLOXIDAE (GASTROPODA: PANPULMONATA): КОНФОКАЛЬНАЯ МИКРОСКОПИЯ ПРОТИВ СВЕТОВОЙ ОПТИКИ

Е.В. Солдатенко¹, А.А. Широкая², А.А. Петров¹

¹Зоологический институт Российской академии наук, г. Санкт-Петербург, Россия

²Лимнологический институт Сибирского отделения Российской академии наук, Иркутск, Россия

sold.zoo@mail.ru

Ключевые слова: моллюски, Acroloxidae, копулятивный аппарат, конфокальная микроскопия

Семейство Acroloxidae включает около 50 видов пресноводных легочных моллюсков с характерной колпачковидной раковинной. Наиболее широко распространенным и богатым видами родом является *Acroloxus*; все остальные роды этого семейства и около половины видов представлены эндемиками и субэндемиками озера Байкал (Stelbrink *et al.*, 2019). Байкальские акролоксиды отличаются значительным морфологическим разнообразием и группируются в 4 рода: *Baicalancylus*, *Frolikhiancylus*, *Gerstfeldtiancylus* и *Pseudancylastrum* (Starobogatov, 1989; Kruglov, Starobogatov, 1991a; Sitnikova *et al.*, 1993; Shirokaya *et al.*, 2003; Shirokaya, Röpstorf, 2003, 2004; Shirokaya, 2007; Sitnikova, Shirokaya, 2013; Stelbrink *et al.*, 2015; Shirokaya *et al.*, 2017; Shirokaya, Takhteev, 2018).

Признаки копулятивного аппарата играют немаловажную роль в систематике различных групп гастропод, включая акролоксид. Копулятивный аппарат акролоксид имеет сложное строение и делится на 2 основных отдела. Проксимальный отдел представлен совокупительным органом (пенисом), лежащим внутри мускулистого мешка (мешка пениса); дистальный отдел образован открывающимся в половое отверстие мешковидным рукавом (препуциумом). Проксимально от мешка пениса отходит железистый придаток (флагеллум). На границе между препуциумом и мешком пениса внутренняя стенка копулятивного органа образует две мышечные складки (саркобеллум и велюм) (Kruglov, Starobogatov, 1991b; Shirokaya, 2007; Andreyeva *et al.*, 2010; Shirokaya, Takhteev, 2018).

Особенности копулятивного аппарата акролоксид используются в качестве диагностических признаков для определения родов и видов (Kruglov, Starobogatov, 1991a, b; Shirokaya, 2007; Shirokaya, Takhteev, 2018). Так, например, отличительным признаком некоторых видов считается отсутствие велюма, а положение отверстия пениса у различных родов и видов описывается либо как терминальное (в роде *Gerstfeldtiancylus* и у *Baicalancylus kobeltii*), либо как латеральное (субтерминальное); в последнем случае дистальный конец пениса преобразован в папиллу. Однако исследование тотальных препаратов копулятивного органа, окрашенных различными красителями на водной или спиртовой основе (кармин, орсеин), не всегда позволяет выявить все детали строения.

Задачей настоящего исследования было подробное описание общей морфологии и организации мускулатуры копулятивных аппаратов у байкальских акролоксид с использованием методов окраски мышц фаллоидином и конфокальной микроскопии для получения более полной информации об их строении и уточнения диагностических признаков родов и видов. В ходе исследования было изучено 8 видов байкальских

акролоксид (*Pseudancylastrum aculiferum*, *P. dorogostajskii*, *P. sibiricum*, *P. werestschagini*, *Gerstfeldtiancylus* sp., *G. benedictiae*, *G. renardii*, и *Baicalancylus kobeltii*), принадлежащих к 3 родам.

Показано, что у всех исследованных видов пенис несет хорошо выраженную папиллу (Рис. 1А, В), имеющую в целом сходное строение у всех изученных байкальских акролоксид. Таким образом, наличие пениальной папиллы, вероятно, является общим признаком всех представителей семейства. Поскольку папилла присутствует также и у тех акролоксид, у которых терминальное отверстие пениса считается диагностическим признаком (Рис. 1В), диагнозы двух родов (*Gerstfeldtiancylus* и *Baicalancylus*) нуждаются в корректировке.

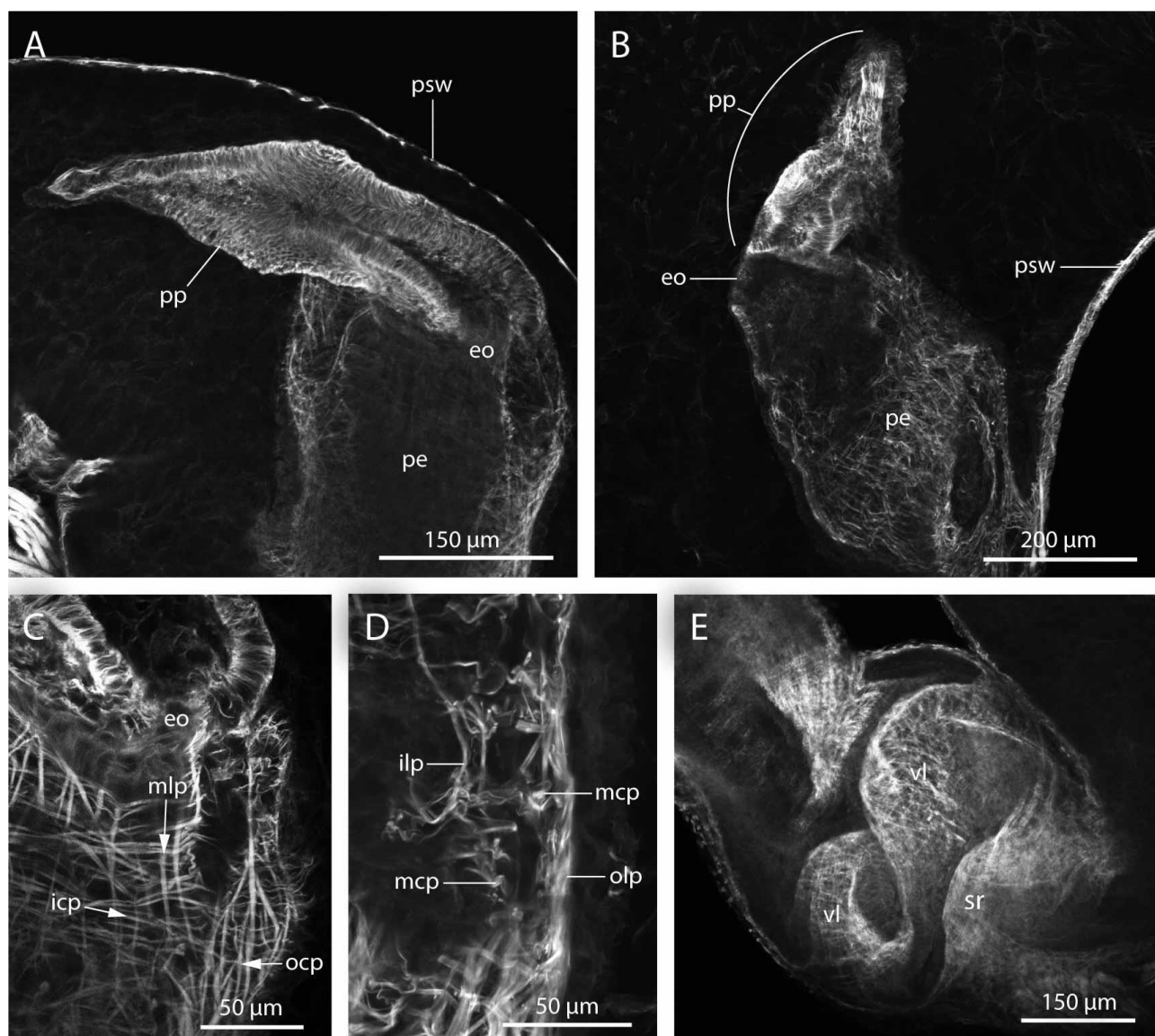


Рисунок 1 – Морфология и организация мускулатуры органов копулятивного аппарата у байкальских акролоксид (конфокальные проекции максимальной интенсивности окрашенных фаллоидином препаратов). **А.** Дистальная часть пениса *Pseudancylastrum aculiferum* с пениальной папиллой. **В.** Пенис *Gerstfeldtiancylus renardii*. **С.** Мышцы в стенке пениса *Gerstfeldtiancylus* sp. **Д.** Мышцы в стенке пениса *Pseudancylastrum aculiferum*. **Е.** Область саркобеллума и велюма в копулятивном аппарате *Gerstfeldtiancylus renardii*. Обозначения: eo – отверстие пениса, ilp – внутренний продольный слой пениальных мышц, icp – внутренний кольцевой слой пениальных мышц, mcp – средний кольцевой слой

пениальных мышц, mpr – средний продольный слой пениальных мышц, opr – наружный продольный слой пениальных мышц, opr – наружный кольцевой слой пениальных мышц, pe – пенис, pp – пениальная папилла, psw – стенка мешка пениса, sg – саркобеллум, vl – велюм.

У представителей рода *Pseudancylastrum* и *Baicalancylus kobeltii* стенка пениса включает три или четыре мышечных слоя: наружные и внутренние слои образованы кольцевыми мышцами, между ними расположены один или два слоя продольных мышц (Рис. 1С). У трех исследованных видов рода *Gerstfeldtiancylus* расположение мышц обратное: наружный и внутренний слои состоят из продольных мышц, между ними проходят один или два слоя кольцевых мышц (Рис. 1D). Поскольку состояние с наружными и внутренними кольцевыми слоями и средним продольным слоем было ранее описано у палеарктического вида *Acroloxus lacustris*, и такое расположение мышц в пенисе вероятно является плезиоморфным для всех пресноводных легочных моллюсков (*Hygrophila*) (Soldatenko, Petrov, 2019), обратное расположение мышц, скорее всего, является синапоморфией рода *Gerstfeldtiancylus*. Интересно, что реверсия мышц у представителей данного рода затрагивает только пенис; мышцы в стенке препуциума и мешка пениса у этих видов имеют то же плезиоморфное расположение, что и у других акролоксид: наружные и внутренние слои – кольцевые, средний слой – продольный.

Саркобеллум устроен единообразно у всех исследованных видов. Он образован складкой в форме конической трубки, мышечная стенка которой включает наружный и внутренний слои кольцевых мышц, массу кольцевых и диагональных мышечных волокон между ними и слой продольных мышц под наружными кольцевыми мышцами. Велюм во всех случаях образован двумя выступающими складками на внутренней стенке препуциума, однако форма этих складок отличается у разных видов. У *Gerstfeldtiancylus* sp., *G. benedictiae*, *B. kobeltii*, и *P. aculiferum* складки велюма имеют округлый или слегка волнистый край, одна из складок меньше по размеру и расположена дистальнее другой. Второй тип описан только у *G. renardii*: складки велюма – одинакового размера с S-образным краем и расположены друг напротив друга в перевернутом положении (Рис. 1E). У *P. dorogostajskii*, *P. werestschagini* и *P. sibiricum* складки сильно редуцированы и лишь слегка выступают над стенкой препуциума.

Проведенное исследование показывает, что конфокальная микроскопия позволяет не только существенно дополнить данные, полученные традиционными свето-оптическими методами, но и обнаружить целый комплекс неочевидных морфологических признаков, влияющих в конечном итоге на систематику всей группы.

Исследование выполнено в рамках государственных заданий (122031100275-4, 122031100281-5 и 0279-2021-0007), на базе центра коллективного пользования (ЦКП) «Таксон».

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

- Andreyeva S.I., Andreyev N.I., Vinarski M.V. 2010. *Key to freshwater gastropods of Western Siberia (Mollusca: Gastropoda). V. 1. Gastropoda: Pulmonata. Fasc. 1. Families Acroloxidae and Lymnaeidae.* Omsk: Omsk publishing house, 200 p. [In Russian].
- Kruglov N.D., Starobogatov Ya.I. 1991a. The copulatory organ of Baikal endemic acroloxids (Gastropoda, Pulmonata, Acroloxidae). *Bulleten' Moskovskogo Obschestva Ispytateley Prirody. Otdel Biologicheskij*, 96(6): 82–88 [In Russian].
- Kruglov N.D., Starobogatov Ya.I. 1991b. Genus composition of the family Acroloxidae (Gastropoda, Pulmonata) and *Acroloxus* species inhabiting the USSR. *Zoologicheskij Zhurnal*, 70(2): 66–79 [In Russian].
- Shirokaya A.A. 2007. A new species of *Gerstfeldtiancylus* Starobogatov, 1989 (Pulmonata: Basommatophora: Acroloxidae) from Lake Baikal. *Zootaxa*, 1466: 55–67.

- Shirokaya A.A., Röpstorf P. 2003. Morphology of syncapsules and the duration of embryogeny of Baikalian endemic limpets (Gastropoda, Pulmonata, Acroloxidae). *Berliner Paläobiologische Abhandlungen*, 4: 183–192.
- Shirokaya A.A., Röpstorf P. 2004. Morphology of alimentary system and shell adductor muscles in some species of endemic Baikalian Acroloxidae (Pulmonata, Basommatophora). *Ruthenica*, 14(1): 57–70.
- Shirokaya A.A., Takhteev V.V. 2018. *Key to gastropods of the family Acroloxidae Thiele, 1931 (Pulmonata: Hygrophila) of Lake Baikal, with notes on species ecology and distribution*. Irkutsk: V.B. Sochava Institute of Geography SB RAS Publishing, 123 p. [In Russian].
- Shirokaya A.A., Röpstorf P., Sitnikova T.Ya. 2003. Morphology of the protoconch, adult shell and radula of some species of endemic Baikalian Acroloxidae (Pulmonata, Basommatophora). *Ruthenica*, 13(2): 115–138.
- Shirokaya A.A., Sitnikova T.Ya., Kijashko P.V., Shydlovskyy I.V., Prozorova L.A., Yamamuro M. 2017. A review of the Lake Baikal limpets, family Acroloxidae Thiele, 1931 (Mollusca: Pulmonata: Hygrophila), based on type specimens, with keys to the genera. *Archiv für Molluskenkunde*, 146(1): 9–64.
- Sitnikova T.Ya., Shirokaya A.A. 2013. New data on deep water Baikal limpets found in hydrothermal vents and oil-seeps. *Archiv für Molluskenkunde*, 142(2): 257–278.
- Sitnikova T.Ya., Fialkov V.A., Starobogatov Ya.I. 1993. Gastropoda from underwater hydrothermal vent of Baikal Lake. *Ruthenica*, 3(2): 133–136.
- Soldatenko E.V., Petrov A.A. 2019. Musculature of the penial complex: A new criterion in unravelling the phylogeny of Hygrophila (Gastropoda: Pulmonata). *Journal of Morphology*, 280(4): 508–525. 10.1002/jmor.20960.
- Starobogatov Ya.I. 1989. Molluscs of the family Acroloxidae of Lake Baikal. In: Linevich A.A. (Ed.). *Worms, molluscs, arthropods. Fauna of Baikal*. Novosibirsk, Nauka: 45–75 [In Russian].
- Stelbrink B., Shirokaya A., Albrecht C. 2019. Acroloxidae Thiele, 1931. In: Cummings K., Lydeard C. (Eds). *Freshwater Mollusks of the World. A Distribution Atlas*. Baltimore, Johns Hopkins University Press: 163–166.
- Stelbrink B., Shirokaya A.A., Clewing C., Sitnikova T.Ya., Prozorova L.A., Albrecht C. 2015. Conquest of the deep, old and cold: an exceptional limpet radiation in Lake Baikal. *Biology Letters*, 11: 20150321.

UNDERSTANDING THE ORGANIZATION OF MOLLUSKS IN THE FAMILY
ACROLOXIDAE (GASTROPODA: PANPULMONATA): CONFOCAL VS. CONVENTIONAL
LIGHT MICROSCOPY

E.V. Soldatenko¹, A.A. Shirokaya², A.A. Petrov¹

¹*Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, St. Petersburg, Russia*

²*Limnological Institute, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences, Irkutsk, Russia*
sold.zoo@mail.ru

Keywords: mollusks, Acroloxidae, copulatory apparatus, confocal microscopy

Abstract: Acroloxidae is a family of freshwater limpets with about 50 species in 5 genera, 4 of which are endemic or subendemic to Lake Baikal. This study aimed to gain a better understanding of the gross morphology and musculature of the acroloxid copulatory apparatus by examining 8 species and 3 genera of Baikal acroloxids using phalloidin staining and confocal microscopy. The study showed that penises in all species bear a penial papilla, which contrasts with earlier descriptions reporting its absence in the genus *Gerstfeldtiancylus* and *Baicalancylus kobeltii*. Penial muscles in *Gerstfeldtiancylus* were shown to have a reversed arrangement compared to other species, which is most likely a derived trait of this genus. The study also revealed a complex

structure of the sarcobellum-velum region and identified 3 morphological types of the velum. These findings demonstrate the significant potential of confocal microscopy to improve our knowledge of acroloxid morphology, providing a level of detail and accuracy that significantly exceeds that of conventional light microscopy.

МОРФОЛОГИЯ СПЕРМАТОЗОИДОВ МОЛЛЮСКОВ РОДА *CHOANOMPHALUS* (HYGROPHILA: PLANORBIDAE)

Е.В. Солдатенко¹, А.А. Петров¹, А.Б. Шатров¹, Т.Я. Ситникова²

¹Зоологический институт Российской академии наук, г. Санкт-Петербург, Россия

²Лимнологический институт Сибирского отделения Российской академии наук, Иркутск, Россия

e-mail sold.zoo@mail.ru

Ключевые слова: моллюски, *Choanomphalus*, ультраструктура сперматозоидов

Предшествующие исследования сперматозоидов брюхоногих моллюсков показали, что их ультраструктура может служить важным источником таксономически значимых признаков, причем часто в группах разного ранга (Healy, 1996, 2001; Ponder, Lindberg, 1997; Dayrat, Tillier, 2002; Soldatenko *et al.*, 2016, 2022).

Настоящая работа является продолжением исследований авторов по изучению ультраструктуры сперматозоидов в отряде пресноводных легочных моллюсков (Hygrophila), входящем в подкласс Heterobranchia. Цель исследования состояла в анализе морфологии и ультраструктуры сперматозоидов у 7 видов Hygrophila, принадлежащих к роду *Choanomphalus*, и в выявлении на этой основе признаков, которые могли бы характеризовать группы пресноводных моллюсков разного таксономического ранга. Были изучены 2 европейских вида (*Ch. riparius* (Westerlund, 1865) и *Ch. rossmaessleri* (Auerswald, 1852)) и 5 байкальских (*Ch. amauronius* Bourguignat, 1861, *Ch. eurystomus* Lindholm, 1909, *Ch. maacki* Gerstfeldt, 1859, *Ch. schrenkii* W. Dybowski, 1875, *Ch. valvatoides* W. Dybowski, 1875).

Сперматозоиды исследованных 7 видов отличаются размерами, их условно можно разделить на 2 группы – короткие (*Ch. amauronius*, *Ch. eurystomus*, *Ch. riparius*, *Ch. schrenkii*, *Ch. valvatoides*) и длинные (*Ch. maacki*, *Ch. rossmaessleri*). Как и у других Hygrophila, у половых клеток этого рода выделяют четыре отдела: головка, содержащая акросому и ядро; средний отдел, заполненный митохондриальной производной; гликогеновый отдел, равномерно заполненный гранулами гликогена; и терминальный отдел. Акросома состоит из акросомального пьедестала, на переднем конце которого расположен маленький овальный апикальный пузырек. По центральной оси акросомального пьедестала у всех видов проходит электронно-прозрачный канал, базальная часть которого заполнена компактной массой электронно-плотного материала (акросомальной пробкой). Основание пьедестала отделено от апикальной вершины ядра окруженной мембраной везикулой (базальная подушка), которая охватывает вершину ядра наподобие шапочки. Коническое ядро несет два спиральных поверхностных кила. Аксонема окружена девятью грубыми волокнами; она отходит от конической имплантационной ямки в основании ядра и продолжается в среднем отделе сперматозоида, проходя по всей его длине и заканчиваясь в гликогеновом отделе. Поверхность сперматозоидов в апикальной части среднего отдела всегда несет 4 спиральных гребня; под этими гребнями внутри митохондриальной производной проходят либо 2 гликогеновые спирали (*Ch. amauronius*, *Ch. eurystomus*, *Ch. maacki*, *Ch. schrenkii*, *Ch. valvatoides*), либо 4 (*Ch. riparius* и *Ch. rossmaessleri*). Конфигурация гребней *Ch. maacki* отличается существенной асимметрией, у других байкальских видов этого не наблюдается,

но среди изученных видов семейства подобное встречается у *Planorbis planorbis* (Linnaeus, 1758) и *Culmenella rezvoji* (Lindholm, 1929) (Soldatenko, Shatrov, 2016; Soldatenko *et al.*, 2019).

Сравнение результатов настоящего и предыдущих исследований подтверждает предположение о том, что в пределах Hygrophila строение сперматозоидов может служить источником значимых признаков на разных таксономических уровнях. Lymnaeoidea, одно из двух надсемейств, входящих в состав Hygrophila, характеризуется акросомальным пьедесталом с электронно-прозрачным центральным каналом, что отличает его от сперматозоидов представителей других групп, входящих в состав Heterobranchia, акросомы которых не имеют внутреннего канала. Двумя другими возможными синапоморфиями Lymnaeoidea являются трехкомпонентный аннулюс и не менее двух гликогеновых спиралей в среднем отделе (у большинства других Heterobranchia имеется только одна спираль). Предполагаемой синапоморфией клады, объединяющей сестринские трибы Planorbini и Segmentinini, является наличие электронно-плотного материала (акросомальной пробки) в базальной части пьедестала. У представителей трибы Planorbini, включая семь исследованных видов *Choanomphalus*, пьедестал отделен от кончика ядра окруженной мембраной базальной подушкой; по этому признаку Planorbini отличаются как от Segmentinini, так и от других Lymnaeoidea. Сперматозоиды 5 видов байкальских *Choanomphalus* отличаются от сперматозоидов других Planorbini наличием только двух гликогеновых спиралей, расположенных напротив друг друга, но этот признак варьирует в пределах семейства Planorbidae (похожее расположение имеет *Biomphalaria glabrata* (Say, 1818) (Kitajima, Paraense, 1976) из трибы Helisomatini F.C. Baker, 1928), что свидетельствует о его неоднократном проявлении у родственных групп. Однако оценивая весь комплекс признаков сперматозоидов 7 изученных видов, следует отметить, что он подтверждает версию о неоднородности изученной группы, объединяющей в себе несколько самостоятельных родов.

Исследования выполнены в рамках государственных заданий (122031100275-4, 122031100281-5 и 0279-2021-0007) на базе центра коллективного пользования (ЦКП) «Таксон».

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

- Dayrat B., Tillier S. 2002. Evolutionary relationships of euthyneuran gastropods (Mollusca): a cladistic re-evaluation of morphological characters. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 135(4): 403–470. doi: 10.1046/j.1096-3642.2002.00018.x.
- Healy J.M. 1996. Molluscan sperm ultrastructure: correlation with taxonomic units within the Gastropoda, Cephalopoda and Bivalvia. In: Taylor J. (Ed.) *Origin and evolutionary radiation of the Mollusca*. Oxford University Press: Oxford: 99–113.
- Healy J.M. 2001. Spermatogenesis and oogenesis. In: Baker G.M. (Ed.) *The Biology of Terrestrial Molluscs*. CABI Publishing: Wallingford: 357–382.
- Kitajima E.W., Paraense W.L. 1976. The ultrastructure of mature sperms of the fresh-water snail *Biomphalaria glabrata* (Mollusca, Gastropoda). *Transactions of the American Microscopical Society*, 95: 1–10.
- Ponder W.F., Lindberg D.R. 1997. Towards a phylogeny of gastropod molluscs: an analysis using morphological characters. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 119(2): 83–265. doi: 10.1111/j.1096-3642.1997.tb00137.x.
- Soldatenko E.V., Shatrov A.B. 2016. Comparative sperm ultrastructure of the Planorbidae (Pulmonata: Hygrophila). *Journal of Molluscan Studies*, 82(4): 585–599. doi: 10.1093/mollus/eyw029.
- Soldatenko E.V., Shatrov A.B., Petrov A.A. 2016. Sperm ultrastructure in two species of *Gyraulus* (Gastropoda: Pulmonata: Planorbidae). *Journal of Natural History*, 50(47–48): 2985–3002. doi: 10.1080/00222933.2016.1219781

- Soldatenko E.V., Shatrov A.B., Petrov A.A., Sitnikova T.Y. 2019. Sperm ultrastructure in *Culmenella rezvoji* (Lindholm, 1929) (Gastropoda: Hygrophila). *Ruthenica*, 29(3): 161–170.
- Soldatenko E.V., Shatrov A.B., Petrov A.A., Prozorova L.A. 2022. Sperm ultrastructure in Segmentinini (Hygrophila, Planorbidae): Phylogenetic implications and diagnostic utility. *Zoologischer Anzeiger*, 298: 55 – 69. doi:10.1016/j.jcz.2022.03.002

MORPHOLOGY OF SPERMATOZOA IN THE GENUS *CHOANOMPHALUS*
(PLANORBIDAE, HYGROPHILA)

E.V. Soldatenko¹, A.A. Petrov¹, A.B. Shatrov¹, T.Ya. Sitnikova²

¹Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, St. Petersburg, Russia

²Limnological Institute, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences, Irkutsk, Russia
e-mail sold.zoo@mail.ru

Keywords: mollusks, *Choanomphalus*, sperm ultrastructure

Abstract: The aim of this study was to identify potential synapomorphies within the freshwater pulmonate gastropods (Hygrophila: Lymnaeoidea) by examining sperm morphology and ultrastructure in 7 *Choanomphalus* species, 2 of which are European species (*Ch. riparius* (Westerlund, 1865) and *Ch. rossmaessleri* (Auerswald, 1852)) and 5 are endemic to Lake Baikal (*Ch. amauronius* Bourguignat, 1861, *Ch. eurytomus* Lindholm, 1909, *Ch. maacki* Gerstfeldt, 1859, *Ch. schrenkii* W. Dybowski, 1875, and *Ch. valvatoides* W. Dybowski, 1875). The spermatozoa of these species have a typical hygrophilan ultrastructure, including a conical nucleus bearing spiral keels, an acrosome consisting of an acrosomal pedestal and apical vesicle, an axoneme surrounded by coarse fibers, a midpiece with a mitochondrial derivative, and a glycogen piece. The results of this study show that sperm ultrastructure can provide synapomorphies for hygrophilan groups at various taxonomic levels. The superfamily Lymnaeoidea is characterized by an acrosomal pedestal with an electron-lucent core, multiple glycogen helices in the mitochondrial derivative, and a tripartite annulus. The tribe Planorbini is distinguished from other Lymnaeoidea by a membrane-bound basal cap separating the acrosomal pedestal from the nuclear tip. The spermatozoa of different *Choanomphalus* species differ markedly in their length, the configuration of the surface ridges in the midpiece, and the number of glycogen helices in the mitochondrial derivative (either 2 or 4) suggesting that the 7 studied species may represent several separate genera.

ХАРАКТЕРИСТИКА ПЕРВЫХ МИКРОСАТЕЛЛИТНЫХ МАРКЕРОВ СТЕПНОГО
МОЛЛЮСКА *HELICOPSIS* SP. (GASTROPODA; PULMONATA)

А.А. Сычев, Э.А. Снегин

Белгородский государственный национальный исследовательский университет,
г. Белгород, Россия
sychev@bsu.edu.ru

Ключевые слова: *Helicopsis*, ДНК, микросателлиты, генетическое разнообразие.

Наземные моллюски рода *Helicopsis* относятся к группе уязвимых видов, многие из которых включены в охранные списки стран Европы (IUCN, 2024). При этом систематическое положение многих моллюсков рода *Helicopsis* до конца не установлено и в настоящее время проводятся работы по их таксономической ревизии (Gural-Sverlova, 2010; Sychev, Snegin, 2016; Balashov et al., 2020). Таким образом, актуальна разработка молекулярно-генетических маркеров для оценки генетического разнообразия *Helicopsis* sp. В

силу видоспецифичности, высокой изменчивости, а также кодоминантного типа наследования одними из наиболее информационных ДНК-маркеров являются микросателлитные (STR) локусы (Abdul-Muneer, 2014).

Целью настоящей работы является разработка первых STR-маркеров для популяционно-генетического анализа *Helicopsis sp.* Все работы проводили на базе НИЦ геномной селекции НИУ «БелГУ». Поиск микросателлитов осуществляли путем амплификации *ISSR*- и *RAPD*-фрагментов улитки, их последующего молекулярного клонирования и секвенирования (van der Nest et al., 2000). Для поиска микросателлитных локусов была выбрана особь *Helicopsis sp.* из популяции «Ливенка» (N50.463112°, E38.251801°) бассейна реки Оскол юга Среднерусской возвышенности, которая, на основании филогенетического анализа И.А. Балашова с соавторами (Balashov et al., 2020), вероятно, относится к виду *Helicopsis lanulata*. Амплификацию фрагментов проводили с помощью *ISSR*-праймера *UBC807* (AG)₈T и *RAPD*-праймера *OPA10* (GTGATCGCAG). Для их клонирования использовали TE-вектор pAL2-T, а также штамм *Escherichia coli* X1-1 Blue («Евроген», Россия). Секвенирование заклонированных фрагментов ДНК *Helicopsis sp.* проводили на генетическом анализаторе ABI 3500 по методу Сэнгера.

В результате проведенной работы было получено 11 уникальных последовательностей геномной ДНК *Helicopsis sp.*, из которых семь фрагментов содержали микросателлитные локусы (Рис. 1) с числом повторов мотива не менее четырех. Данные последовательности задепонированы нами в базе GenBank NCBI под номерами PP993067-PP993073.

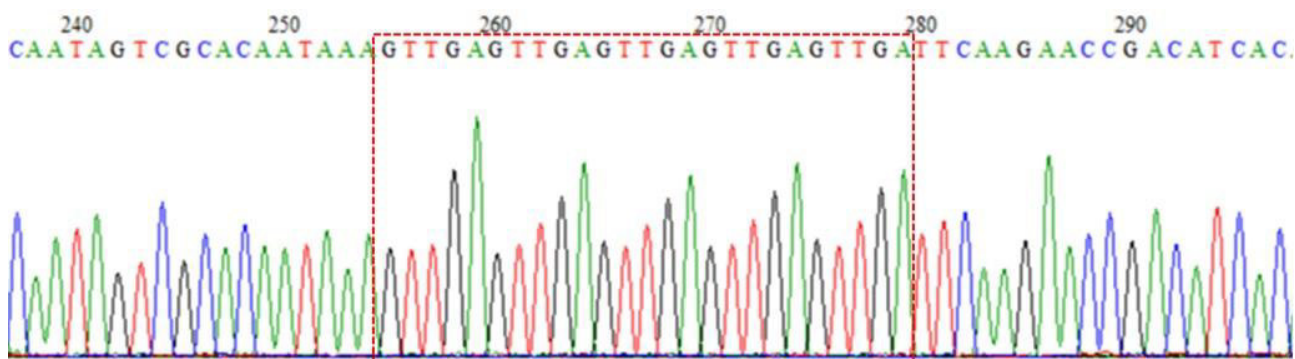


Рисунок 1 – Результат секвенирования плазмиды pAL2-T_Hel_UBC807_5 с выявленной микросателлитной последовательностью [GTTGA]₅ (выделена пунктиром)

Далее к уникальным последовательностям, фланкирующим микросателлитные локусы, были подобраны праймеры для ПЦР. При этом прямые праймеры проектировали с флуоресцентными красителями ROX, TAMRA, R6G или FAM с целью проведения фрагментного анализа и автоматизации процесса генотипирования улиток. Синтез спроектированных праймеров проводили в компании «СИНТОЛ» (Россия). Для тестирования праймеров и оценки аллельного разнообразия по выявленным микросателлитным локусам нами были сделаны выборки особей из популяций *Helicopsis sp.* «Осадчее» (50°35,18'07"N, 38°93,73'35"E) (18 особей), «Засосна» (50°62,90'86"N, 38°41,67'45"E) (18 особей), «Новая Безгинка» (50°89,24'83"N, 38°09,55'92"E) (20 особей), и «Верхние Лубянки» (50°45,21'15"N, 37°73,65'58"E) (16 особей) юга Среднерусской возвышенности (Sychev, 2017). Данные популяции по результатам анализа нуклеотидных последовательностей митохондриальных генов 16S и COI относятся к тому же виду, что и популяция «Ливенка». Всего было собрано 72 особи *Helicopsis sp.*, из которых выделена геномная ДНК для последующего анализа микросателлитных локусов. Из семи проанализированных микросателлитных маркеров 2 оказались мономорфными (Табл. 1). При этом остальные локусы имели от 2 до 11 аллелей на локус.

Таблица 1 – Последовательности праймеров и характеристика семи микросателлитных локусов *Helicopsis* sp.

Локус (Номер GenBank)	Мотив	Последовательности праймеров (5'-3')	N_a	Диапазон длин, bp
Hel_5 (PP993067)	[GTTGA] ₅	F: (ROX)AAAGAGAGTTCTCGTGGCTTTC R: ACAGGTTGGAGGAACAAATAGATC	1	291
Hel_7 (PP993068)	[TC] ₁₄	F: (TAMRA)CTCAGTGCCTCTTACTATCACTC R: AGACTGAGAATTACTAAGAGACAGC	6	142-158
Hel_13 (PP993069)	[GT] ₄ TTG TGC[GT] ₄	F: (ROX) CAGACATTATACATCCCCAGTTAG R: ATCATAGCATATAACTTAGCCTCTG	2	235-250
Hel_17 (PP993070)	[ATG] ₁₂	F: (R6G)GAGACGTTGGATGATCATAATGAG R: TAGAATCTAGCGTGAAGGTGTTAG	2	176-182
Hel_18 (PP993071)	[GTA] _n	F: (FAM)GTAGCAATAGTAGTAAAGCAGCAG R: TAACAGCTACTACTGCGGTTG	11	197-310
Hel_24 (PP993072)	[ACT] ₅	F: (ROX)GTTCTGTGATGTCGGTTCTTG R: TATCAGCAGCTGCCATATCAG	2	97-100
Hel_80 (PP993073)	[CA] ₄ [TA] ₄	F: (R6G)GTGATCGCAGAAGTAGTGCTC R: GCATATATTATAGCTCCGTGACCG	1	93

Примечание: N_a – число аллелей

По результатам фрагментного анализа по всем локусам были получены однозначные генотипы (Рис. 2). Установлено, что во всех исследованных популяциях *Helicopsis* sp. частоты генотипов по всем полиморфным локусам находятся в состоянии равновесия Харди-Вайнберга

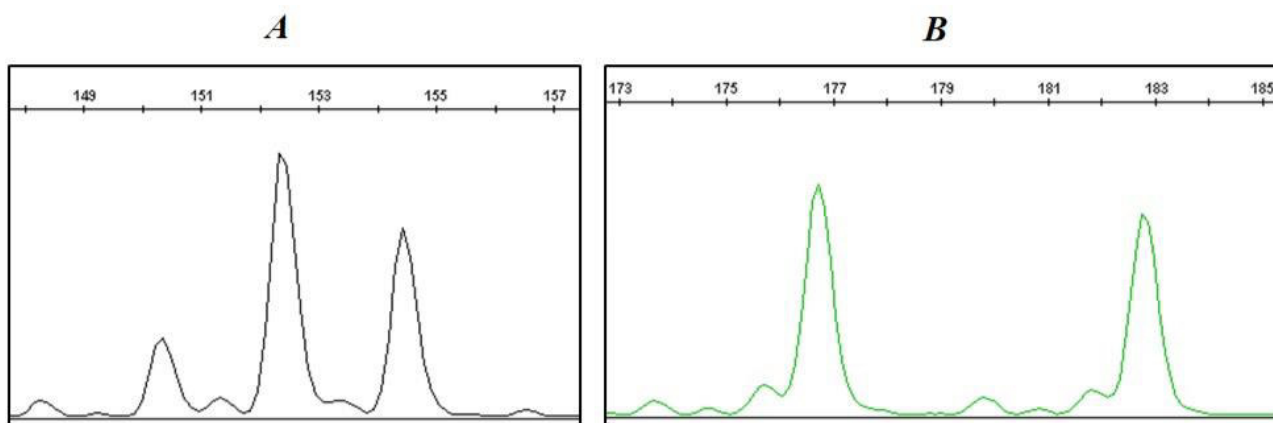


Рисунок 2 – Результат фрагментного анализа *Helicopsis* sp. по микросателлитным маркерам. А – Hel_7 (аллели 152 и 154), В – Hel_17 (аллели 177 и 183)

Исследованные популяции различались как по уровню аллельного разнообразия, так и показателям генетической изменчивости. Наиболее полиморфной является группа «Засосна» (индекс Шеннона $I=0,44\pm 0,28$), а наиболее оригинальной – «Верхние Лубянки». 52% всех выявленных аллелей оказались уникальными и не встречаются более чем в одной популяции, что выражается в высоком уровне индекса F_{st} , равным $0,33\pm 0,15$. Все это говорит о высоком уровне подразделенности генофонда *Helicopsis* sp. на границе видового ареала в условиях пресеченного ландшафта юга Среднерусской возвышенности.

Таким образом, разработанные микросателлитные маркеры позволяют проводить оценку генетического разнообразия популяций *Helicopsis* sp. С другой стороны,

микросателлитные локусы, как правило, консервативны у близкородственных видов (Krapal et al., 2016), что с высокой долей вероятности позволит использовать STR-маркеры для оценки популяционных генофондов различных видов моллюсков рода *Helicopsis*.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

- IUCN Red List of Threatened Species. Version 2024-1
<https://www.iucnredlist.org/search?taxonomies=115595&searchType=species>
- Gural-Sverlova N.V. 2010. Review of land molluscs from the genus *Helicopsis* (Hygromiidae) of Donetsk upland and adjoining territories with description of new species. *Ruthenica*, 20(1): 13–26. [In Russian].
- Sychev A.A., Snegin E.A. 2016. To the problem of systematics of the genus *Helicopsis* (Gastropoda: Pulmonata: Hygromiidae) from Eastern Europe. *Ruthenica*, 26(3-4): 175–189. [In Russian].
- Balashov I.A., Neiber M.T., Hausdorf B. 2021. Phylogeny, species delimitation and population structure of the steppe-inhabiting land snail genus *Helicopsis* in Eastern Europe. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 193(3): 1108–1125.
- Abdul-Muneer P.M. 2014. Application of microsatellite markers in conservation genetics and fisheries management: recent advances in population structure analysis and conservation strategies. *Genetics Research International*, 2014: 691759.
- Van der Nest M.A., Steenkamp E.T., Wingfield B.D., Wingfield M.J. 2000. Development of simple sequence repeat (SSR) markers in *Eucalyptus* from amplified intersimple sequence repeats (ISSR). *Plant Breed.* 119: 433–436.
- Sychev A.A. *Malacofauna of calciphilous communities in the south of Mid-Russian upland (biology, ecology and genetics of populations)*. Dissertation of Cand. biol. sciences. Belgorod. 279 p. [In Russian].
- Krapal A.M., Popa O.P., Iorgu E.I., Cojocaru L.B., Popa A.F., Popa L.O. 2016. Development of the first polymorphic microsatellite markers for the Roman snail *Helix pomatia* L., 1758 (Helicidae) and cross-species amplification within the genus *Helix*. *Genetics and Molecular Research*, 15(3): gmr.15038817.

CHARACTERISTICS OF THE FIRST MICROSATELLITE MARKERS OF THE STEPPE SNAIL *HELICOPSIS* SP. (GASTROPODA; PULMONATA)

A.A. Sychev, E.A. Snegin

Belgorod State National Research University, Belgorod, Russia
sychev@bsu.edu.ru

Keywords: *Helicopsis*, microsatellites, DNA, genetic diversity.

Abstract: Amplification of ISSR and RAPD DNA fragments, their subsequent molecular cloning and sequencing made it possible to obtain the first data on microsatellite loci (STR) of the steppe mollusk *Helicopsis sp.* from the population of the "Livenka" in the south of the Mid-Russian upland. For seven STR loci, the design of primers and subsequent genotyping of 72 individuals from four populations of *Helicopsis sp.* living in the basins of the Tikhaya Sosna, Chernaya Kalitva and Majoha rivers were carried out. All loci give unambiguous genotypes. The five STR loci are polymorphic and have from 2 to 11 alleles per locus. At the same time, 52% of all alleles turned out to be unique. All this testifies to the high originality of the population gene pools of *Helicopsis sp.* in the conditions of the south of the Mid-Russian upland ($F_{st}=0.33\pm 0.15$).

К ИЗУЧЕНИЮ ПРЕСНОВОДНЫХ МОЛЛЮСКОВ АЗЕРБАЙДЖАНА

Э.Н. Тагирова, Н.Ю. Снеговая

Институт зоологии Министерства науки и образования Республики Азербайджан
tahirovaelyane@mail.ru

Ключевые слова: брюхоногие, двустворчатые, пресные водоемы

Являясь постоянным компонентом пресноводных сообществ, моллюски играют большую роль в биологических процессах, протекающих во внутренних водоемах. Они занимают видное место в пищевых спектрах многих групп гидробионтов, включая высших ракообразных и многих видов рыб, в том числе и имеющих промысловое значение. С другой стороны, пресноводные моллюски, являясь одной из самых многочисленных в количественном отношении групп гидробионтов играют важную роль в процессе биологического очищения водных биоценозов, утилизируя в водоемах в огромных масштабах мертвое органическое вещество. Многие их виды можно использовать в биотестировании загрязнения водных экосистем. Моллюски играют ведущую роль в круговороте кальция и других минеральных веществ, которые они используют в построении раковины. Они являются промежуточными хозяевами многих гельминтов сельскохозяйственных, промысловых животных и человека.

Несмотря на то, что изучение моллюсков Азербайджана проводилось в течение многих лет (1940-1972), имеющиеся данные в наши дни сильно устарели и остаются фрагментарными. Литературные сведения по фауне пресноводных моллюсков нашей страны крайне немногочисленны и нередко относятся к несуществующим в настоящее время водоемам (Ализаде, 1940, 1945; Алиев, 1960, 1961; Касимов, 1972; Сафаров, 1971). Следует отметить, что все эти данные были получены на основании общих гидробиологических сборов, специальных исследований по этой группе до сих пор не проводилось, а учитывая огромные изменения в современной систематике Mollusca, имеющиеся данные нуждаются в пересмотре. К сожалению, в Институте зоологии АН Республики Азербайджан не сохранились коллекционные материалы, собранные предшественниками исследователями. Для сравнительного анализа мы могли опираться только на опубликованные работы.

Целью нашего исследования является проведение ревизии фауны этой группы на территории Азербайджана на основе современной систематики. В летний период 2023 г. нами были взяты пробы моллюсков из разных регионов страны. Собран и изучен материал из различных пресных водоемов, рек и озер Апшерона, поселка Набрань Хачмазского района и Самур-Яламинского национального парка, Шабранского, Евлахского, Агдашского, Бейлаганского, Физулинского, Губинского, Масаллинского, Ленкоранского районов и Нахчыванской Автономной Республики (Рис. 1).

Все собранные материалы помещены в коллекцию Института зоологии Министерства науки и образования Республики Азербайджан.

Моллюски собирались с помощью гидробиологического сита и вручную, с камней и погруженных в воду предметов. Материал фиксировался в полевых условиях 96%-м этиловым спиртом. Видовая диагностика моллюсков проводилась по определителю (Алексеев и др., 2016). Следует отметить, что собранный материал определялся путем исследования его под стереомикроскопом по общим конхиологическим признакам. Часть материала передана специалистам на генетический анализ, результаты которого пока получены лишь частично.

По данным сборов 2023 г., основу видового богатства и численности пресноводных моллюсков составляют представители семейств Lymnaeidae и Physidae (Табл. 1). Меньшим числом видов представлены Planorbidae (*Planorbis planorbis*). В прудах многочисленны *Physella acuta* (Draparnaud, 1805), *Radix euphratica* (Mousson, 1874). Семейство Physidae

представлено одним видом, Lymnaeidae – четырьмя: *Radix euphratica*, *Radix auricularia*, *Galba truncatula*, *Galba* sp. Следует отметить, что на территории Набрани по численности доминировал род *Theodoxus* (семейство Neritidae).

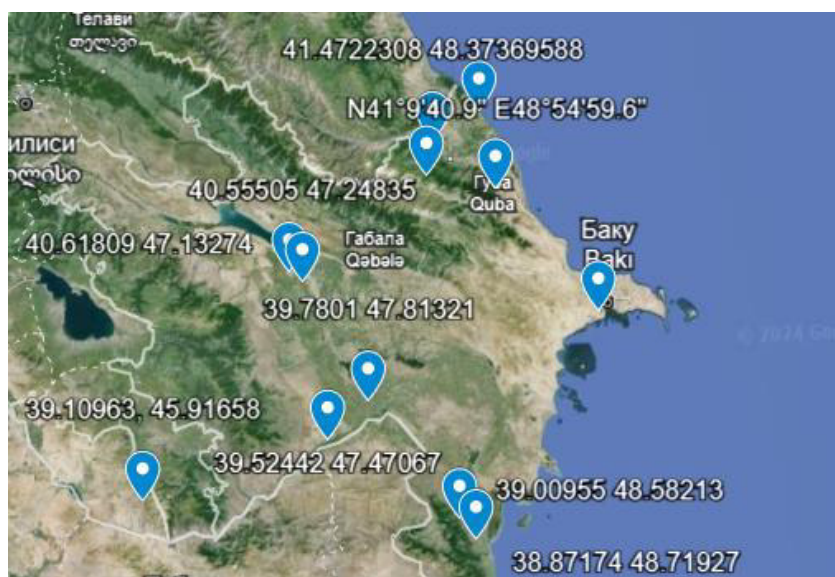


Рисунок 1 – Точки сбора (координаты)

Таблица 1 – Видовой состав и распределение пресноводных моллюсков отмеченных в Азербайджане*

Виды	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Надсемейство Lymnaeoidea												
<i>Radix euphratica</i> (Mousson, 1874)	+	+				+	+	+	+		+	+
<i>Radix auricularia</i> (Linnaeus, 1758)		+										
<i>Galba truncatula</i> (O.F. Müller, 1774)				+								
<i>Galba</i> sp.					+							
<i>Physella acuta</i> (Draparnaud, 1805)	+	+		+	+	+	+	+	+	+	+	
<i>Acroloxus</i> cf. <i>lacustris</i> (Linnaeus, 1758)					+							
<i>Planorbis planorbis</i> (Linnaeus, 1758)		+				+		+	+			
<i>Gyraulus</i> sp.	+											
Отряд Cycloneritida												
<i>Theodoxus</i> sp.		+	+									
Отряд Sphaeriida												
<i>Sphaerium lacustre</i> (O.F. Müller, 1774)									+			
<i>Euglesa</i> sp.												+
Отряд Unionida												
<i>Anodonta anatina</i> (Linnaeus, 1758)										+	+	
Отряд Myida												
<i>Dreissena</i> sp.											+	
Отряд Venerida												
<i>Corbicula</i> sp.								+				

*Номера в таблице соответствуют изученным регионам: 1-Апшерон, 2-поселок Набрань, 3-Самур-Яламинский НП, 4-Шабран, 5-Евлах, 6-Агдаш, 7-Бейлаган, 8-Физули, 9-Губа, 10-Масаллы, 11-Ленкорань, 12-Нахчыванская Автономная Республика.

Среди двустворчатых моллюсков отмечен 1 вид, принадлежащий к роду *Sphaerium*, 2 вида рода *Euglesa*, 3 вида рода *Corbicula*, 1 вид рода *Dreissena* (находка сделана в озере в сельской местности Нариманабад; координаты 38.87094; 48.8438). Также было собрано большое количество пустых раковин вида *Anodonta anatina*.

Раковина моллюска, обнаруженная в пруде в Евлахском районе (координаты 40.59156; 47.20359), предположительно принадлежит виду *Acroloxus cf. lacustris* (Linnaeus, 1758). Для более точного определения необходим сбор дополнительного материала.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

- Ализаде А.Н. 1940. *Фауна высокогорных водоемов Азербайджана*. Изв. АзФАН, Баку, 76 с.
- Ализаде А.Н. 1945. Фауна пресноводных моллюсков в Азербайджане. *Известия АН Азерб. ССР*, 6: 93-107
- Алиев А.Д. 1960. К фауне моллюсков нижней Куры. *Известия АН Азерб. ССР, Серия биологических и медицинских наук*, 5: 115-118
- Алиев А.Д. 1961. К фауне пресноводных моллюсков Кура-Араксинской низменности. *Матер. научной сессии посвящ итогам и перспективам развития зоолог. исслед. в Азербайджане, Баку*: 93-94.
- Касимов А.Г. 1972. *Пресноводная фауна Кавказа*. Элм, Баку, 286 с.
2016. *Определитель зоопланктона и зообентоса пресных вод Европейской России, Том 2. Зообентос*. Под редакцией В.Р.Алексеева и С.Я.Цалолихина. КМК, Москва, 480 с.
- Сафаров Р.А. 1971. *Донная фауна озер северо-восточного склона Малого Кавказа*. Автореферат дисс. на соискание ученой степени доктора философии по биологии.

TO THE STUDY OF FRESHWATER MOLLUSCS OF AZERBAIJAN

E.N. Tahirova, N.Yu. Snegovaya

*Institute of Zoology, Ministry of Science and Education of the Republic of Azerbaijan
tahirovaelyane@mail.ru*

Keywords: gastropods, bivalves, freshwater bodies

Abstract: The article presents the results of preliminary studies on malacofauna of freshwater basins in different regions of Azerbaijan during 2023. This is the first research on the study of freshwater molluscs in Azerbaijan after the 70s of the XX century. However, the aim of the study is to conduct a modern revision of the fauna of molluscs on the territory of Azerbaijan. In total, 14 species belonging to 7 genera of gastropods and 5 genera of bivalves were recorded. According to the collection material in 2023, the species richness and abundance of freshwater molluscs were related to the families Lymnaeidae and Physidae.

ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ЕВРОПЕЙСКИХ ПОПУЛЯЦИЙ *DREISSENA POLYMORPHA* (PALLAS, 1771)

О.В. Травина¹, Ю.В. Беспалая¹, А.В. Кондаков¹, И.В. Вихрев¹, О.В. Аксёнова¹,
А.С. Аксёнов², А.В. Кропотин¹, И.С. Хребтова¹, С.Е. Соколова¹, А.Р. Шевченко¹,
А.А. Соболева¹, Ю.С. Колосова¹

¹ФГБУН Федеральный исследовательский центр комплексного изучения Арктики им.
Академика Н.П. Лавёрова УрО РАН, Архангельск, Россия

²Северный (Арктический) федеральный университет им. М.В. Ломоносова, Архангельск,
Россия

travina.oks@yandex.ru

Ключевые слова: *Dreissena polymorpha*, генетическое разнообразие, биогеография

Dreissena polymorpha (Pallas, 1771), - один из самых агрессивных видов, который активно распространяется по всему миру (Karatajev et al., 2011; Karatajev, Burlakova, 2022). Этот вид считается одним из 100 самых опасных инвазионных видов в мире (Lowe et al., 2000; Дгебуадзе и др., 2018). Представители рода *Dreissena* возникли в позднем миоцене (Kinzelbach, 1992; Ludyanskiy et al., 1993; Pollux et al., 2003). В период миоцена-плиоцена дрейссена встречалась в Центральной Европе и Северной Азии вдоль реки Волга и на Востоке вплоть до Аральского моря и реки Евфрат (Ludyanskiy et al., 1993). Нативным ареалом *D. polymorpha* считается Понто-Каспийский регион (Черное, Каспийское и Азовское моря) (Kinzelbach, 1992; Старобогатов, Андреева, 1994; bij de Vaate et al., 2002; Rajagopal et al., 2009).

В последнее время молекулярно-генетические методы эффективно применяются для изучения источников инвазии и путей распространения различных видов двустворчатых моллюсков, включая *D. polymorpha*, однако, исследований основанных на этих методах всё ещё недостаточно (Muller et al., 2002; Stepien et al., 2002; Astanei et al., 2005; Penarrubia et al., 2016).

Цель данного исследования заключалась в изучении генетического разнообразия *D. polymorpha* в Европе на основе последовательностей COI мтДНК.

Полевые исследования проводились в бассейнах Белого, Балтийского, Каспийского, Черного и Азовского морей в период с 2015 по 2022 год. Все собранные образцы *D. polymorpha* хранятся в Российском музее центров биологического разнообразия ФГБУН ФИЦКИА УрО РАН, г. Архангельск.

Выделение общей клеточной ДНК из тканей образцов *D. polymorpha* было выполнено с применением набора реактивов NucleoSpin® Tissue Kit (Macherey-Nagel GmbH & Co. KG, Германия). В качестве основного ДНК-маркера использовали фрагмент митохондриального гена, кодирующего первую субъединицу белка цитохром с-оксидазы (COI) (Folmer et al., 1994). В анализ были включены последовательности этого маркера из базы данных NCBI GenBank с различных локалитетов для дальнейшего филогеографического анализа. Проведение полимеразной цепной реакции (ПЦР), осуществлялось согласно протоколу, описанному в работе (Травина, 2023). Секвенирование ПЦР-продуктов маркера COI выполняли в обе стороны на базе лаборатории ЦКП «Геном» ИМБ РАН на автоматическом секвенаторе ABI PRISM 3730, используя набор реагентов ABI PRISM Big Dye Terminator v. 3.1. Каждая полученная хроматограмма была просмотрена и отредактирована, в дальнейшем все нуклеотидные последовательности выравнены и обрезаны в ручном режиме с использованием пакета программ BioEdit версия 7.0.5.3 (Hall 1999).

Выравнивание последовательностей COI проводили с использованием алгоритма ClustalW в программе MEGA7 (Kumar, Stecher, Tamura 2016). Набор генетических данных

проанализировали с помощью программного обеспечения Network версия 4.6.1.3 (Bandelt et al., 1999) методом медианного связывания (Median Joining, MJ).

Было получено 185 последовательностей COI из образцов *D. polymorpha*, собранных в водотоках и водоёмах Каспийского, Балтийского, Белого, Черного и Азовского морей. Согласно медианной сети гаплотипов в анализируемой нами выборке последовательностей маркера COI было выявлено 24 гаплотипа для *D. polymorpha* (Рис. 1). В ходе сопоставления наших последовательностей и последовательностей из базы данных NCBI GenBank был обнаружен новый гаплотип для Черного и Балтийского морей (Hapl M), а также гаплотипы L, N, O, P для водотоков Белого, Черного, Балтийского и Азовского морей.

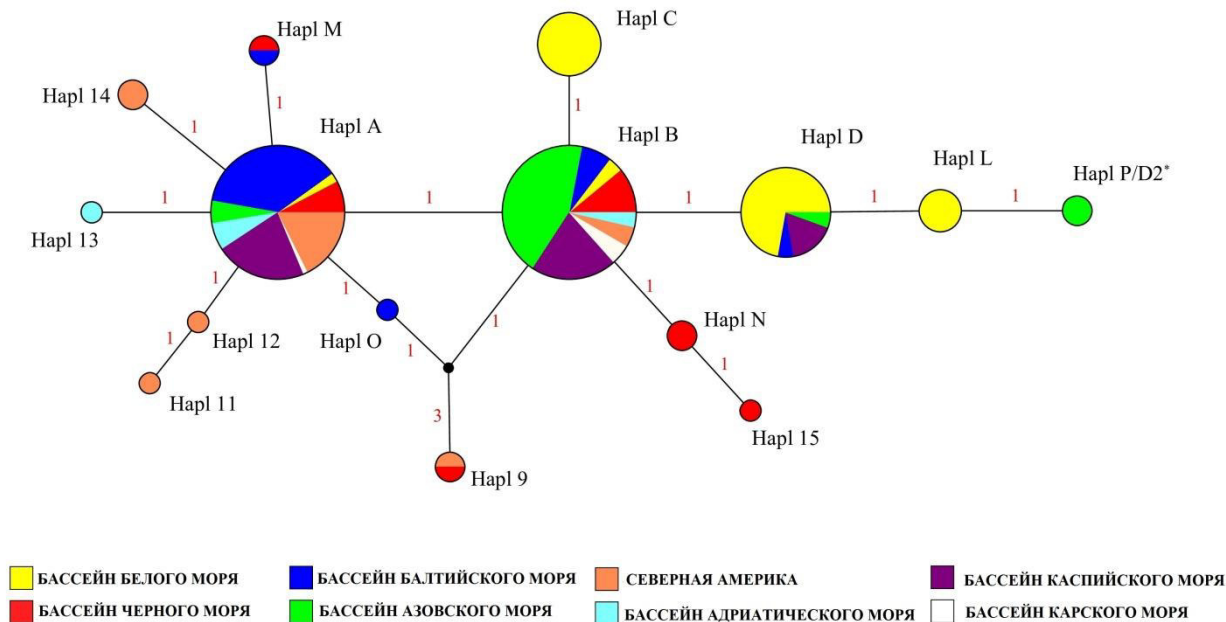


Рисунок 1 – Медианная сеть гаплотипов *D. polymorpha*, построенная на основе сиквенсов митохондриального гена COI (630 п.н., 219 последовательностей). Кружки представляют различные гаплотипы. Размер круга отражает частоту гаплотипа (наименьший круг = 1). Цифры рядом с ветвями показывают нуклеотидные замены.

Отсутствие последовательностей гаплотипа D2 длиной более 630 п.н. не позволяет с уверенностью утверждать, какой гаплотип D2 или P был обнаружен в бассейне Азовского моря (Рис. 1).

В целом изученные нами популяции *D. polymorpha* показали низкий уровень разнообразия гаплотипов COI, что согласуется с данными, полученными ранее (May et al., 2006; Gelembuk et al., 2006; Quaglia et al., 2008; Tarnowska et al., 2013, Gomes et al., 2020)

Анализ полученных нами данных и литературных источников показывает, что популяции *D. polymorpha* как в нативных, так и в инвазионных местообитаниях характеризуются уникальным набором гаплотипов (May et al., 2006; Stepien et al., 2013; Tarnowska et al., 2013; Gomes et al., 2020), что, вероятно, способствует успеху колонизации (Stephen et al., 2002).

Исследования выполнены в рамках госзадания Министерства науки и высшего образования РФ № FUUW-2022-0039 (№ гос. регистрации 1021060909147-2-1.6.21), изучение генетического разнообразия проводилось при поддержке гранта ФГБУН ФИЦКИА УрО РАН «Генетическое разнообразие инвазионного вида Dreissena polymorpha (Pallas, 1771) в бассейне реки Северная Двина: анализ ядерных, митохондриальных генов и микросателлитов» №4 (№ гос. регистрации 1240530002-4) и гранта РФФИ № 21-74-10155 (изучение биогеографии D. polymorpha).

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

- Дгебуадзе Ю.Ю., Петросян В.Г., Хляп Л.А. 2018. Самые опасные инвазионные виды в России (ТОР-100). М.: Товарищество научных изданий КМК.
- Старобогатов Я.И., Андреева С.И. 1994. Ареал и его история. В кн. *Дрейссена: Dreissena polymorpha (Pall.) (Bivalvia, Dreissenidae): систематика, экология, практическое значение*. М., Наука: 47–55.
- Травина О.В. 2023. Инвазионный вид *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771) на Европейском Севере: популяционная экология, филогеография и роль в биоценозах. *Автореф. дисс. на соискание ученой степени канд. биол. наук*. Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина Российской академии наук. Борок.
- Astane J., Gosling E., Wilson J., Powell E. 2005. Genetic variability and phylogeography of the invasive zebra mussel, *Dreissena polymorpha* (Pallas). *Molecular Ecology*, 14: 1655–1666.
- Bandelt H. J., Forster P., Röhl A. 1999. Median-Joining Networks for Inferring Intraspecific Phylogenies. *Molecular biology and evolution*, 16: 37–48.
- Bij de Vaate A., Jazdzewski K., Ketelaars H. A., Gollasch S., Van der Velde G. 2002. Geographical patterns in range extension of Ponto-Caspian macroinvertebrate species in Europe. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 59: 1159–1174.
- Folmer O., Black M., Hoeh W., Lutz R., Vrijenhoek R. 1994. DNA Primers for Amplification of Mitochondrial Cytochrome c Oxidase Subunit I from Diverse Metazoan Invertebrates. *Molecular Marine Biology and Biotechnology*, 3: 294–299.
- Gelembiuk G.W., May G. E., Lee C.E., 2006. Phylogeography and systematics of zebra mussels and related species. *Molecular Ecology*, 15: 1033–1050.
- Hall T.A. 1999. BioEdit: A User-Friendly Biological Sequence Alignment Editor and Analysis Program for Windows 95/98/NT. *Nucleic acids symposium series*, 41: 95–98.
- Gomes C., Mendes T., Borges R., Guarneri I., Marchi I., Guilhermino L., Vasconcelos V., Riccardi N., Antunes A. 2020. The genetic diversity of two invasive sympatric bivalves (*Corbicula fluminea* and *Dreissena polymorpha*) from Lakes Garda and Maggiore, Northern Italy. *Journal of Great Lakes Research*, 46: 225–229.
- Karatayev A.Y., Burlakova L.E., Mastitsky S.E., Padilla D.K., Mills E.L. 2011. Contrasting rates of spread of two congeners, *Dreissena polymorpha* and *Dreissena rostriformis bugensis*, at different spatial scales. *Journal of Shellfish Research*, 30: 923–931.
- Karatayev A.Y., Burlakova L.E. 2022. What we know and don't know about the invasive zebra (*Dreissena polymorpha*) and quagga (*Dreissena rostriformis bugensis*) mussels. *Hydrobiologia*, 1–74.
- Kinzelbach R. 1992. The main features of the phylogeny and dispersal of the zebra mussel *Dreissena polymorpha*. In: Neumann D, Jenner HA (eds) *The zebra mussel Dreissena polymorpha. Limnologie aktuell 4. Gustav fischer, Stuttgart, Germany*, 5–17.
- Kumar S., Stecher G., Tamura K. 2016. MEGA7: molecular evolutionary genetics analysis version 7.0 for bigger datasets. *Molecular Biology and Evolution*, 33: 1870–1874.
- Lowe S., Browne M., Boudjelas S., de Poorter M. 2000. 100 of the World's worst invasive alien species: a selection from the Global Invasive Species Database. *Aliens*, 12: 1–12.
- Ludyanskiy M.L., McDonald D., MacNeill D. 1993. Impact of the zebra mussel, a bivalve invader. *Bioscience*, 43: 533–544
- May G.E., Gelembiuk G.W., Panov V.E., Orlova M.I., Lee E. 2006. Molecular ecology of zebra mussel invasions. *Molecular Ecology*, 15: 1021–1031.
- Müller J.C., Hidde D., Seitz A. 2002. Canal construction destroys the barrier between major European invasion lineages of the zebra mussel. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 269: 1139–1142.
- Penarrubia L., Vidal O., Viñas J., Pla C., Sanz N. 2016. Genetic characterization of the invasive zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) in the Iberian Peninsula. *Hydrobiologia*, 779: 227–242.

- Pollux B., Minchin D., Van Der Velde G., Van Alen T., Moon-Van Der Staay S. Y., Hackstein J. 2003. Zebra mussels (*Dreissena polymorpha*) in Ireland, AFLP-fingerprinting and boat traffic both indicate an origin from Britain. *Freshwater biology*, 48: 1127–1139.
- Quaglia F., Lattuada L., Mantecca P., Bacchetta R. 2008. Zebra mussels in Italy: where do they come from? *Biological Invasions*, 10: 555–560.
- Rajagopal S., Pollux B.J.A., Peters J.L., Cremers G., Moon-van der Staay S.Y., van Alen T., Eygensteyn J., van Hoek A., Palau A., bij de Vaate A., van der Velde G. 2009. Origin of Spanish invasion by the zebra mussel, *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771) revealed by amplified fragment length polymorphism (AFLP) fingerprinting. *Biological Invasions*, 11: 2147–2159.
- Stepien C.A., Taylor C.D., Dabrowska K.A. 2002. Genetic variability and phylogeographic patterns of a non-indigenous species invasion: a comparison of exotic vs. native zebra and quagga mussel populations. *Journal of Evolutionary Biology*, 15: 314–328.
- Stepien C.A., Grigorovich I.A., Gray M.A., Sullivan T. J., Yerga-Woolwine S., Kalayci G. 2013. Evolutionary, biogeographic, and population genetic relationships of dreissenid mussels, with revision of component taxa. In: Nalepa, T. F. and D. W. Schloesser (eds), *Quagga and zebra mussels: biology, impacts, and control*. CRC press, P. 403–444.
- Tarnowska K., Daguin-Thiebaut C., Pain-Devin S., Viard F. 2013. Nuclear and mitochondrial genetic variability of an old invader, *Dreissena polymorpha* (Bivalvia), in French river basins. *Biological Invasions*, 15: 2547–2561.

GENETIC CHARACTERIZATION OF EUROPEAN POPULATIONS
DREISSENA POLYMORPHA (PALLAS, 1771)

**O.V. Travina¹, Yu.V. Bepalaya¹, A.V. Kondakov¹, I.V. Vikhrev¹, O.V. Aksenova¹,
A.S. Aksenov², A.V. Kropotin¹, I.S. Khrebtova¹, S.E. Sokolova¹, A.R. Shevchenko¹,
A.A. Soboleva¹, Yu.S. Kolosova¹**

¹*N. Laverov Federal Center for Integrated Arctic Research of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, Severnaya Dvina Emb. 23, 163000 Arkhangelsk, the Russian Federation*

²*Northern (Arctic) Federal University, Arkhangelsk, Russia, Severnaya Dvina Emb. 17, 163000 Arkhangelsk, Russian Federation
travina.oks@yandex.ru*

Keywords: Dreissena polymorpha, genetic diversity, biogeography

Abstract: The zebra mussel, *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771) is one of the most aggressive and actively spread species worldwide. In this study we examined the genetic diversity of *D. polymorpha* among endemic and invading populations using mtDNA COI sequences. The populations of *D. polymorpha* studied by us showed a low level of COI haplotype diversity, which is consistent with previous research.

Analyses were supported by the Ministry of Science and Higher Education of the Russian Federation (no. FUUW-2022-0039) and was supported by grant N. Laverov Federal Center for Integrated Arctic Research of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences №4 (study genetic diversity of *D. polymorpha* from White Sea basin) and by the Russian Science Foundation no. 21-74-10155 (biogeography research of *D. polymorpha*).

НАКОПЛЕНИЕ МИКРОПЛАСТИКА В ДВУСТВОРЧАТЫХ МОЛЛЮСКАХ СЕМЕЙСТВА UNIONIDAE ВОДНЫХ ОБЪЕКТОВ УДМУРТИИ

Н.В. Холмогорова, А.С. Бигбаева

ФГБОУ ВО «Удмуртский государственный университет», г. Ижевск, Россия
nadjaholm@mail.ru

Ключевые слова: микропластик, двустворчатые моллюски, Unionidae, Удмуртия

Известно, что двустворчатые моллюски, являясь фильтраторами, вместе с частицами пищи могут поглощать микропластик (МКП), который аккумулируется в мягких тканях. В литературе есть результаты оценки содержания микропластика в пресноводных двустворчатых моллюсках трех семейств: Cyrenidae (45%) (Su et al., 2016; 2018; Baldwin et al., 2020), Unionidae (25%) (Berglund et al., 2019; Wardlaw, Prosser, 2020; Atici, 2022) и Dreissenidae (30%) (Baldwin et al., 2020; Atamanalp et al., 2023; Kallenbach et al., 2022; Pastorino et al., 2021). Изучение загрязнения микропластиком водных объектов Удмуртии находится на начальных этапах. Оценка содержания микропластика в моллюсках ранее не проводилась. На территории республики на данный момент подтверждено обитание 5 видов моллюсков семейства Unionidae: *Unio pictorum* (Linnaeus, 1758), *Unio tumidus* (Philipsson, 1788), *Unio crassus* Retzius, 1788, *Anodonta anatina* (Linnaeus, 1758) и *Anodonta cygnea* (Linnaeus, 1758) (Холмогорова и др., 2021).

Цель работы: выявить степень накопления микропластика в мягких тканях двустворчатых моллюсков семейства Unionidae, отловленных на территории Удмуртии.

Для выполнения этой цели были поставлены следующие задачи:

- Определить накопление МКП в двустворчатых моллюсках;
- Оценить преобладающий размер, цвет и форму частиц МКП;
- Сравнить водоёмы и водотоки Удмуртии по степени накопления МКП в моллюсках;
- Оценить межвидовые различия аккумуляции частиц МКП;
- Оценить влияние размеров моллюска на накопление МКП в мягких тканях.

Моллюсков отбирали на реках: Вала (длина реки 196 км), Ува (112 км), Сива (206 км), Коноваловка (6 км), на старичном озере Медведка (площадь водоёма 0,1 км²), Пироговском пруду (0,7 км²) и на Нижнекамском (1084 км²) и Ижевском водохранилищах (24 км²). Все реки относятся к бассейну р. Камы, Нижнекамское водохранилище также построено на р. Кама, Ижевское водохранилище построено на реке Иж.

Моллюсков отбирали при помощи скребка, на мелководье вручную. До лабораторного анализа замораживали. Растворение мягких тканей каждой особи проводилось индивидуально раствором KOH (10%). Получившийся раствор разделяли по плотности используя насыщенный раствор NaCl (~1,20 г/мл), далее осаждали на фильтр из стекловолокна диаметром 47 мм с диаметром пор 0,70 мкм с помощью вакуумного насоса. Качественные (форма, цвет, структура) и количественные показатели (размер и число) частиц микропластика оценивали визуально под микроскопом с использованием окуляр-микрометра.

Всего обработано 37 экземпляров вида *Unio tumidus* и 10 – *Anodonta anatina*.

Средняя длина раковины *Unio tumidus* составила 5,9 см (максимальная длина 8,2 см, минимальная 4,2 см). Масса перловиц в среднем 20,9 г (максимальная масса 46,5 г, минимальная 6,3 г).

Средняя длина раковин беззубок составила 8,3 см (максимальная длина 10,5 см, минимальная 5,5 см). Масса *Anodonta anatina* в среднем 53,3 г (максимальная масса 115,5 г, минимальная 12 г).

Из 47 обследованных особей, в 7 (14,9%) микропластик не был обнаружен. По форме преобладали волокна, достигая 99% всего обнаруженного МКП. Длина волокон менялась в пределах от 100 мкм до 5000 мкм. Преобладающая длина от 300 мкм до 1500 мкм.

Однократно в беззубке Ижевского ВДХР отмечена прозрачная микроплёнка и в перловицах реки Сива отмечены две сферы черного и малинового цветов. На протяжении исследования в мягких тканях моллюсков встречались частицы МКП чёрного, синего, голубого, красного, зелёного, жёлтого, фиолетового, розового, белого цветов. Преобладающим цветом был чёрный (26,5%). Волокна красного и синего цветов занимали по 16,4%. На третьем месте по частоте встречаемости находились белые волокна.

Среднее содержание частиц микропластика на грамм сырого веса в обследованных моллюсках значимо различалось у перловиц и беззубок, 0,53 шт./г и 0,16 шт./г соответственно. Однако встречаемость двух видов и объемы выборок различны, поэтому вывод о разной аккумулирующей способности делать преждевременно.

Из таблицы 1 видно, что *Unio tumidus* активнее всего накапливает микропластик на реке Ува, в среднем $1,01 \pm 0,2$ шт./г. В моллюсках с озера Медведка в среднем аккумулируется $0,57 \pm 0,1$ шт./г. В Нижнекамском водохранилище и реке Сива количество частиц на грамм веса значительно ниже.

Таблица 1 – Количество частиц микропластика в тканях моллюсков из разных водных объектов

Вид, показатель Водный объект	<i>Unio tumidus</i>		<i>Anodonta anatina</i>	
	МКП с вычетом контроля, шт./особь	Частиц МКП/г сырого веса	МКП с вычетом контроля, шт./особь	Частиц МКП/г сырого веса
оз. Медведка	9,57	0,57	-	-
Пироговский пруд	-	-	8	0,1
Нижнекамское ВДХР	5,38	0,41	-	-
Ижевское ВДХР	-	-	13	0,63
р. Ува	10,5	1,01	-	-
р. Вала	-	-	0,5	0,04
р. Сива	7,86	0,28	1	0,04
р. Коноваловка	-	-	6,33	0,17

Наибольшее количество МКП на грамм сырого веса в моллюсках зафиксировано в реке Ува на участке, расположенном в селе Вавож (районный центр). Наибольшее количество частиц МКП на особь отмечено в беззубках Ижевского ВДХР (13 шт./особь). Представленные данные свидетельствуют о связи содержания МКП в моллюсках с общей антропогенной нагрузкой на водоёмы. Однако даже максимальные показатели содержания МКП в представителях семейства Unionidae полученные в водных объектах Удмуртии значительно ниже результатов подобных исследований в реках мира. Так в моллюсках *Anodonta anatina* реки Хёйе (Швеция) среднее содержание частиц МКП составляло 38,0-63,3 шт./особь (Berglund et al., 2019). В моллюсках *Unio stevenianus* Krynicki, 1837, обитающих на трех станциях в низовье р. Карасу (Турция) среднее содержание частиц МКП составляло 2,85 шт./г или 39,15 шт./особь (Atici, 2022). И лишь показатели накопления частиц МКП моллюсками *Lasmigona costata* (Rafinesque, 1820) из бассейна р. Гранд в провинции Южное Онтарио (Канада) (Wardlaw, Prosser, 2020) схожи с показателями, полученными на территории Камского бассейна. Максимальное содержание МКП в моллюсках вида *Lasmigona costata* составило 7 шт./особь.

Сравнение стоячих и текущих вод по содержанию частиц микропластика в моллюсках в наших исследованиях не показало значимых отличий.

Выводы: 1. Среднее содержание частиц МКП в тканях *Unio tumidus* составляло (0,53 шт./г; 8,14 шт./особь), в тканях *Anodonta anatina* (0,16 шт./г; 5,88 шт./особь).

2. По форме преобладали волокна, до 99 % всего обнаруженного МКП. Преобладающая длина от 300 мкм до 1500 мкм. Единично отмечены микроплёнки и сферы. Доминировал чёрный (26,5%), красный и синий цвета (по 16,4%).

3. Наибольшее количество МКП на грамм сырого веса в тканях перловиц зафиксировано в реке Ува на участке, расположенном в селе Вавож (районный центр). Наибольшее количество частиц МКП на особь отмечено в беззубках Ижевского ВДХР. Минимальное содержание частиц МКП в двустворчатых моллюсках отмечено на р. Вала.

4. Зависимость между размером моллюска и количеством микропластика в его мягких тканях не обнаружена.

Работа выполнена в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования Российской Федерации «Биоразнообразие природных экосистем Заволжско-Уральского региона: история его формирования, современная динамика и пути охраны» (FEWS-2024-0011).

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

- Холмогорова Н.В., Овчанкова Н.Б., Михайлова А.Г. 2021. Двустворчатые моллюски (Bivalvia: Unionidae, Dreissenidae, Sphaeriidae) Удмуртии. *Вестник Удмуртского университета. Сер. Биология. Науки о Земле*, 31, 4: 378-393.
- Atamanalp M., Kokturk M., Gündüz F. et al. 2023. The Use of zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) as a sentinel species for the microplastic pollution of freshwater: the case of Beyhan Dam Lake, Turkey. *Sustainability*, 15:1422.
- Atici A.A. 2022. The first evidence of microplastic uptake in natural freshwater mussel, *Unio stevenianus* from Karasu River, Turkey. *Biomarkers*, 27, 2: 118.
- Baldwin A.K., Spanjer A.R., Rosen M.R. et al. 2020. Microplastics in Lake Mead National Recreation Area, USA: Occurrence and biological uptake. *PLoS ONE*, 15(5): e0228896.
- Berglund E., Fogelberg V., Nilsson P.A. et al. 2019. Microplastics in a freshwater mussel (*Anodonta anatina*) in Northern Europe. *Sci. Total Environ.*, 697: 134192.
- Pastorino P., Prearo M., Anselmi S. et al. 2021. Use of the zebra mussel *Dreissena polymorpha* (Mollusca, Bivalvia) as a bioindicator of microplastics pollution in freshwater ecosystems: a case study from Lake Iseo (North Italy). *Water*, 13: 434.
- Su L., Cai H., Kollandhasamy P. et al. 2018. Using the Asian clam as an indicator of microplastic pollution in freshwater ecosystems. *Environ. Pollut.*, 234: 347-355.
- Su L., Xue Y., Li L. et al. 2016. Microplastics in Taihu Lake, China. *Environ. Pollut.*, 216: 711–719.
- Kallenbach E.M.F., Friberg N., Lusher A. et al. 2022. Anthropogenically impacted lake catchments in Denmark reveal low microplastic pollution. *Environ. Sci. Pollut. Res.*, 29: 47726–47739.
- Wardlaw C., Prosser R.S. 2020. Investigation of microplastics in freshwater mussels (*Lasmigona costata*) from the Grand River Watershed in Ontario, Canada. *Water, Air and Soil Pollut.*, 231: 405.

ACCUMULATION OF MICROPLASTICS IN BIVALVES OF THE FAMILY UNIONIDAE IN THE WATER BODIES OF UDMURT REPUBLIC (RUSSIA)

N.V. Kholmogorova, A.S. Bigbaeva
Udmurt State University, Izhevsk, Russia
nadjaholm@mail.ru

Keywords: microplastics, bivalves, Unionidae, Udmurtia.

Abstract: An assessment of the content of microplastic particles (MCP) in bivalves of the Unionidae family from reservoirs and streams of the Kama basin was made: *Unio tumidus* (Philipsson, 1788) (37 specimens), *Anodonta anatina* (Linnaeus, 1758) (10 specimens). The average content of MCP particles in the tissues of mollusks was 0,53 and 0,16 pieces/g (8,14 and 5,88 pieces/individual), respectively. Up to 99% of all detected MCPs were fibers. The predominant length ranged from 300 to 1500 μm . Microfilms and spheres were observed sporadically. The predominant colors were black (26,5%), red and blue (16,4% each). No relationship was found between the size of the mollusk and the amount of microplastics in its soft tissues.

МИКРОСТРУКТУРА СТАТОЛИТОВ БРЮХОНОГИХ МОЛЛЮСКОВ Р. *BUCCINUM*: ПРИМЕНЕНИЕ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВОЗРАСТА

О.А. Хорошутина¹, Ф.В. Лищенко^{2,3}

¹ФГБНУ «Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии», Москва, 105187, Россия

²ФГБУН ИПЭЭ им. А. Н. Северцова РАН, Москва, 119071, Россия

³Приморское отделение Совместного Российско-Вьетнамского Тропического научно-исследовательского и технологического центра, город Нячанг, провинция Кханьха, Вьетнам
olga.khoroshutina@gmail.com

Ключевые слова: регистрирующая структура, определение возраста, брюхоногие моллюски, оперкулум, периодические отметки

Брюхоногие моллюски рода *Buccinum* (Gastropoda: Buccinidae) широко распространены в холодных и умеренных водах Северного полушария. Род включает более 80 видов, обитающих в водах Атлантического, Тихого, Северного Ледовитого океана. Будучи падальщиками и детритофагами, освоившими широчайший диапазон глубин и субстратов, моллюски рода *Buccinum* играют значительную роль в донных биоценозах (Голиков, 1980). Некоторые виды рода (*B. osagawai*, *B. ectocostata*, *B. pemphigus*, *B. undatum*) достигают крупных размеров и образуют скопления, эксплуатируемые промыслом. В связи с этим проблема определения возраста приобретает не только фундаментальное, но и прикладное значение.

Для определения возраста брюхоногих моллюсков используются регистрирующие структуры, как внешние, так и внутренние (Hollyman, 20186). Для определения возраста моллюсков рода *Buccinum* традиционно используется метод подсчета отметок замедления роста на оперкулуме, годовая периодичность которых подтверждена для *B. undatum* (Santarelli, Gros, 1985). Однако, метод не лишен недостатков, оперкулумы подвержены воздействию внешней среды, что приводит к плохой читаемости отметок (Kideys, 1996). Возможно также определение возраста по отметкам замедления роста на внутренних

регистрирующих структурах – статолитах, что подтверждено для *B. undatum* (Hollyman, 2018a) и ряда других видов гастропод (Chatzinikolaou, Richardson, 2007; Fisher, Rudders, 2017; Galante-Oliveira et al., 2013). Цель настоящей работы – обобщить полученные нами данные по микроструктуре статолитов моллюсков рода *Viccinum* и показать возможность их применения для определения возраста моллюсков.

В течение 2021 – 2023 годов отобраны пробы брюхоногих моллюсков рода *Viccinum* следующих видов: *B. osagawai*, *B. ectomocuma*, *B. pemphigus*, *B. angulosum*, *B. oedematum*, *B. scalariforme rhodium*, *B. undatum* в Охотском, Беринговом и Белом морях. Объем проб, использованный нами в работе, показан в Табл. 1.

Отбор моллюсков для исследования велся по размерным классам, но внутри размерных классов никакой дополнительной сортировки не осуществлялось. Для всех моллюсков проводился биологический анализ, включавший определение пола, измерение высоты и ширины раковины, длины устья, массу моллюска и массу раковины, длины и ширины оперкулума. В ходе дальнейшей обработки тело моллюска извлекалось из раковины, рассекалось в саггитальной плоскости, отдельно извлекались левый и правый статолит, правый фиксировали на предметном стекле для шлифовки, левый – в 96% этаноле для хранения. После шлифовки измеряли диаметр правого статолита, определяли количество приростов и их диаметры.

Таблица 1 – Пробы брюхоногих моллюсков рода *Viccinum*

Вид	N, экз.	Год	Район сбора	Координаты	Глубина, м	Метод сбора
<i>B. osagawai</i>	32	2021	Охотское море	56°2' – 58°2' с.ш.; 146°3' – 150°6' в.д.	174 – 289	донная траловая съемка
<i>B. ectomocuma</i>	21	2022	Охотское море	59°45,2' с.ш.; 158°19,9' – 159°11,2' в.д.	129 – 149 м	ловушечная съемка
<i>B. pemphigus</i>	29	2021	Охотское море	56°39,5 – 57° 40,1 с.ш.; 150°31,3 – 151°34,3 в.д.	193 – 234 м	ловушечная съемка
<i>B. angulosum</i>	7	2021	Берингово море	61°12' – 63°20' с.ш., 176°32' в.д. – 177°28' з.д.	84 – 328 м	донная траловая съемка
<i>B. oedematum</i>	7	2021	Берингово море	61°12' – 63°20' с.ш., 176°32' в.д. – 177°28' з.д.	84 – 328 м	донная траловая съемка
<i>B. scalariformerhodium</i>	4	2021	Берингово море	61°12' – 63°20' с.ш., 176°32' в.д. – 177°28' з.д.	84 – 328 м	донная траловая съемка
<i>B. undatum</i>	7	2023	Белое море	66°33 с.ш., 33°06 в.д.	8 – 15 м	водолазный сбор

Возраст моллюсков оценивался двумя методами: путем подсчета приростов на статолитах и оперкулумах, для сравнения оценок применялся коэффициент вариации:

$$CV = \frac{\sqrt{(R_1 - R)^2 + (R_2 - R)^2}}{R}.$$

Исследованы статолиты 7 видов брюхоногих моллюсков рода *Viccinum*. Основные результаты биологического анализа моллюсков, размерные характеристики статолитов и результаты определения возраста представлены в таблице 2 (результаты для некоторых видов также представлены в тезисах докладов: Хорошутина и др., 2023; Хорошутина, Ботнев, 2024).

Статолиты моллюсков рода *Vissium* имеют гладкую поверхность и форму, близкую к шарообразной. Микроструктура статолитов исследованных видов представлена темным ядром в центре статолита, которое окружают концентрические отметки. Светлые зоны, окружающие статолит, соответствуют зонам быстрого роста, узкие темные отметки – зоны замедленного роста. На шлифах статолитов также заметна радиальная исчерченность.

Первая отметка, оконтуривающая ядро, предположительно, образуется во время выклева моллюска из яйцевой капсулы (Fisher, Rudders, 2017). Как показано для вида *V. undatum* (Hollyman, 2018a), темные концентрические отметки являются зонами замедления роста и имеют годовую периодичность.

Для каждого вида моллюсков возраст оценивался как по внешним регистрирующим структурам (оперкулумам), так и по внутренним (статолитам) (Табл. 2), при этом читаемость оперкулумов была ниже, чем читаемость статолитов. Однако, в тех случаях, когда было возможно определить возраст моллюсков, используя обе структуры, оценки возраста оказались близкими, что подтверждают низкие значения коэффициента вариации (CV). Это указывает на то, что у всех исследованных моллюсков рода *Vissium* концентрические отметки на статолитах образуются ежегодно.

Таблица 2 – Результаты биологического анализа и оценки возраста брюхоногих моллюсков рода *Vissium*

Вид	N, экз.	Высота раковины, мин - макс, среднее \pm ст. ошибка, мм	Ширина раковины, мин - макс, среднее \pm ст. ошибка, мм	Диаметр статолита, мин - макс, среднее \pm ст. ошибка, мкм	Возраст по отметкам на статолите, мин - макс, среднее \pm ст. ошибка, лет	Возраст по отметкам на оперкулуме, мин - макс, среднее \pm ст. ошибка, лет	CV, %
<i>V. osagawai</i>	32	43,0 – 131,0; 73,3 \pm 4,1	26,1 – 79,0; 44,9 \pm 2,5	246,3 – 333,0; 286,5 \pm 4,8	8 – 17; 12,5 \pm 0,5	7 – 16; 11,9 \pm 0,5	4,9
<i>V. ectomocuma</i>	21	92,0 – 117,0; 104,8 \pm 1,4	54,0 – 72,0; 62,1 \pm 1,3	266,0 – 361,0; 302,7 \pm 9,6	12,0 – 18,0; 14,2 \pm 0,5	11,0 – 20,0; 15 \pm 0,5	4,7
<i>V. pemphigus</i>	29	100,0 – 141,0; 118,8 \pm 1,7	64,0 – 96,0; 72,6 \pm 2,4	296,2 – 371,5; 338,9 \pm 4,7	10,0 – 18,0; 13,2 \pm 0,4	11,0 – 21,0; 16,3 \pm 0,6	18,9
<i>V. angulosum</i>	7	53,6 – 74,9; 64,4 \pm 2,8	33,8 – 45,0; 39,8 \pm 1,7	250,9 – 276,8; 254,6 \pm 9,6	7,0 – 9,0; 8,5 \pm 0,7	8,0 – 11,0; 9,9 \pm 0,5	13,9
<i>V. oedematum</i>	7	68,4 – 86,2; 79,9 \pm 4,2	68,4 – 93,1; 43,5 \pm 1,9	272,9 – 306,2; 298,25 \pm 18,9	8,0 – 12,0; 9,7 \pm 1,5	11,0 – 13,0; 11,7 \pm 0,5	14,1
<i>V. scalariforme rhodium</i>	4	77,5 – 80,7; 74,9 \pm 5,3	33,0 – 42,2; 37,5 \pm 3,3	297,8 – 301,9; 279,5 \pm 31,7	10,0 – 11,0; 10,5 \pm 0,7	10,0 – 11,0; 10,5 \pm 0,7	3,3
<i>V. undatum</i>	10	18,2 – 40,2; 32,1 \pm 1,9	10,5 – 20,4; 17,61 \pm 1,0	159,1 – 207,7; 187,9 \pm 7,2	4,0 – 6,0; 4,6 \pm 0,8	4,0 – 8,0; 5,6 \pm 1,1	9,7

Для *V. undatum* ранее было показано, что большой процент оперкулумов обладает низкой читаемостью, а читаемость статолитов выше (Kideys, 1996, Hollyman, 2018a). Большая доля оперкулумов с плохо различимыми отметками была отмечена нами для *V. osagawai* (31%). Таким образом, несмотря на большую трудоемкость, методика определения возраста по отметкам на шлифах статолитов позволяет более точно оценить размерно-возрастную структуру популяции, хорошо подходит для составления размерно-возрастных ключей, а также дает возможность оценить темпы индивидуального роста животного.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

- Голиков А.Н. 1980. Моллюски *Vissinidae* Мирового океана: Фауна СССР. Новая серия. 5(2). Наука, Ленинград, 508 с.
- Хорошутина О. А., Сологуб Д. О., Поветкин А.И., 2023. Определение возраста брюхоногих моллюсков северных морей России (виды рода *Vissium*) с использованием статолитов. Сборник материалов всероссийской научной конференции с

международным участием, посвященной 85-летию Беломорской биостанции им. Н.А. Перцова Биологического факультета МГУ им. М.В. Ломоносова, Москва: Товарищество научных изданий КМК. С. 197–198.

- Хорошутина О. А., Ботнев Д. А., 2024 Использование методики подсчета отметок роста на статолитах для определения возраста *Buccinum osagawai*. Труды XII Международной научно-практической конференции «Морские исследования и образование (MARESEDU-2023)» Том III (IV): [сборник]. Тверь: ООО «ПолиПРЕСС». С. 536-538.
- Chatzinikolaou E., Richardson C. 2007. Evaluating growth and age of netted whelk *Nassarius reticulatus* (Gastropoda: Nassariidae) using statolith growth rings. *Marine Ecology Progress Series*, 342. 163–176. DOI: 10.3354/meps342163
- Fisher R.A., Rudders D.B. 2017. Population and reproductive biology of the channeled whelk, *Busycotypus canaliculatus*, in the US Mid-Atlantic. *Journal of Shellfish Research*, 36: 427–444. DOI: 10.2983/035.036.0215
- Galante-Oliveira S., Marçal R., Ribas F., Machado J., Barroso C. 2013. Studies on the morphology and growth of statoliths in Caenogastropoda. *Journal of Molluscan Studies*, 79: 340–345. DOI: 10.1093/mollus/eyt028
- Hollyman P., Chenery S., Leng M., Laptikhovsky V., Colvin C., Richardson C. 2018a. Age and growth rate estimations of the commercially fished gastropod *Buccinum undatum*. *ICES Journal of Marine Science*, 75 (6): 2129–2144. DOI: 10.1093/icesjms/fsy100
- Hollyman P., Laptikhovsky V., Richardson C. 2018b. Techniques for Estimating the Age and Growth of Molluscs: Gastropoda. *Journal of Shellfish Research*, 37: 773–782. DOI: 10.2983/035.037.0408
- Kideys A.E. 1996. Determination of age and growth of *Buccinum undatum* L. (Gastropoda, Prosobranchia) off Douglas, Isle of Man. *Helgoländer Meeresuntersuchungen*, 50(3): 353–368. DOI: 10.1007/BF02367109
- Santarelli L., Gros P. 1985. Détermination de l'âge et de la croissance de *Buccinum undatum* L. (Gastropoda, Prosobranchia) à l'aide des isotopes stables de la coquille et de l'ornementation operculaire. *Ocean Acta*, 8(2): 221–229.

THE MICROSTRUCTURE OF STATOLITHS IN GENUS *BUCCINUM*: APPLICATION IN AGE DETERMINATION

O.A. Khoroshutina¹, F.V. Lishchenko^{2,3}

¹Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography, Moscow, 105187, Russia

²A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution of the Russian Academy of Sciences, Moscow, 119071, Russia

³Vietnam-Russia Tropical Centre, Marine Branch, Nguyễn Thiện Thuật 30, Nha Trang 650000, Vietnam

olga.khoroshutina@gmail.com

Keywords: recording structure, age determination, gastropods, operculum, periodic increment

Abstract: Gastropods of the genus *Buccinum* play a significant role in the bottom biocenoses, also they have commercial importance. The accurate method for determining the individual age is necessary for analyzing gastropods life cycles and population dynamics. The most popular age determination method of mollusks of the genus *Buccinum* by operculum increments has disadvantages. To develop a more accurate method, the statolith morphology and microstructure was studied and described in 7 species. For validation the increment deposition periodicity, increment number on opercula were compared with statolith increment number. The possibility of using statoliths to age determination was verified. There is given a comparative analysis of the application of two age determination methods.

АРЕАЛЫ И МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ЗАДНЕЖАБЕРНЫХ МОЛЛЮСКОВ СЕМЕЙСТВА *AGLAJIDAE* (GASTROPODA: HETEROBRANCHIA) МОРЕЙ РОССИИ

Е.М. Чабан¹, И.А. Екимова², А.В. Чернышев³

¹Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург, Россия

²Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова, Москва, Россия

³Национальный научный центр морской биологии имени А.В. Жирмунского ДВО РАН, Владивосток, Россия
echaban@zin.ru

Ключевые слова: Морфология, биоразнообразие, биогеография, Cephalaspidea

Аглаиды – группа преимущественно тропическо-субтропических заднежаберных моллюсков отряда Cephalaspidea, обитающих в основном на мелководье, но отдельные виды поднимаются вдоль тихоокеанского побережья Америки до Аляски, встречаясь на глубине до 218 м (Valdés, 2019). В 20 веке в фауне морей России было отмечено всего 2 вида аглаид, *Philinopsis gigliolii* (Tapparone Canefri, 1874) (Golikov, Scarlato, 1967, как *Aglajia gigliolii*) и *Melanochlamys diomedea* (Bergh, 1894) (Chaban, Martynov, 1998). К настоящему времени в морях России насчитывается шесть видов этого семейства. *Melanochlamys ezoensis* (Baba, 1957) (Cooke *et al.*, 2014; Chaban, Chernyshev, 2017), *M. chabanae* Breslau, Valdés & Chichvarkhin, 2016 (Breslau *et al.*, 2016; Chichvarkhin, 2016; Chaban *et al.*, 2018), *Aglajia valdesi* Chaban, Ekimova, Schepetov & Chernyshev, 2022, *A. rudmani* Chaban, Ekimova, Schepetov & Chernyshev, 2022 (Chaban *et al.*, 2022) и *Philinopsis gigliolii* – живут в дальневосточном регионе, и лишь один вид заходит в арктический регион – североатлантический *Philinissima denticulata* (J.Adams, 1800), довольно многочисленный в верхней сублиторали Баренцева и Белого морей (Nekhaev, 2004; Chaban *et al.*, 2023). В данной работе мы подводим некоторые итоги последних работ по биологии, морфологии и распространению аглаид морей России.

Морфология. Три вида, *Melanochlamys ezoensis*, *M. chabanae* и *Philinopsis gigliolii* имеют почти классический аглаидный вид: удлиненное подвижное тело, головной щит длиной 1/2 тела, параподии хорошо развиты, на голове чувствительные зоны с втяжными щетинками (bristles), выраженные каудальные лопасти и мощная мускулистая глотка. Они не имеют радулы, что раньше считалось одним из основных признаков семейства, нет и пластинок гизарда, а их раковина, покрытая мантией, как и у большинства Philinacea, значительно редуцирована до формы выпуклой пластинки. Это активные хищники, питаются в том числе моллюсками, обитают на мелководье (Chaban, Martynov, 1998, Chichvarkhin, 2016).

Виды рода *Melanochlamys* Cheeseman, 1881 внешне очень похожи между собой – настолько, что *Melanochlamys ezoensis* долго считался младшим субъективным синонимом *M. diomedea* (Chaban, Martynov, 1998). Использование в настоящее время методов молекулярно-филогенетического анализа показало (Cooke *et al.*, 2014), что *M. diomedea* являлся комплексом близких видов: *M. diomedea* s.str.(северо-восточный тихоокеанский), *M. ezoensis* (северо-западный тихоокеанский, Япония и залив Петра Великого, интродуцирован в Северную Америку) и *M. chabanae*, описанный из северного Приморья (Breslau *et al.*, 2016), и позже найденный в заливе Восток (Chaban *et al.*, 2018). Учитывая, что морфология копулятивного аппарата, по которой можно различать виды рода *Melanochlamys* Cheeseman, 1881, у видов *M. diomedea* (Cooke *et al.*, 2014) и *M. chabanae* очень похожа (Chaban *et al.*, 2018), очевидно, что в заливе Петра Великого за восточно-тихоокеанский *M. diomedea* принимали (Chaban, Martynov, 1998) неописанный еще тогда *M. chabanae*. Кроме известных видов рода *Melanochlamys* в заливе Петра Великого есть еще абсолютно черная цветочная

форма, известная только по фотографии из залива Посьета (фото А.В. Ратникова (Chaban, Chernyshev, 2017, pl.2, fig. H, как *Melanochlamys cf ezoensis*)).

Остальные три вида российских аглайд являются крайне нетипичными, не похожими на «классических» аглайд. Глубоководные дальневосточные *Aglaona valdesi* и *A. rudmani* морфологически сходны с *Laonidae*, так как имеют радулу и буллоидную раковину (Табл. 1), а североатлантическая *Philinissima denticulata* – единственный генетически подтвержденный представитель семейства *Aglaidae* с наружной (не закрытой мантией) раковиной (Chaban *et al.*, 2023).

Таблица 1 – Сравнение морфологических признаков и ареалов распространения аглайд морей России

Вид	Раковина	Радула	Вооружение пениса	Глубина обитания (м)	Распространение
<i>Melanochlamys ezoensis</i>	Внутренняя, пластинка	нет	есть	литораль – 10	Приморье, тихоокеанское побережье Японии, интродуцирован в Сан-Франциско
<i>M. chabanae</i>	Внутренняя, пластинка	нет	есть	1-60	Приморье, Южная Корея
<i>Philinopsis gigliolii</i>	Внутренняя, пластинка	нет	нет	2-10	Приморье, Япония, Северный Китай, Юго-восточная Австралия и север Новой Зеландии
<i>Aglaona valdesi</i>	Внутренняя буллоидная	есть	есть	3374	Курильские о-ва
<i>A. rudmani</i>	Внутренняя буллоидная	есть	есть	3206	Охотское море
<i>Philinissima denticulata</i>	Наружная, цилиндрическая, формально буллоидная	есть	нет	литораль – 122	Северо-восточная Атлантика, Средиземное море, Баренцево, Белое моря

Распространение. Нами впервые было показано, что *Philine denticulata* (J. Adams, 1800) является аглайдой, то есть появилась первая аглайда, обитающая в Арктике. *Philinissima denticulata* часто встречается вдоль побережья Мурмана в Баренцевом море (Рис. 1) благодаря теплomu Нордкапскому течению, уходя на глубину до 122 м, а в Белом на небольшой глубине 2–9 м. Этот вид описан из Великобритании и помимо Арктики единично указан в Средиземном море. Остальные пять видов – дальневосточные. Как правило, аглайды российских морей имеют неширокий ареал распространения. Так, естественный ареал *Melanochlamys ezoensis* и *M. chabanae* включает Приморье и Японию/Корею; глубоководные *Aglaona* Chaban, Ekimova, Schepetov & Chernyshev, 2022 являются условными эндемиками Курило-Камчатской впадины и Курильской впадины Охотского моря, что может быть связано с недостаточной изученностью других глубоководных участков северной части Тихого океана. На данный момент абиссальные аглайды встречены только в водах России. Обитая на глубинах 3206 и 3374 м, они сохраняют плезиоморфные морфологические признаки (Табл. 1).

Наиболее интересным видом в плане распространения оказался *Philinopsis gigliolii*: он имеет антитропическое распространение (Рис. 1). Высказанная более полувека тому назад

идея Радмана о том, что ареал *Philinopsis gigliolii* на севере и *P. taronga* (J.K. Allan, 1933) на юге относятся к одному виду (Rudman, 1972), нашла подтверждение в результате анализа молекулярно-генетических данных (Chaban *et al.*, 2024). Среди заднежаберных моллюсков не так много примеров таких ареалов. Расширение ареала *P. gigliolii* до Новой Зеландии (Рис. 1) дает возможность предположить наличие в российских водах еще одного вида аглайд – *Melanochlamys cylindrica* Cheeseman, 1881, типового вида рода *Melanochlamys* Cheeseman, 1881, описанного из вод севера Новой Зеландии (Auckland Harbor). *Melanochlamys cylindrica* имеет абсолютно черную окраску, что отражено в названии рода. Возможно, именно этот вид изображен на фотографии черного меланохлямиса А.В. Ратникова (Chaban, Chernyshev, 2017, pl. 2, fig. H).



Рисунок 1 – Карта распространения аглайд фауны морей России. Обозначения цветом: *Philinissima denticulata* – малиновым; *Melanochlamys ezoensis* – желтым; *M. chabanae* – синим; *Aglaona rudmani* – зеленым; *A. valdesi* – болотным; *Philinopsis gigliolii* – фиолетовым.

В результате полученных в последние годы данных о систематике и морфологии аглайд мировой фауны остро встает вопрос дифференциального диагноза семейства Aglajidae, так как к этому семейству относятся виды с внутренней и наружной раковиной, хорошо развитой буллоидной, и значительно редуцированной до пластины, с радулой и без нее, с вооруженным и невооруженным копулятивным аппаратом, активные хищники и, возможно, детритофаги. Есть структуры, обнаруженные только у некоторых представителей этого семейства – желтая железа у изученных гистологически экземпляров (Rudman, 1972) и чувствительные щетинки (bristles) у живых, однако, это признаки сложно использовать в практической систематике. Последние опубликованные диагнозы (Zamora-Silva, Malaquias, 2018; Chaban *et al.*, 2022) требуют дальнейшего уточнения в связи с новыми данными по морфологии представителей этого семейства (Chaban *et al.*, 2023). На сегодняшний день единственной, но не уникальной синапоморфией аглайд остается отсутствие пластинок гизарда. Наличие желтой железы у *Philinissima denticulata* и видов *Aglaona* пока не доказано. Приводим уточненный диагноз семейства.

Диагноз семейства Aglajidae: (по Chaban *et al.*, 2022, с уточнениями): Раковина покрыта мантией или наружная, как правило, редуцированная, но хорошо развитая буллоидная у некоторых видов. Мантия с ассиметричными, симметричными каудальными лопастями или

юбочкой. Пластинки гизарда отсутствуют, но у некоторых видов имеются хитиновые гребни в гизарде. Радула как правило отсутствует, но если есть, то ее формула 1:0:1, 2:1:0:1:2, или 1:1:1:1:1. Пениальная папилла невооруженная или с хитиновым стилетом или пластинкой. Имеется желтая железа (у гистологически изученных особей). Чувствительные зоны в передней части головы покрыты длинными втяжными щетинками (bristles), или без них у некоторых видов.

Работа выполнена в рамках Государственного задания «Таксономия, биоразнообразие и экология беспозвоночных российских и сопредельных вод Мирового океана, континентальных водоемов и увлажненных территорий» № 122031100275-4 (для ЕЧ) и с поддержкой гранта РФФ № 20–74–10012 (для ЕЧ и ИЕ). Для построения распространения видов использована карта из интернета (<https://thumbs.dreamstime.com/b/konturnweltkarte-weinlesefarben-63335575.jpg>).

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

- Breslau E., Valdés Á., Chichvarkhin A. 2016. A new cryptic species of *Melanochlamys* (Gastropoda: Heterobranchia: Cephalaspidea) from the Northwestern Pacific. *American Malacological Bulletin*, 34(2): 103–108.
- Chaban E.M., Chernyshev A.V. 2017. Opisthobranch cephalaspidean mollusks (Gastropoda: Opisthobranchia) of Vostok Bay (Sea of Japan). Part 2. *The Bulletin of the Russian Far East Malacological Society*, 21: 39–53. [In Russian]
- Chaban E.M., Ekimova I.A., Chernyshev A.V. 2018. Additional data on the opisthobranch fauna of the Peter the Great Bay (Sea of Japan): *Melanochlamys chabanae* (Heterobranchia: Aglajidae). *The Bulletin of the Russian Far East Malacological Society*, 22(1/2): 79–91. [In Russian]
- Chaban, E.M., Ekimova, I.A., Schepetov, D.M. & Chernyshev, A.V. 2022. The new genus *Agliona*: the first abyssal aglajid (Heterobranchia: Cephalaspidea: Aglajidae) with a description of two new species from the north-western Pacific Ocean. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 196(1): 198–214.
- Chaban E.M., Ekimova I.A., Chernyshev A.V. 2024. *Philinopsis gigliolii* (Gastropoda, Heterobranchia, Aglajidae) from the Sea of Japan: validity, synonymy and biogeography. *Invertebrate Zoology*, 21(2): 157–169.
- Chaban, E. M.; Ekimova, I.; Lubin, P.; Nikitenko, E.; Schepetov, D. 2023. Bizarre morphology obscures real affiliation: an integrative study of enigmatic cephalaspid *Philine denticulata* from Arctic waters reveals its unique phylogenetic position. *Diversity*, 15: 395: 1-18
- Chaban E.M., Martynov A.V. 1998. *Melanochlamys diomedea* (Bergh, 1893) (Opisthobranchia: Aglajidae), the new species and genus for the fauna of Russia. *Ruthenica*, 8: 147–152. [In Russian]
- Chichvarkhin A. 2016. Shallow water sea slugs (Gastropoda: Heterobranchia) from the northwestern coast of the Sea of Japan, north of Peter the Great Bay, Russia. *PeerJ*, 4: e2774; <https://doi.org/10.7717/peerj.2774>.
- Cooke S., Hanson D., Hirano Y., Ornelas-Gatdula E., Gosliner T.M., Chernyshev A.V., Valdés Á. 2014. Cryptic diversity of *Melanochlamys* sea slugs (Gastropoda, Aglajidae) in the North Pacific. *Zoologica Scripta*, 43: 351–369.
- Golikov A.N., Scarlato O.A. 1967. Molluscs of the Possjet Bay (Sea of Japan) and their ecology. *Trudy Zoologicheskogo Instituta Akademii Nauk SSSR*, 17: 5–158. [In Russian]
- Nekhaev I.O. 2014. Marine shell-bearing Gastropoda of Murman (Barents Sea): An annotated check-list. *Ruthenica*, 24: 75–121.
- Rudman WB 1972. A comparative study of the genus *Philinopsis* Pease, 1860 (Aglajidae, Opisthobranchia). *Pacific Sciences*, 26: 381 – 399.
- Valdés Á. 2019. Northeast Pacific benthic shelled sea slugs. *Zoosymposia*, 13: 242-304.
- Zamora-Silva A., Malaquias M.A. 2018. Molecular phylogeny of the Aglajidae head-shield sea slugs (Heterobranchia: Cephalaspidea): new evolutionary lineages revealed and proposal of a

new classification. Zoological Journal of the Linnean Society, 20: 1–51.
<https://doi.org/10.1093/zoolinnea/zlx064>

AREAS AND MORPHOLOGICAL FEATURES OF HETEROBRANCH MOLLUSKS
OF THE FAMILY AGLAJIDAE (GASTROPODA: HETEROBRANCHIA: CEPHALASPIDEA)
OF THE RUSSIAN SEAS

E.M. Chaban¹, I.A. Ekimova², A.V. Chernyshev³

¹Zoological Institute RAS, Saint Petersburg, Russia

²Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia

³A.V. Zhirmunsky National Scientific Center of Marine Biology, Vladivostok, Russia
echaban@zin.ru

Keywords: morphology, biodiversity, biogeography, Cephalaspidea

Abstract: A short review of Russian aglajid mollusk fauna is presented with notes on its morphology and distribution and modified diagnosis of the family: shell internal, or external, typically reduced, but well-developed bulloid in some species; mantle with caudal asymmetrical or symmetrical lobes or skirt; gizzard plates absent, but some species with chitinous ridges in gizzard; radula typically absent; when present, radular formula 1:0:1, 2:1:0:1:2, or 1:1:1:1:1; penial papilla unarmed or with chitinous stylet or plate; yellow gland present (in histologically studied specimens); sensory mound on anterior part of head with numerous bristles over surface, or without bristles in some species.

ТАКСОНОМИЧЕСКАЯ РЕВИЗИЯ КРИПТИЧЕСКИХ ВИДОВ КОМПЛЕКСА
UNIO CRASSUS (PHILIPSSON, 1788)

О.А. Челпановская¹, А.В. Кондаков¹, И.В. Вихрев¹

¹ФГБУН ФИЦКИА УрО РАН, г. Архангельск, Россия
oyunitsina@mail.ru

Ключевые слова: *Unio crassus*, таксономия, криптические виды, пресноводные двустворчатые моллюски

Некоторые виды животных могут демонстрировать морфологическое сходство и относиться к одному виду, пока не будут подвергнуты комплексному изучению, включающему как морфологический, так и молекулярный анализы. Криптические виды относящиеся к двум или более таксонам, которые имеют настолько близкое морфологическое сходство, что дифференциация возможна только на основе молекулярных исследований или рассмотрении их аллопатрического распространения. Такое сходство препятствует точной оценке видового разнообразия, особенно в группах животных, представляющих интерес для охраны, таких как пресноводные двустворчатые моллюски.

Моллюски отряда Unionida активно изучаются в связи с их высокой экологической значимостью и уязвимым статусом (Lopes-Lima et al., 2018; Ferreira-Rodríguez et al., 2019; Aldridge et al., 2023). Некоторые виды моллюсков одновременно отвечают критериям индикаторных, зонтичных и основных видов, что делает их важной группой для сохранения и восстановления водных экосистем (Geist, 2011, Lopes-Lima et al., 2018).

Unio - типовой род самого богатого видами семейства пресноводных моллюсков, Unionidae. Это преимущественно западнопалеарктический род распространенный в основном в Европе, но встречающийся в западной и центральной Азии и северо-западной

Африке, с разрозненными ареалами в других африканских регионах, а именно на полуострове Сомали и в Южной Африке (Lopes-Lima et al., 2017a; Araujo et al., 2018). При таком широком ареале популяции *Unio* занимают множество различных пресноводных местообитаний - от быстрых ручьев и рек до озер и водно-болотных угодий.

Многие виды рода *Unio* имеют сходное морфологическое строение (Prie, Puillandre, 2014), и, напротив, на внутривидовом уровне морфология раковин - наиболее широко используемый таксономический признак для различия видов *Unio*, который значительно варьируется в зависимости от условий окружающей среды (Klishko et al., 2017). По этим причинам *Unio* в настоящее время насчитывает большое количество номинальных таксонов (более 1100), и его таксономия и систематика были довольно нестабильными до середины 20-го века (Graf, 2010). Только в 1960-х годах Наас предложил систематику, которая послужила основой для родовой классификации данных моллюсков. С тех пор внедрение молекулярных методов в конце прошлого века позволило изучить и утвердить номинальные таксоны *Unio* в некоторых регионах Европы и Азии (Froufe et al., 2016; Araujo et al., 2018).

Все предыдущие систематические и филогенетические исследования комплекса *Unio crassus* основывались в основном на мтДНК и морфологических данных (Froufe et al., 2016). До настоящего времени ни одно исследование не включало анализ ядерной ДНК. Поэтому для подтверждения или опровержения видовых гипотез, основанных на митохондриальных данных, был выполнен анализ целевых консервативных фрагментов ядерной ДНК (АНЕ). Образцы тканей от 509 особей, принадлежащих к комплексу *U. crassus*, были отобраны нелетальным методом (Berg, 1995) из 105 популяций в 23 странах для выделения ДНК, секвенирования и последующих молекулярных анализов. Геномную ДНК выделяли с помощью фенол-хлороформной экстракции (Sambrook et al., 1989).

В качестве митохондриального ДНК-маркера использовали фрагмент гена, кодирующего первую субъединицу белка цитохром с-оксидазы (COI), последовательности фрагментов которого были амплифицированы с использованием пары праймеров LCO1490 и HCO2198 (Folmer et al., 1994). Амплифицированные ДНК-продукты секвенировали двунаправленно с использованием тех же праймеров.

Полный митогеном был секвенирован для каждой основной линии комплекса *U. crassus*, за исключением тех, для которых уже имелась последовательность митогенома. Секвенирование и сборка митогенома, каждый из которых содержал 13 белок-кодирующих генов, 22 гена транспортной РНК и два гена рибосомной РНК, проводили согласно методике Teiga-Teixeira et al. (2020). Набор митогеномных данных включал в себя остеквенированные последовательности 8 образцов из разных клад внутри комплекса *Unio crassus*, а также 14 митогеномов, имеющиеся в общем доступе, включая 5 видов *Unio* (вне комплекса *U. crassus*) и 5 унионид в качестве аутгруппы. В филогенетическом анализе использовались последовательности всех белок-кодирующих генов мтДНК, за исключением половых открытых рамок считывания. Последовательности были выровнены с помощью программы MAFFT и обрезаны с помощью онлайн сервиса GUIDANCE2 (Froufe et al., 2016).

Для набора данных целевых и консервативных участков ядерной ДНК, охватывающего различные речные бассейны и/или различные морфотипы, был выбран 31 образец внутри комплекса *U. crassus*. Кроме того, по одному образцу *U. tumidus*, *U. delphinus*, *U. terminalis* и *U. pictorum* были взяты для секвенирования АНЕ в качестве аутгрупп. Также в аутгруппу были включены данные АНЕ других шести видов, которые находятся в общем доступе (Pfeiffer et al., 2019). Геномные библиотеки данных, обогащенные мишенями, с использованием набора зондов Unioverse, специфичным для пресноводных двустворчатых моллюсков (Pfeiffer et al., 2019), были отсекувенированы методом Illumina в RAPiD Genomics (Gainesville, FL, USA - U.S. Geological Survey, Wetland and Aquatic Research Center, Gainesville, Florida, USA.). Результаты секвенирования АНЕ обрабатывали по методу, описанному в работах Breinholt, 2018. Последовательности были проанализированы с помощью программы TRIM GALORE! v0.4.4. Филогенетический анализ на основе данных АНЕ, был выполнен для набора данных, содержащего целевые и консервативные участки

для каждого локуса. Последовательности всех локусов были выровнены с эталонными последовательностями с помощью программы MAFFT (Capella-Gutierrez et al., 2009).

По результатам анализа COI комплекс *U. crassus* был разделён на 10 молекулярных таксономических единиц. Первые пять ветвей представляют собой кладу, соответствующую особям, принадлежащим к южноевропейским видам *U. tumidiformis*, *U. sesirmensis*, *U. desectus*, *U. damascensis* и *U. ionicus*. Вторая клада отражает политомию, распадающуюся на три субклады, включающие особей остальных семи видов комплекса *U. crassus*.

Средняя дивергенция по COI между всеми видами составляет $4,9 \% \pm 2,1$ и колеблется от 1,1 % (между видами *U. crassus* s. str. и *U. gontierii*) до 9,8 % (между *U. tumidiformis* и *U. sesirmensis*) (Рис. 1).

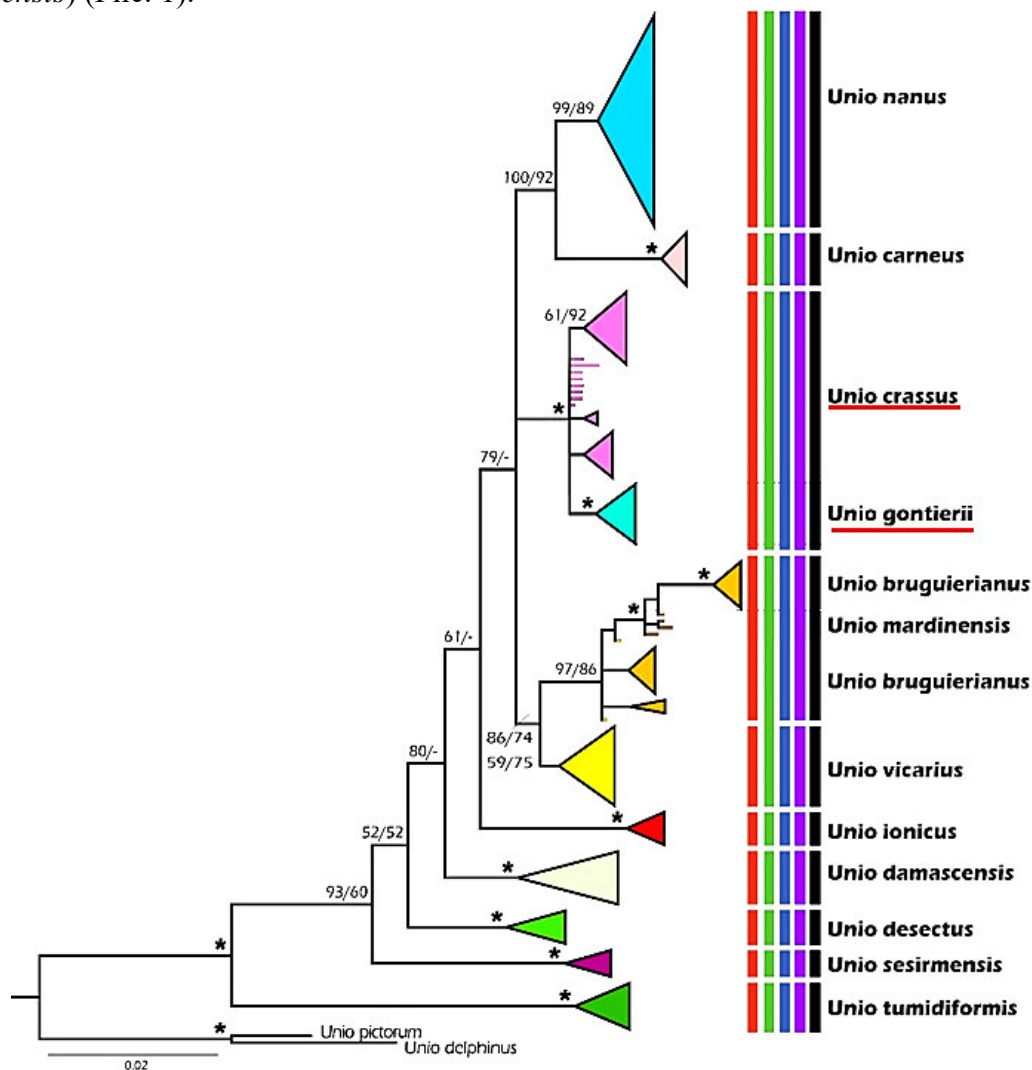


Рисунок 1 – Филогенетическое дерево, построенное на основе фрагмента гена COI, и делимитация видов комплекса *Unio crassus*. Значения поддержки над ветвями – процентные апостериорные вероятности/сверхбыстрые бутстреппы. Вертикальные полосы соответствуют молекулярным операционным таксономическим единицам по разным методам разграничения видов: красные - TCS (95%); зеленый – BINS of BOLD; синий – ASAP; и черный – консенсус. Поддерживающие значения > 95% для филогенетических анализов отмечены звездочкой, поддерживающие значения < 50 % были удалены

Филогении, основанные на результатах анализа ядерной ДНК и митогеномов, показали наличие 12 таксономических единиц, но имеют отличия в нескольких узлах (Рис. 2). Так, например, результаты филогенетического анализа для набора данных полных митогеномов демонстрируют, что *U. crassus* s. str. и *U. gontierii* также относятся к сестринским видам, расположенным внутри одной клады. Тогда как, согласно филогении ядерных фрагментов,

U. gontierii более тесно связан со своим южным соседом *U. mardinensis*. Кроме того, *U. carneus* объединяется с *U. ionicus*, своим южным соседом, в филогении АНЕ, но с *U. nanus*, своим северным соседом, в филогенетическом дереве, основанном на COI.

Расхождения в результатах филогении, основанной на фрагментах гена COI, митогеномов и ядерной ДНК вероятно отражает древнюю интрогрессию и/или неполное расхождение линий среди криптических видов внутри комплекса *U. crassus*.

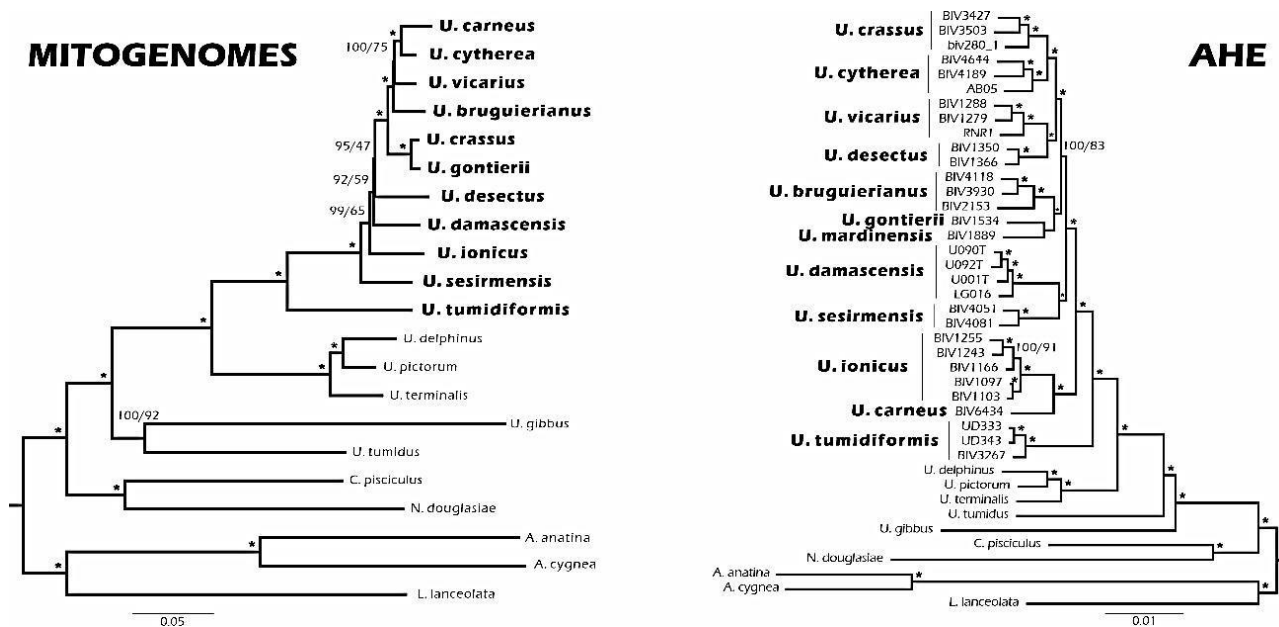


Рисунок 2 – Филогенетические деревья, построенные методом Байесовского анализа (BI) и максимального правдоподобия (ML) на основе полных митогеномов (слева) и наборов данных целевых и фланкирующих ядерных регионов, АНЕ (справа). Звездочкой отмечены значения поддержки более 95% для филогенетических анализов

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

- Aldridge D. C., Ollard I. S., Bernalaya Y. V., Bolotov I. N., Douda K., Geist J., Haag W. R., Klunzinger M. W., Lopes-Lima M., Mlambo M. C. and Riccardi N. 2023. Freshwater mussel conservation: A global horizon scan of emerging threats and opportunities. *Glob. Chang. Biol.*, 29: 575–589. <https://doi.org/10.1111/gcb.16510>
- Araujo R., Buckley D., Nagel K.-O., García-Jiménez R., Machordom A., 2018. Species boundaries, geographic distribution and evolutionary history of the Western Palaearctic freshwater mussels *Unio* (Bivalvia: Unionidae). *Zool. J. Linn. Soc.*, 182: 275–299. <https://doi.org/10.1093/zoolinnean/zlx039>
- Berg D.J., Haag W.R., Guttman S.I., Sickel J.B., 1995. Mantle Biopsy: A Technique for Nondestructive Tissue-Sampling of Freshwater Mussels. *J. N. Am. Benthol. Soc.*, 14: 577–581.
- Capella-Gutiérrez S., Silla-Martínez J.M., Gabaldón T. 2009. trimAl: a tool for automated alignment trimming in large-scale phylogenetic analyses. *Bioinformatics*, 25: 1972–1973. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btp348>
- Ferreira-Rodríguez N., Akiyama Y. B., Aksenova O. V., Araujo R., Barnhart M. C., Bernalaya Y. V., Bogan A. E., Bolotov I. N., Budha P. B., Clavijo C. and Clearwater S. J. 2019. Research priorities for freshwater mussel conservation assessment. *Biol. Conserv.*, 231: 77–87. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2019.01.002>
- Folmer O., Black M., Hoeh W., Lutz R., Vrijenhoek R. 1994. DNA primers for amplification of mitochondrial cytochrome c oxidase subunit I from diverse metazoan invertebrates. *Mol Mar Biol Biotechnol*, 3(5): 294–299.

- Froufe E., Gonçalves D. V., Teixeira A., Sousa R., Varandas S., Ghamizi M., Zieritz A., Lopes-Lima M. 2016. Who lives where? Molecular and morphometric analyses clarify which *Unio* species (Unionida, Mollusca) inhabit the southwestern Palearctic. *Org. Divers. Evol.*, 16: 597–611. <https://doi.org/10.1007/s13127-016-0262-x>
- Geist J., Kuehn R. 2005. Genetic diversity and differentiation of central European freshwater pearl mussel (*Margaritifera margaritifera* L.) populations: Implications for conservation and management. *Mol. Ecol.*, 14: 425–439. <https://doi.org/10.1111/J.1365-294X.2004.02420.x>
- Geist J. 2011. Integrative freshwater ecology and biodiversity conservation. *Ecol. Ind.*, 11: 1507–1516. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2011.04.002>
- Graf D.L. 2010. Funeral for the Nouvelle Écoleiana Generic Names Introduced for Freshwater Mussels (Mollusca: Bivalvia: Unionoida). *Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia*, 159: 1–23. <https://doi.org/10.1635/053.159.0101>
- Haas, F. 1969. Superfamilia Unionacea. Das Tierreich, 88. Walter de Gruyter, Berlin.
- Klishko O., Lopes-Lima M., Froufe E., Bogan A., Vasiliev L., Yanovich L. 2017. Taxonomic reassessment of the freshwater mussel genus *Unio* (Bivalvia: Unionidae) in Russia and Ukraine based on morphological and molecular data. *Zootaxa*, 4286: 93–112. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4286.1.4>
- Lopes-Lima M., Froufe E., Do V.T., Ghamizi M., Mock K.E., Kebapçı Ü., Klishko O., Kovitvadhi S., Kovitvadhi U., Paulo O.S., Pfeiffer III J.M., Raley M., Riccardi N., Şereflişan H., Sousa R., Teixeira A., Varandas S., Wu X., Zanatta D.T., Zieritz A., Bogan A.E. 2017a. Phylogeny of the most species-rich freshwater bivalve family (Bivalvia: Unionida: Unionidae): Defining modern subfamilies and tribes. *Mol. Phylogenet. Evol.*, 106: 174–191. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2016.08.021>
- Lopes-Lima M., Burlakova L.E., Karatayev A.Y., Mehler K., Seddon M., Sousa R. 2018a. Conservation of freshwater bivalves at the global scale: diversity, threats and research needs. *Hydrobiologia*, 810: 1–14. <https://doi.org/10.1007/s10750-017-3486-7>
- Pfeiffer J.M., Breinholt J.W., Page L.M. 2019. Unioverse: A phylogenomic resource for reconstructing the evolution of freshwater mussels (Bivalvia, Unionoida). *Mol. Phylogenet. Evol.*, 137: 114–126. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2019.02.016>
- Prié V., Puillandre N. 2014. Molecular phylogeny, taxonomy, and distribution of French *Unio* species (Bivalvia, Unionidae). *Hydrobiologia*, 735: 95–110. DOI:10.1007/s10750-013-1571-0
- Sambrook, J., Fritsch, E.F., Maniatis, T. 1989. *Molecular Cloning: A Laboratory Manual*. Cold Harbor Spring Press, New York.
- Teiga-Teixeira J., Froufe E., Gomes-dos-Santos A., Bogan A.E., Karatayev A.Y., Burlakova L.E., Aldridge D.C., Bolotov I.N., Vikhrev I. V., Teixeira A., Varandas S., Zanatta D.T., Lopes-Lima M., 2020. Complete mitochondrial genomes of the freshwater mussels *Amblema plicata* (Say, 1817), *Pleurobema oviforme* (Conrad, 1834), and *Popenaias popeii* (Lea, 1857) (Bivalvia: Unionidae: Ambleminae). *Mitochondrial DNA Part B*, 5: 2959–2961. <https://doi.org/10.1080/23802359.2020.1791008>

TAXONOMIC REVISION OF CRYPTIC SPECIES *UNIO CRASSUS* (PHILIPSSON, 1788) COMPLEX

O.A. Chelpanovskaya¹, A.V. Kondakov¹, I.V. Vikhrev¹

¹*N. Laverov Federal Center for Integrated Arctic Research, Russian Academy of Sciences, Arkhangelsk, Russia
oyunitsina@mail.ru*

Keywords: *Unio crassus*, taxonomy, cryptic species, freshwater mussels

Abstract: Taxonomic status of the cryptic species *Unio crassus* complex, individuals of different populations from the entire range, was clarified by analyses of cytochrome c-oxidase I

subunit, mitogenomes and conserved fragments of nuclear genes (AHE). COI-based phylogeny allowed the identification of 10 species-level molecular operational taxonomic units (MOTUs) within the *U. crassus* complex. Analysis of complete mitogenomes and AHE data allowed us to identify 12 MOTUs. Given the large number of existing synonyms of *U. crassus*, all molecular lineages detected here correspond to an available nominal species.

ОЦЕНКА ПОПУЛЯЦИОННОЙ СТРУКТУРЫ *LYMNAEA STAGNALIS* НА ТЕРРИТОРИИ ЮГА СРЕДНЕРУССКОЙ ВОЗВЫШЕННОСТИ В УСЛОВИЯХ АНТРОПОГЕННОГО ПРЕССА

С.Р. Юсупов, Э.А. Снегин

Белгородский государственный национальный исследовательский университет, Белгород,
Россия
yusupovkrug@mail.ru

Ключевые слова: геометрическая морфометрия, электрофорез белков, SSR-маркеры, микросателлиты, генетическая структура.

К настоящему времени на территории юга Среднерусской возвышенности отмечается сокращение густоты речной сети и значительное уменьшение водотока. Такое изменение гидроэкологического режима вызвано как природными, так и антропогенными факторами (Degtyar et al., 2016). При этом разрушение и фрагментация среды обитания, вызванные человеком, часто приводят к сокращению численности популяций и возникновению географических барьеров, вследствие чего уменьшается их генетическое разнообразие и увеличивается генетическая разобщенность (Österling et al, 2020).

Lymnaea stagnalis (Linnaeus, 1758) – водный брюхоногий моллюск, нативный ареал которого охватывает всю Северную Америку, Европу, а также некоторые части Азии (Atli, Grosell, 2016). Изучение генетической дифференциации этого моллюска может выступать важным маркером состояния природных популяций в изменяющихся условиях юга Среднерусской возвышенности.

Сбор материала проходили в 2021-2024 гг. Пункты сбора представлены на рисунке 1.

Для оценки популяционной структуры *L. stagnalis*, нами была оценена изменчивость конхиологических признаков раковины и проанализирована генетическая структура популяций.

Изменчивость размеров и формы раковины была изучена с помощью традиционной и геометрической морфометрии. Ввиду того, что для проведения морфометрического анализа необходимы раковины взрослых особей, число оборотов которых более 6, нами не исследовалась выборка из пункта сбора №10 «Реут», где таких особей не удалось обнаружить.

Подсчет числа оборотов и промеры раковин *L. stagnalis* проводили по стандартной методике, описанной в работе И.М. Хохуткина с соавторами (Khokhutkin et al., 2009).

В основе метода геометрической морфометрии лежит использование декартовых координат точек (ландмарок), как исходных параметров, располагаемых на сравниваемых элементах, вместо классических линейных промеров (Bookstein, 1991). В данном случае отличия в форме оценивали по отклонению координат ландмарок, располагаемых по контуру двумерного изображения раковины, относительно усредненной конфигурации раковины. Изменение формы контура регистрировалось с помощью комбинации двумерных декартовых координат 15 ландмарок и 31 полуландмарок. Расстановку меток на образцах проводили с использованием программ tpsUtil и tpsDig2 (Rohlf, 2006).

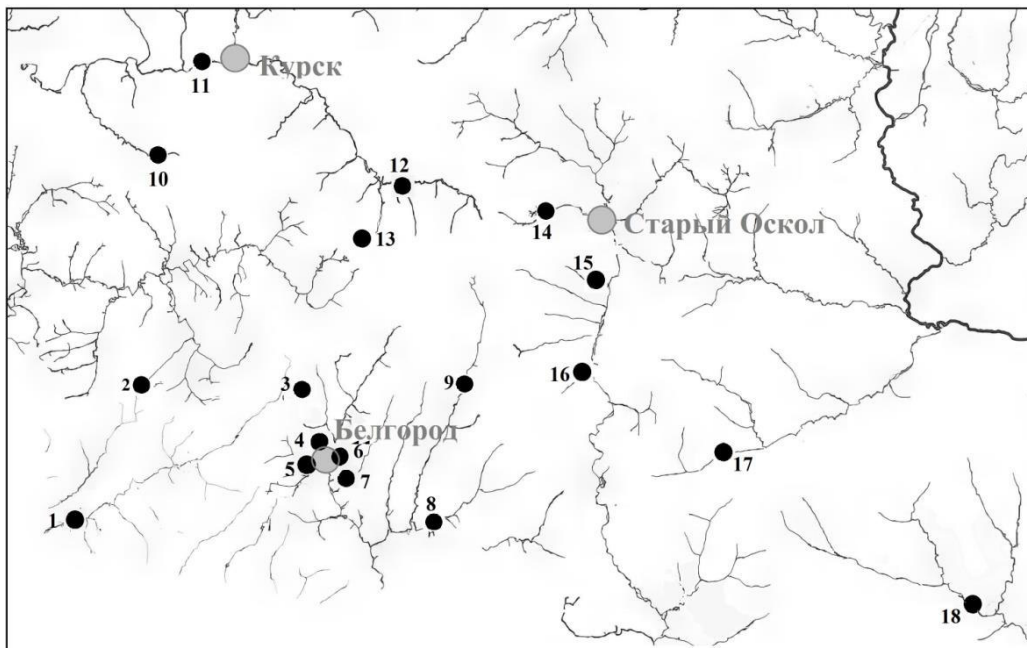


Рисунок 1 – Пункты сбора *Lymnaea stagnalis*. 1 – Ворскла, 2 – Ракита, 3 – Маршалково, 4 – Оскочное, 5 – Везелка, 6 – Северский Донец, 7 – Разумная, 8 – Нежеголь, 9 – Короча, 10 – Реут, 11 – Сейм, 12 – Донецкая Сеймица, 13 – Ржава, 14 – Осколец, 15 – Дубенка, 16 – Оскол, 17 – Тихая Сосна, 18 – Черная Калитва

Материалом для электрофоретического исследования изоферментов послужил гепатопанкреас моллюска. Электрофорез проводили в 10% разделяющем полиакриламидном геле по общепринятым методикам (Gaal et al., 1982; Richardson et al., 1986). Были проанализированы 5 локусов изоферментов (два локуса неспецифических эстераз (EST) и три локуса супероксиддисмутаз (SOD)).

Подготовку образцов и выделение ДНК выполняли с использованием коммерческих наборов «ДНК-ЭКСТРАН 2» (Синтол, Россия). Анализ изменчивости ДНК проводили методом мультиплексной полимеразной цепной реакции. Для проведения амплификации использовали набор «ПЦР-Комплект» (Синтол, Россия). Фрагментный анализ ПЦР-продуктов SSR-маркеров проводили на автоматическом капиллярном ДНК-секвенаторе Нанофор 05 (Синтол, Россия). Анализ размера фрагментов проводился с помощью программного обеспечения GeneMapper R Software v.4.1 (Applied Biosystems, США). Были проанализированы 7 локусов полиморфных SSR-маркеров (2k33, 2k42, A112, A2, EMLS05, EMLS26, EMLS41) (Knott et al., 2003; Besnard et al., 2013).

Статистическую обработку проводили при помощи программного обеспечения PAST v.4.06 (Hammer et al., 2001), GenAlEx v.6.5 (Peakall, Smouse, 2006) и NeEstimator (Do et al., 2014).

Наибольшие размеры раковин были характерны для популяций из пункта №3 «Маршалково» (высота раковины (ВР) $49,17 \pm 0,79$, ширина раковины (ШР) $22,73 \pm 0,41$), представляющего собой закрытый водоем. Наименьшими размерами раковины характеризовались популяции из реки Ворскла (пункт № 1) (ВР $42,01 \pm 0,77$, ШР $20,32 \pm 0,35$) и реки Разумная (пункт № 7) (ВР $41,49 \pm 0,84$, ШР $19,77 \pm 0,47$). В целом, полученные данные демонстрировали высокую дифференциацию исследуемых популяций улиток по конхиологическим признакам. Проведенный однофакторный дисперсионный анализ подтвердил этот вывод. По всем исследуемым параметрам, за исключением числа оборотов нами были зафиксированы статистически значимые отличия ($p < 0,05$). При этом стоит отметить, что по всем используемым параметрам внутригрупповая дисперсия превысила межгрупповую ($p < 0,05$). В целом, в изучаемом районе моллюск обладает широкой внутри- и

межпопуляционной изменчивостью, как по размерным характеристикам, так и по форме раковины, что также подтвердил анализ главных компонент (PCA).

Далее нами был проведен однофакторный непараметрический многомерный дисперсионный анализ (one way perMANOVA) межгрупповой морфологической изменчивости *L. stagnalis*. Между исследуемыми популяциями наблюдали статистически значимые отличия ($p \leq 0,0001$), как с использованием классической, так и геометрической морфометрии. Также при сопоставлении групп популяций, принадлежащих к разным бассейнам рек (Донскому и Днепровскому), анализ показал статистически значимые отличия между ними.

При этом, проведенное попарное сравнение между популяциями разных речных бассейнов с использованием Post-hoc теста для perMANOVA показало, что при использовании геометрической морфометрии все группы имели статистически значимые отличия ($p \leq 0,05$).

Для определения иерархии межпопуляционных различий использовали кластерный анализ (UPGMA). Как при классической морфометрии, так и при геометрической морфометрии популяции разделились на два основных кластера. Однако, стоит отметить, что состав кластеров в обоих случаях существенно отличался, при этом нами не было отмечено каких-либо тенденций, связанных с географическим расстоянием между популяциями или принадлежности к речному бассейну (Snegin et al., 2023)

Отличия в картинах распределения популяций, полученных в ходе кластерного анализа, вероятно, свидетельствуют о различных векторах естественного отбора, определяющих форму и размер раковин. Тем не менее, наблюдаемая нами кластеризация выборок может быть следствием того, что на форму и размер раковин оказывают определенное влияние микробиотопические условия, которые могут быть сходными в географически удаленных пунктах, где векторы естественного отбора обуславливают формирование единой формы раковины и сходных ее размеров. При этом, несмотря на ландшафтную приуроченность, гидрологический режим даже близко расположенных водоемов может сильно различаться, обуславливая гетерогенность среды. Вследствие этого, даже у близко расположенных популяций, в силу их изоляции, появляется генетическая оригинальность, которая сказывается на их конхиометрических показателях. Для оценки данного предположения нами было проведено исследование генетической структуры.

Согласно полученным данным, уровень генетической изменчивости в популяциях прудовика большого находится на довольно высоком уровне. При анализе аллозимной изменчивости в 17 из 18 популяций число полиморфных локусов составило 100%. При анализе с использованием микросателлитных маркеров таких популяций было 12. В обоих случаях в среднем процент полиморфных локусов составлял более 90%.

Наибольшим разнообразием изоферментных локусов отличались популяции восточной части исследуемой территории (пункты № 14–18) Именно в этом регионе наблюдалось максимальные значения индекса Шеннона (I) (0,60–0,66), эффективного числа аллелей (A_e) (1,73–1,87), наблюдаемой и ожидаемой гетерозиготности ($H_o=0,49–0,68$, $H_e=0,42–0,46$). Стоит отметить, что исследуемые популяции по аллозимным маркерам оказались сходными по уровню генетической изменчивости. Средние значения $I=0,54 \pm 0,02$. При этом, во всех популяциях коэффициент инбридинга (F) имел отрицательные значения, что свидетельствует о невысокой частоте близкородственных скрещиваний.

По микросателлитным маркерам наблюдали отличную от изоферментов картину. В целом, генетическое разнообразие было значительно выше, что отчасти может быть связано с вовлечением в анализ большого количества маркеров. Наибольшее генетическое разнообразие было отмечено в популяциях № 1, 6, 7, 11, 18 ($I=1,04–1,20$; $A_e=2,79–3,62$; $H_o=0,43–0,64$; $H_e=0,57–0,62$). Средние значения $I=0,82 \pm 0,04$, значения коэффициента инбридинга во всех популяциях были близки к нулю, исключение составили популяции №15 «Дубенка» ($F=0,32$) и №16 «Оскол» ($F=0,31$).

В отношении генетической гетерогенности популяций результаты также оказались различными. При использовании аллозимных маркеров индекс подразделенности (F_{st}) составил $0,15 \pm 0,03$, а при анализе SSR маркеров $F_{st} = 0,34 \pm 0,02$, что указывает на значительную генетическую дифференциацию исследуемых групп моллюсков. Высокую степень подразделенности подтверждает также наличие частных аллелей в локусах SSR маркеров, которые были отмечены в 6 популяциях (33%). При этом среднее значение уровня потока генов (Nm) составило $0,511 \pm 0,045$ особи за поколение. Известно, что, если показатели Nm меньше 1, то это свидетельствует о недостаточном потоке генов извне для поддержания генетического разнообразия внутри популяций. Важно отметить, что по аллозимным маркерам $Nm = 1,673 \pm 0,361$. Стоит учитывать, что аллозимные и микросателлитные маркеры отражают состояние разных участков генома. Аллозимы так или иначе подвержены давлению естественного отбора. Микросателлиты представляют собой селективно нейтральные локусы, аллельные варианты которых, как правило, не связаны с плодовитостью и жизнеспособностью особей.

Расчет эффективной численности (N_e) был проведен с использованием LD-метода (linkage disequilibrium). Известно, что для предотвращения кратковременной генетической депрессии эффективный размер должен превышать 50, а для поддержания долгосрочного адаптивного потенциала может потребоваться более пятисот особей (Franklin, 1980). В 8 исследуемых популяциях по аллозимным маркерам (45%) и в 13 популяциях по SSR маркерам (72%) значения N_e оказалось более 50. При этом, как по аллозимам, так и по SSR-маркерам значения доверительного интервала эффективной численности в большинстве случаев стремились к бесконечности.

Таким образом, полученные результаты указывают на высокий уровень жизнеспособности популяций прудовика большого, населяющих урбанизированные ландшафты юга Среднерусской возвышенности. Высокий уровень генетической изменчивости и большие значения эффективной численности способствуют формированию адаптаций в меняющихся условиях среды.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

- Atli G., Grosell M. 2016. Characterization and response of antioxidant systems in the tissues of the freshwater pond snail (*Lymnaea stagnalis*) during acute copper exposure. *Aquatic Toxicology*, 176: 38-44.
- Besnard A-L., Bouétard A., Azam D., Coutellec M-A. 2013. Isolation and characterization of three new multiplex sets of microsatellite markers in the hermaphroditic freshwater snail *Lymnaea stagnalis* (Mollusca, Gastropoda, Heterobranchia, Panpulmonata, Hygrophila) using 454-pyrosequencing technology. *Molecular Ecology Resources*, 13: 158-159.
- Bookstein F.L. 1991. *Morphometric tools for landmark data: geometry and biology*. Cambridge Univ. Press, Cambridge, 198 p.
- Degtyar' A.V., Grigor'eva O.I., Tatarintsev R.Yu. 2016. *Ecology of Belogorye in numbers*. Konstanta, Belgorod, 122 p. [In Russian].
- Do C., Waples R.S., Peel D., Macbeth G.M., Tillett B.J., Ovenden J.R. 2014. NeEstimator v2: re-implementation of software for the estimation of contemporary effective population size (N_e) from genetic data. *Molecular ecology resources*, 14(1): 209-214.
- Franklin I.R. 1980. Evolutionary change in small populations. In: Soulé M.E., Wilcox B.M. (Eds). *Conservation Biology: An Evolutionary-Ecological Perspective*, Sinauer, Sunderland: 135-149.
- Gaal Ö., Medgyesi G.A., Vereczkey L. 1980. *Electrophoresis in the separation of biological macromolecules*. John Wiley & Sons, 422 p.
- Hammer Ø., Harper D., Ryan P.D. 2001. *PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis*. *Palaeontologia electronic*, 4: 9.

- Khokhutkin I.M., Vinarski M.V., Grebennikov M.E. 2009. *Mollusks of the Urals and the adjacent territories. The Family Lymnaeidae (Gastropoda, Pulmonata, Lymnaeiformes)*. Goshchitsky, Yekaterinburg, 156 p. [In Russian].
- Knott K.E., Puurtinen M., Kaitala V. 2003. Primers for nine microsatellite loci in the hermaphroditic snail *Lymnaea stagnalis*. *Molecular Ecology Notes*, 3(3):333-335.
- Kopp K.C., Wolff K., Jokela J. 2012. Natural range expansion and human-assisted introduction leave different genetic signatures in a hermaphroditic freshwater snail. *Evolutionary Ecology*, 26:483-498.
- Österling M., Lopes-Lima M., Froufe E., Hadzihalilovic A. H., Arvidsson B. 2020. The genetic diversity and differentiation of mussels with complex life cycles and relations to host fish migratory traits and densities. *Scientific reports*, 10(1): 17435.
- Peakall R., Smouse P.E. 2006. GenA1Ex 6: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research. *Molecular Ecology Notes*, 6(1):288–295.
- Richardson B.J., Baverstock P.R., Adams M. 2012. *Allozyme electrophoresis: a handbook for animal systematics and population studies*. Academic Press, 410 p.
- Rohlf F.J. 2006. *TpsDig2, Digitize Landmarks and Outlines*, version 2.10. Stony Brook, NY: State University of New York.
- Snegin E.A., Yusupov S.R., Yusupova A.Yu. 2023. Assessment of the variability of conchological features of *Lymnaea stagnalis* using classical and geometric morphometry methods. *Ruthenica*. 33(4): 137–147.

ASSESSMENT OF THE POPULATION STRUCTURE OF *LYMNAEA STAGNALIS*
IN THE SOUTH OF THE CENTRAL RUSSIAN UPLANDS UNDER CONDITIONS
OF ANTHROPOGENIC PRESS

S.R. Yusupov, E.A. Snegin
Belgorod State University, Belgorod, Russia
yusupovkrug@mail.ru

Keywords: geometric morphometry, protein electrophoresis, SSR markers, microsatellites, genetic structure.

Abstract: Based on classical and geometric morphometry, as well as isozymes and SSR DNA markers, the population structure of *L. stagnalis* in the south of the Central Russian Upland was studied. The populations were characterized by high intrapopulation and interpopulation variability, both in conchological and genetic characteristics. At the same time, genetic diversity for SSR markers was significantly higher than for allozymes. At the same time, the level of subdivision of populations (F_{st}) by allozymes was 0.15 ± 0.03 , and by SSR markers - 0.34 ± 0.02 , which indicates significant genetic differentiation between groups of snails. Genetic originality is also confirmed by the presence of private alleles, noted in 33% of populations. The calculated values of effective numbers (N_e) indicate a high level of viability of the studied groups of snails.

ОСОБЕННОСТИ ГЕНЕТИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ *CAUCASOTACHEA VINDOBONENSIS* В УСЛОВИЯХ ЮГО-ВОСТОЧНОЙ ГРАНИЦЫ АРЕАЛА

А.Ю. Юсупова, Э.А. Снегин

Белгородский государственный национальный исследовательский университет, Белгород,
Россия
tishchenko_ayu@bsu.edu.ru

Ключевые слова: изоферменты, SSR-маркеры, микросателлиты, периферические популяции.

Фрагментация местообитаний и чрезмерное использование ресурсов снижает генетическое разнообразие экосистем за счет географической изоляции популяций, что приводит к ограничению обмена генами между ними, увеличивает дрейф генов и инбридинговую депрессию (Bijlsma, Loeschke, 2012). Кроме того, сокращение генетического разнообразия ослабляет способность видов адаптироваться к изменениям окружающей среды и увеличивает риск их исчезновения. Особенно уязвимыми в этом отношении являются популяции, находящиеся на границах ареалов видов.

Caucasotachea vindobonensis (Férussac, 1821) (Gastropoda, Helicidae) центрально- и восточноевропейский вид (Pokryszko et al., 2004; Kajtoch et al., 2017). Юг Среднерусской возвышенности, в том числе Белгородская область, является северо-восточным краем его естественного ареала. Стоит отметить, что моллюск *C. vindobonensis* внесен в Красную книгу Белгородской области как уязвимый вид (Red Data book..., 2019).

Сбор материала осуществляли в полевой сезон в 2019–2022 гг. преимущественно на территории юга Среднерусской возвышенности (Рис. 1).

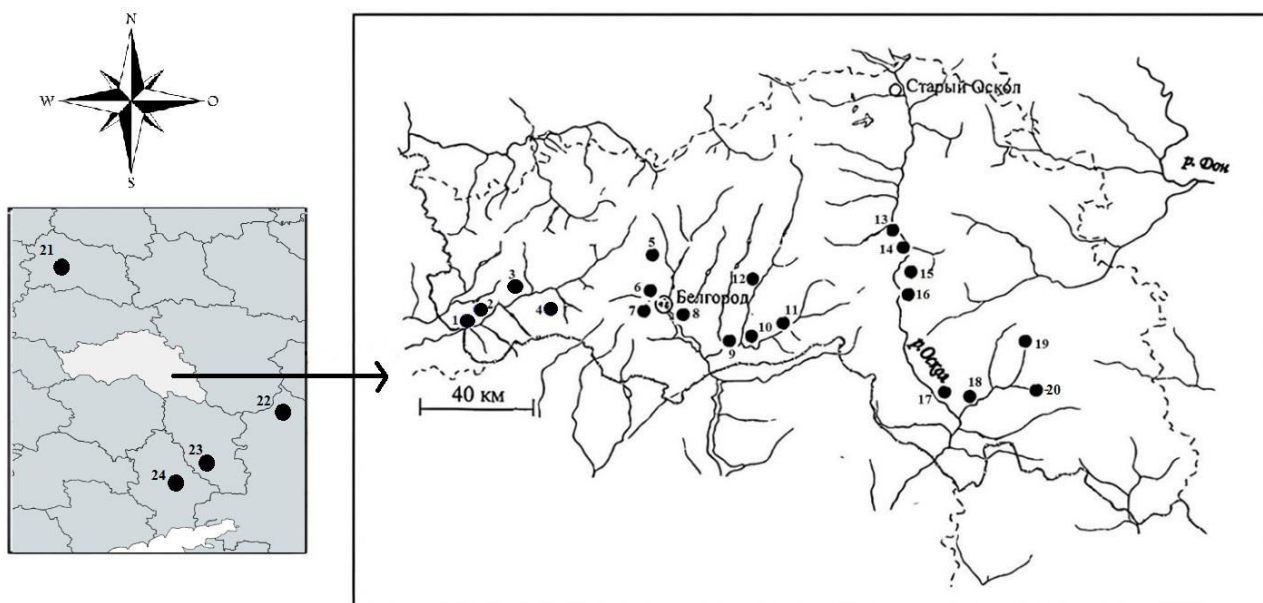


Рисунок 1 – Расположение пунктов сбора *C. vindobonensis*. 1 – Козинка, 2 – Хотмыжск, 3 – Головчино, 4 – Острасьевы яры, 5 – Шопино, 6 – Белгород, Везелка, 7 – Белгород, Магистральная, 8 – Белгород, ЖД, 9 – Маслова Пристань, 10 – Бекарюковский бор, 11 – Нижнее Березово, 12 – Ржевка, 13 – Провал, 14 – Новый Оскол, 15 – Стенки Изгорья, 16 – Макешкино, 17 – Яблоново, 18 – Лучка, 19 – Никитовка, 20 – Вейделевка, 21 – Орел, 22 – Дон, 23 – Кадиевка, 24 – Макеевка

Оценка генетической структуры была проведена с помощью изоферментных маркеров, при использовании которых анализу подвергается кодирующая часть генома, подверженная влиянию факторов естественного отбора, а также с использованием SSR-маркеров, позиционируемых как селективно нейтральные маркеры.

Электрофорез изоферментов проводили в 10% полиакриламидном геле (Gaal et al., 1982; Richardson et. al., 1986). В качестве молекулярных маркеров использовали четыре локуса неспецифических эстераз и один локус малатдегидрогеназы. Наследование указанных локусов идет по кодоминатному типу.

Для анализа изменчивости ДНК популяций *C. vindobonensis* нами было исследовано 8 микросателлитных локусов. Праймеры для них были разработаны в центре геномной селекции НИУ «БелГУ». Выделение ДНК выполняли с использованием коммерческих наборов «ДНК-ЭКСТРАН 2» (Синтол, Россия). Для проведения амплификации использовали набор «ПЦР-Комплект» (Синтол, Россия). Фрагментный анализ ПЦР-продуктов проводили на ДНК-секвенаторе Нанофор 05 (Синтол, Россия). Анализ размера фрагментов проводился с помощью программного обеспечения GeneMapper R Software v.4.1 (Applied Biosystems, США). Статистическую обработку данных проводили при помощи программного обеспечения GenAlEx v.6.5 (Peakall, Smouse, 2006).

Исходя из полученных данных, наибольшим разнообразием по изоферментным маркерам отличались популяции из окрестностей Белгорода (пункты № 5, 6, 8, 9), а также инвазивная популяция «Новый Оскол» (№14). В этих группах наблюдали максимальные значения эффективного числа аллелей ($A_e=1,63-1,88$), индекса Шеннона ($I=0,47-0,63$), а также наблюдаемой и ожидаемой гетерозиготности ($H_o=0,45-0,75$, $H_e=0,32-0,43$). Стоит отметить, что так же как и инвазивные популяции, относительно высоким уровнем разнообразия генофондов характеризовались популяции из малоизмененных исконных мест обитания «Лучка» (№ 18) и «Нижнее Березово» (№ 11), расположенные в бассейнах рек Валуй и Нежеголь соответственно. С учетом того, что другие популяции из этих речных бассейнов характеризовались средним или низким уровнем разнообразия, можно говорить о наличии здесь локальных наиболее благоприятных условий для вида, в которых популяции выступают своеобразными хранителями аллелофонда. Наименьшим разнообразием аллозимных маркеров отличались популяции «Никитовка» (№19), «Провал» (№13) и «Острасьева Яры» (№4), где показатели генетической изменчивости варьировали: $A_e=1,20-1,25$; $I=0,16-0,24$; $H_o=0,15-0,23$; $H_e=0,11-0,15$. Важно отметить, что все эти популяции отличаются относительной изолированностью от других групп. Также относительно низким разнообразием характеризовалась впервые обнаруженная нами популяция «Дон» (№ 22, Ростовская область, Верхнедонской район, окрестности станицы Казанская), являющейся на текущий момент самой восточной группой естественного ареала *C. vindobonensis*.

Наибольшим генетическим разнообразием по микросателлитным маркерам характеризовалась популяция № 24 из окрестностей г. Макеевка Донецкой области ($A_e=2,53$; $I=0,82$, $H_o=0,38$; $H_e=0,40$). Стоит отметить, что по аллозимам данная группа близка к средним по региону значениям изменчивости. Как и в случае аллозимных маркеров относительно высокая изменчивость микросателлитных локусов прослеживается также в популяциях из окрестностей Белгорода (№5–7) ($A_e=1,81-2,45$; $I=0,56-0,81$, $H_o=0,28-0,42$; $H_e=0,36-0,46$). Вероятно, высокое генетическое разнообразие популяций, обитающих на урбанизированных территориях, может представлять ответную реакцию популяций на антропогенный пресс. Самым низким уровнем генетического разнообразия микросателлитов характеризовалась популяция № 18 «Лучка», обитающей в пойме реки Валуй ($A_e=1,21$; $I=0,18$, $H_o=0,11$; $H_e=0,12$). Примечательно, что все исконные популяции долины р. Оскол (популяции № 13–20) характеризовались относительно бедным генофондом.

По уровню инбридинга, в отличие от аллозимных маркеров, где все исследованные популяции, за исключением №10 характеризовались отрицательными значениями, по SSR маркерам были выявлены группы с высокими значениями этого показателя. К ним относятся популяция 5, 6, 15, 24. В целом, по региону исследования уровень инбридинга по

микросателлитам, в отличие от аллозимов, значительно выше. Это также может свидетельствовать о существовании отбора в пользу гетерозигот по аллозимам, что и способствует их более высокой изменчивости по сравнению с микросателлитами.

Как по аллозимам, так и по микросателлитам наблюдали схожие высокие уровни пространственной подразделенности популяций *C. vindobonensis* на территории района исследования: $F_{st}=0,48\pm 0,12$ и $0,47\pm 0,08$ соответственно. О сильной изоляции популяционных генофондов и нарушении панмиксии также говорит и тот факт, что из восьми вовлеченных в анализ SSR маркеров семь имели приватные аллели, которые были обнаружены в 11 изученных популяциях, что составляет 46% от их общего числа. То есть в среднем каждая вторая популяция *C. vindobonensis* оказалась генетически уникальной.

Проведенный регрессионный анализ попарного сравнения зависимости уровня потока генов между популяциями за поколение от географических дистанций между ними (тест Мантеля) не показал какой-либо статистически значимой зависимости между этими параметрами, как по аллозимным маркерам ($R=-0,05$, $p=0,23$), так и по SSR-маркерам ($R=-0,13$, $p=0,05$).

Таким образом, показано, что исследуемые популяции *C. vindobonensis* в целом имеют относительно высокий жизненный потенциал. Инвазивные популяции и популяции, в большинстве своем обитающие в урбанизированных ландшафтах юга Среднерусской возвышенности, характеризуется повышенным генетическим разнообразием. Тем не менее, значительный уровень изоляции популяций на границе ареала вызывает определенную озабоченность, так как увеличение уровня их генетической разобщенности на фоне антропогенной инсуляризации, может привести к негативным последствиям.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

- Bijlsma R., Loeschcke V. 2012. Genetic erosion impedes adaptive responses to stressful environments. *Evolutionary Applications*, 5(2): 117-129.
- Gaal Ö., Medgyesi G.A., Vereczkey L. 1980. *Electrophoresis in the separation of biological macromolecules*. John Wiley & Sons, 422 p.
- Kajtoch L., Davison A., Grindon A., Deli T., Sramko G., Gwardjan M., Kramarenko S., Mierzwa-Szymkowiak D., Ruta R., Scibior R., Toth J.P., Wade C., Kolasa M., Egorov R.V., Fehér Z. 2017. Reconstructed historical distribution and phylogeography unravels non-steppic origin of *Caucasotachea vindobonensis* (Gastropoda: Helicidae). *Organisms Diversity and Evolution*, 17(3): 679-692.
- Peakall R., Smouse P.E. 2006. GenAlEx 6: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research. *Molecular Ecology Notes*, 6(1):288-295.
- Pokryszko B.M., Maltz T.K., Cameron R.A. 2004. *Cepaea vindobonensis* Férussac, 1821 in the Pieniny Mts. *Folia Malacologica*, 12(3): 153-156.
- Red Data Book of the Belgorod Region. Rare and endangered plants, fungi, lichens and animals*. 2019. Belgorod: Belgorod State University, 2-d official edition. 532 p. [In Russian]
- Richardson B.J., Baverstock P.R., Adams M. 2012. *Allozyme electrophoresis: a handbook for animal systematics and population studies*. Academic Press, 410 p.

FEATURES OF THE GENETIC STRUCTURE OF *CAUCASOTACHEA VINDOBONENSIS* IN THE CONDITIONS OF THE SOUTH-EASTERN BORDER OF THE RANGE

A.Yu. Yusupova, E.A. Snegin
Belgorod State University, Belgorod, Russia
tishchenko_ayu@bsu.edu.ru

Keywords: isoenzymes, SSR markers, microsatellites, peripheral populations

Abstract: The genetic structure of the populations of the terrestrial mollusk *Caucasotachea vindobonensis* living in the northeastern border of its natural range was studied using allozyme and SSR markers. It was shown that invasive populations and populations living in urbanized landscapes in the south of the Middle Russian Upland characterized by increased genetic diversity. The inbreeding coefficient in most of the populations studied using allozyme markers had negative values, while populations with a high value of this parameter were noted using SSR markers. At the same time, both based on allozyme markers and on SSR markers, the studied populations of *C. vindobonensis* were characterized by a high level of genetic differentiation.

СТАНОВЛЕНИЕ МАЛАКОФАУНЫ В СИСТЕМЕ КАСПИЙ-ПОНТ В ПОСЛЕДНЮЮ ЛЕДНИКОВУЮ ЭПОХУ

Т.А. Янина
МГУ имени М.В. Ломоносова, Москва, Россия, didacna@mail.ru

Ключевые слова: Каспий, Понт, Маньч, валдайская ледниковая эпоха, малакофауна

Бассейны Понто-Каспия – это система отличающихся природными особенностями и историей палеогеографического развития внутриконтинентальных водоемов – реликтов бассейна Паратетиса. Составная часть системы Понто-Каспий включает Каспийское море (изолированный бассейн), Азово-Черноморский бассейн (имеющий связь с Мировым океаном) и Маньчскую депрессию (периодически пролив между Каспием и Понтом). Для палеогеографического анализа становления малакофауны в бассейнах системы выбрана последняя ледниковая эпоха – валдайская. Основой для анализа послужили материалы автора, полученные за годы многолетних исследований в регионе, а также критический анализ и обобщение опубликованных данных.

Геохронологическая позиция валдайской эпохи, принятая как Международной стратиграфической комиссией, так и Межведомственным стратиграфическим комитетом России, определяется морскими изотопными стадиями МИС 5d - МИС 2, интервалом времени 115-11,7 тыс. л.н. (Head, 2019; Величко, 2012). Согласно принятым региональным схемам для Европейской части России, выделяется ранневалдайское оледенение (МИС 5d-a и МИС 4), средневалдайский мегаинтерстадиал (МИС 3) и поздневалдайское оледенение (МИС 2) (Величко, 2012). Временной интервал, отвечающий МИС 5d-a, длился 40 тыс. лет (115–75 тыс. л.н.). Некоторые исследователи считают, что этот интервал следует выделять в качестве самостоятельного этапа (эоалдая), относя к переходной климатической эпохе. Глубокое продолжительное похолодание, отвечающее стадии МИС 4 (75–60 тыс. л.н.), представляет калининскую стадию валдайского оледенения. Средневалдайская климатическая эпоха (МИС 3) имеет временные границы 60–25 тыс. л.н., включает ряд относительно холодных и теплых фаз; в целом характеризуется общим смягчением континентальности климата (Величко, 2012). Поздневалдайская (осташковская) стадия оледенения сопоставляется со стадией МИС 2 (25–11.7 тыс. л.н.). Максимальное

похолодание климата валдайской ледниковой эпохи датировано интервалом 22–18 тыс. л.н. Начало дегляциации датируется 17–15 тыс. л.н. Позднеледниковье характеризовалось короткопериодными колебаниями климата: ярко выраженными потеплениями Bølling (14.7–14.0 тыс. л.н) и Allerød (13.6–12.9 тыс. л.н), разделенными похолоданием Older Dryas, и значительным похолоданием Younger Dryas 12.9–11.7 тыс. л.н (Величко, 2012).

Временной интервал, отвечающий МИС 5d-a, в Каспии характеризовался гирканской трансгрессивной эпохой. Гирканская фауна описана в северо-западной области Каспия Г.И. Поповым (1983) по материалам бурения. В ее составе *Didacna cristata*, *D. subcatillus*, *D. hyrcana*, *D. umbonata*, *D. parallela*, *D. pontocaspia tanaitica*, *D. zhukovi*, представители родов *Monodacna*, *Adacna*, *Dreissena*. Характерным является присутствие *Corbicula fluminalis*. Аналогичный состав фауны определен нами в керне скважин из Северного Каспия (Янина и др., 2014; Sorokin et al., 2018). Особенность гирканской фауны – совместное нахождение «хвалыноподобной» фауны и редких представителей позднехазарских моллюсков. Бассейн был опреснен. Палиноспектры указывают на некоторое похолодание и увлажнение климата (Янина и др., 2014).

В Понте в течение интервала МИС 5 развивалась карангатская трансгрессия - крупная межледниковая трансгрессия с наивысшими в плейстоцене уровнем (на 6–7 м выше современного) и соленостью (до 28‰). Трансгрессия развивалась двумя стадиями – собственно карангатской и тарханкутской, охарактеризованными фаунистическими комплексами, в составе которых различно содержание стеногалинной и эвригалинной групп моллюсков (Невеская, 1965). Состав карангатской фауны определялся средиземноморскими тирренскими видами, проникшими в Черноморскую котловину через систему проливов при межледниковом повышении уровня моря. Согласно ОСЛ данным, ранняя стадия трансгрессии развивалась в интервале 131–120 тыс. лет назад; поздняя протекала в период 120–100 тыс. лет назад (Курбанов и др., 2019). Начальной стадии валдайской ледниковой эпохи (эовалдаю) отвечала тарханкутская стадия. Она охарактеризована фаунистическим комплексом, в составе которого средиземноморская малакофауна обедненного видового состава (преимущественно эвригалинные виды) с господством *Cerastoderma glaucum* и *Abra ovata*. Бассейн находился внутри контуров современного Черного моря. Его соленость, очевидно, не превышала 14–15‰. Яркая особенность бассейна – распространение в нем каспийских видов *Didacna cristata*, *D. subcatillus*, *D. ex gr. protracta*, расселившихся на ограниченных участках (Янина и др., 2023). Присутствие представителей гирканского бассейна в Понте свидетельствует о стоке каспийских вод по Манычу в эту эпоху. Наши исследования в Манычской депрессии реконструируют гирканский пролив, в водах которого расселились *Didacna cristata*, *D. parallela*, *D. subcatillus*, *Monodacna caspia*, *Dreissena polymorpha*. Гирканский пролив, согласно обитавшей в нем малакофауне, имел соленость 8–10‰. ОСЛ датирование гирканских отложений в центральной части Манычской депрессии дало их возраст около 100 тыс. л.н. (Курбанов и др., 2018).

В калининскую ледниковую стадию (МИС 4) Каспий регрессировал до -100 м (Yanina et al., 2021). Ательские континентальные осадки широко развиты в Северном Прикаспии, они часто глубокими клиньями вторгаются в нижележащие осадки. Эти клинья и морозобойные трещины являются ярким свидетельством суровых климатических условий и распространения многолетней мерзлоты. В толще каспийских отложений в Северном Каспии ательская регрессия выражена палеодепрессиями и врезами, органические остатки в которых соответствуют озерным и водно-болотным условиям пресноводных водоемов. Палинологические материалы свидетельствуют о разнообразии ландшафтных обстановок в Северном Прикаспии: от лесных с преобладанием хвойных пород до перигляциальных лесостепных и тундро-лесостепных. Возрастные определения регрессивного события относят его к интервалу МИС 4 – МИС 3 (первая половина) (Yanina et al., 2021). В Понте также реконструирована регрессия на уровне -80 – -100 м (Федоров, 1978). В долине Маныча существовало Буртасское озеро (Попов, 1983). Бассейны системы были изолированными.

Во вторую половину межстадиального потепления МИС 3 в Каспии началась хвалынская трансгрессия, ее «палеохвалынская» стадия (Yanina et al., 2018). В Северном Каспии в составе дидакн распространились многочисленные *Didacna subcatillus*, *Didacna zhukovi*, *D. parallela*, появившиеся в гирканском бассейне. Многочисленные радиоуглеродные датировки показали интервал ее развития от 37 тыс. л.н. до LGM (последний ледниковый максимум), МИС 2 (Bezrodnykh et al., 2015). В Понте развивалась сурожская трансгрессия, уровень которой не превышал -25 – -20 м (Попов, 1983). Осадки этого трансгрессивного бассейна обнаружены на шельфе современного Черного моря (Безродных и др., 2019). В составе малакофауны самые эвригалинные средиземноморские виды и редкие каспийские моллюски. Исследования в Мраморном море показывают, что поступления морских вод в Черноморскую котловину не было (Krijgsman et al., 2019). Не реконструировано и функционирование Манычского пролива. Очевидно, в сурожском бассейне состав моллюсков определялся видами, пережившими посткарангатскую регрессивную эпоху. Время его существования оценивается в 40–25 тыс. лет назад.

В LGM (МИС 2) Каспий регрессировал (Yanina et al., 2018), уровень регрессии пока не установлен. В Понте также реконструирована регрессия (новоэвксинская), уровень которой оценивается в -100 – -110 м (Федоров, 1978). Большинство исследователей предполагается полная изоляция озерного новоэвксинского бассейна. Это был сильно опресненный водоем, заселенный малакофауной, в составе которой пресноводные (*Viviparus duboisianus*, *Lithoglyphus naticoides*, *Valvata piscinalis* и др.) и солоноватоводные (*Monodacna*) виды; господствовали дрейссены. Бассейны системы были изолированными.

В эпоху деградации поздневалдайской (осташковской) стадии оледенения в Каспии развивалась раннехвалынская трансгрессивная стадия с повышением уровня до 48–50 м. В долине Волги существовал протяженный (около 500 км) эстуарий. Бассейн заселила сравнительно бедная фауна. Это преимущественно *Didacna parallela*, *D. protracta* и *D. ebersini*, в составе фауны нет крассоидных дидакн. Наряду с дидакнами многочисленны *Monodacna caspia*, *Hypansis plicata*, *Adacna laeviuscula*, *Ad. vitrea*, *Dreissena polymorpha*, *Dr. rostriformis*, каспийские гастроподы. Отличает хвалынскую фауну в целом в основном тонкостворчатость раковин и преобладание среди них мелких форм. Соленость оценивается в 11–12‰ на основной акватории раннехвалынского Каспия; в волжском эстуарии – 5–0.5‰ (Янина, 2012). По палинологическим данным в Нижнем Поволжье существовали перигляциальные ландшафты (Bolikhovskaya, Makshaev, 2020).

По достижении уровнем своего максимума состоялось открытие пролива. Об этом свидетельствуют геоморфологическое строение Манычской депрессии, а также палеонтологическое содержание ее отложений (Попов, 1983; Свиточ и др., 2010; Янина, 2012). Первый этап развития пролива был эрозионный. Воды раннехвалынского бассейна, достигшего уровня Манычского порога, проложили себе путь к Черноморской котловине в буртасских озерных отложениях и перекрывающих их субэвральных осадках. Об этом этапе развития пролива свидетельствуют сохранившиеся в наши дни ложбины стока и грядовый рельеф Манычской долины (Свиточ и др., 2010). Этому этапу отвечают абескунские осадки, содержащие раннехвалынский вид *Didacna ebersini* (Попов, 1983). Этап датируется временем 17–16 тыс. л.н. на основании результатов радиоуглеродного датирования (Янина, 2012). Второй этап развития пролива, очевидно, был аккумулятивный, отложивший тонкие осадки между грядами и сформировавший террасу на высоте 22–25 м. Среди моллюсков встречаются *Didacna ebersini*, *D. protracta*, *D. subcatillus*. Геологическое строение разрезов указывает на ингрессионный тип пролива. Пролив такого типа мог возникнуть при трансгрессивной стадии раннехвалынского бассейна до отметок около 22 м. Строение осадочной толщи и содержащиеся в ней сообщества моллюсков указывают на однонаправленную миграцию малакофауны из Каспия в новоэвксинский бассейн Понта (Янина, 2012). Этап в развитии пролива датируется временем 14.8–14.3 тыс. лет назад (Свиточ и др., 2010). Это была последняя в плейстоцене эпоха существования пролива.

После короткой енотаевской регрессии в Каспии развивалась позднехвалынская трансгрессивная стадия, в период своего максимального развития имевшая уровень около 0 м. Состав малакофауны в бассейне мало отличался от раннехвалынского, но в нем господствовали *Didacna praetrigonoides*, в раннехвалынском бассейне занимавшие лишь незначительные биотопы. Соленость оценивается в 10–12‰ (Янина, 2012). Обилие моллюсков в бассейне, их более крупные и массивные раковины объясняются более высокой температурой воды (по сравнению с раннехвалынским бассейном). Данные спорово-пыльцевого анализа (Абрамова, 1972) свидетельствуют об общем потеплении в регионе.

В Понте новоэвксинский бассейн стал трансгрессировать, его уровень поднялся примерно до -30 м. Бассейн был заселен солоноватоводной фауной, большую часть моллюсков составляли виды родов *Monodacna*, *Adacna*, *Dreissena*. Характерно полное отсутствие эвригалинных средиземноморских видов (Невесская, 1965). Отмечены редкие раковины раннехвалынского вида *Didacna ebersini* (Федоров, 1978).

Можно заключить, что палеогеографические события в системе Каспий-Понт в последнюю (валдайскую) ледниковую эпоху были тесно связаны с глобальными изменениями климата. В переходный к ледниковому период (МИС 5d-a) в Каспии климатические условия были благоприятны для увеличения положительной составляющей водного баланса, что явилось причиной его трансгрессивного развития (гирканская трансгрессия). Сток по Манычу в Понт и открытие пролива были вызваны не только повышением уровня бассейна, но и превышением им высоты Манычского порога. Карангатская трансгрессия в Черноморском бассейне была вызвана влиянием вод Средиземного моря. В этот период уровень Средиземного моря был неустойчив: дважды (МИС 5d и 5b) его трансгрессивное развитие прерывалось снижением уровня ниже порога пролива Дарданеллы. Эти события имели отклик в Мраморном море, где развивались две стадии морской трансгрессии. Уровень одной из них (МИС 5c) превысил порог Босфора, вызвав повышение уровня в Черноморском бассейне.

В максимальные фазы ледниковой эпохи (МИС 4 и МИС 2) бассейны системы находились в регрессивном состоянии. Проливы не функционировали. Но если морские бассейны, связанные с Мировым океаном, регрессировали вслед за ним, то в Каспии регрессии были вызваны отрицательным водным балансом в условиях ледникового климата. Межстадиальное потепление (МИС 3) отразилось в бассейнах системы незначительным (на отрицательных отметках) подъемом уровня, обусловленным состоянием их водного баланса. Эпоха деградации последнего оледенения (МИС 2) и переходный этап к голоценовой межледниковой эпохе привели к разномасштабному подъему уровня в бассейнах, прерывавшемуся в холодные климатические фазы (ранний, средний и поздний дриас). Наивысший подъем уровня, обусловленный значительным повышением его приходной составляющей, был в Каспии. Его максимальная высота зависела также от высоты порога Маныча. По ее достижению начался сток каспийских вод в Понт, находившийся на отрицательных отметках. Этапов стока было два. Сток каспийских вод в Понт вызвал в нем подъем уровня и сброс вод по проливу в Мраморное море, и даже в Средиземное, образовав, таким образом, систему сточных озерных бассейнов. Морской режим в Понте развился уже в голоцене, в эпоху межледниковой трансгрессии Мирового океана. Каспий продолжил свое развитие как озерный бассейн, чутко реагируя на изменения климата. Биоразнообразие малакофауны в системе Каспий-Понт неразрывно связано с историей развития бассейнов.

В изолированном Каспии состав малакофауны определялся основными факторами: степенью унаследованности от малакофауны предшествующего бассейна (что, в свою очередь, зависело от глубины и продолжительности регрессивного этапа между ними), соленостью и температурой водной среды, привнесом с речным стоком пресноводной фауны. В Понте, имевшем связь с Океаном, видовое разнообразие определялось составом малакофауны, мигрировавшей в него с морскими водами из Средиземного моря, а также влиянием каспийских инвазивных видов, проникших в Понт с каспийскими водами через Манычский пролив. В Каспии формирование состава малакофауны носило преимущественно

эволюционный, в Понте - миграционный характер.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

- Абрамова Т.А. 1972. Результаты палеоботанического изучения четвертичных отложений западного побережья Каспийского моря. В кн: *Комплексные исследования Каспийского моря*. Вып. 3. МГУ, Москва: 134-146.
- Безродных Ю.П., Романюк Б.Ф., Сорокин В.М., Янина Т.А. 2019. Стратиграфия верхнечетвертичных отложений участка Таманского шельфа. В сб.: *Геология морей и океанов. Материалы XXIII Международной научной конференции (Школы) по морской геологии*. Том 1. ГЕОС, Москва: 29-33.
- Величко А.А. 2012. *Эволюционная география: проблемы и решения*. ГЕОС, Москва: 563с.
- Курбанов Р.Н., Янина Т.А., Мюррей Э.С., Борисова О.К. 2018. Гирканский этап в позднеплейстоценовой истории Манычской депрессии. *Вестник Московского университета. Серия 5: География* (3): 77-88.
- Курбанов Р.Н., Янина Т.А., Мюррей А.С., Семиколенных Д.В., Свистунов М.И., Штыркова Е.И. 2019. Возраст карангатской трансгрессии (поздний плейстоцен) Черного моря. *Вестник Московского университета. Серия 5: География* (6): 29-39.
- Невесская Л.А. 1965. *Позднечетвертичные двустворчатые моллюски Черного моря, их систематика и экология*. АН СССР, Москва: 392 с.
- Попов Г.И. 1983. *Плейстоцен Черноморско-Каспийских проливов*. Наука, Москва: 216с.
- Свиточ А.А., Янина Т.А., Новикова Н.Г., Соболев В.М., Хоменко А.А. 2010. *Плейстоцен Маныча (вопросы строения и развития)*. МГУ, Москва: 136 с.
- Федоров П.В. 1978. *Плейстоцен Понто-Каспия*. Наука, Москва: 165 с.
- Янина Т.А. 2012. *Неоплейстоцен Понто-Каспия: биостратиграфия, палеогеография, корреляция*. Изд-во Моск. ун-та, Москва: 264 с.
- Янина Т.А., Сорокин В.М., Безродных Ю.П., Романюк Б.Ф. 2014. Гирканский этап в плейстоценовой истории Каспийского моря. *Вестник Московского университета. Серия 5: География*. (3): 3-9.
- Янина Т.А., Сорокин В.М., Семиколенных Д.В. 2023. Каспийские моллюски в карангатском бассейне Черного моря. *Вестник Московского университета. Серия 5: География*. (3): 20-26.
- Bezrodnykh Yu.P., Deliya S.V., Romanyuk B.F., Sorokin V.M., Yanina T.A. 2015. New data on the Upper Quaternary stratigraphy of the North Caspian Sea. *Doklady Earth Sciences*, 462(1): 479-483.
- Bolikhovskaya N.S., Makshaev R.R. 2020. The Early khvalynian stage in the Caspian Sea evolution: pollen records, palynofloras and reconstructions of paleoenvironments. *Quaternary International*, 540: 10–21.
- Head M.J. 2019. Formal subdivision of the Quaternary System/Period: Present status and future directions. *Quaternary International* (500): 32-51.
- Krijgsman W., Tesakov A., Yanina T., Lazarev S., Danukalova G., Van Baak C.G.C, Agusti J., Alcicek M.C., Aliyeva E., Bista D., Bruch A., Buyukmeric Y., Bukhsianidze M., Flecker R., Frolov P., Hoyle T.M., Jorissen E.L., Kirscher U., Koriche S.A., Kroonenberg S.B., Lordkipanidze D., Oms O., Rausch L., Singarayer J., Stoica M., van de Velde S., Titov V.V., Wesselingh F.P. 2019. Quaternary time scales for the Pontocaspian domain: interbasinal connectivity and faunal evolution. *Earth-Science Reviews* (188): 1-40.
- Sorokin V.M., Yanina T.A., Bezrodnykh Yu.P., Romanyuk B.F. 2018. Identification and age of submarine Girkanian sediment beds (upper Pleistocene) in the Caspian Sea. *Quaternary International*. (465A): 152-157.
- Yanina T.A., Bolikhovskaya N.S., Sorokin V.M., Romanyuk B.F., Berdnikova A.A., Tkach N.T. 2021. Paleogeography of the Atelian regression in the Caspian Sea (based on drilling data). *Quaternary International*. (590): 73-84.

Yanina T., Sorokin V., Bezrodnykh Yu., Romanyuk B. 2018. Late Pleistocene climatic events reflected in the Caspian Sea geological history (based on drilling data). *Quaternary International*. (465 A): 130-141.

ESTABLISHMENT OF MALACOPHAUNA IN THE CASPIAN-PONT SYSTEM
DURING THE LAST ICE AGE

T.A. Yanina

Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia didacna@mail.ru

Keywords: Caspian, Black Sea, Manych, Valdai Ice Age, Malacofauna

Abstract: Paleogeographic events in the Caspian-Pont system during the last (Valdai) ice age were closely related to global climate change. The biodiversity of malacofauna in the System is inextricably linked with the history of the development of basins. In the isolated Caspian Sea, the composition of the malacofauna was determined by the main factors: the degree of inheritance from the malacofauna of the previous basin, salinity and temperature of the aquatic environment, freshwater fauna introduced with river flow. In the Black Sea, connected to the ocean, species diversity was determined by the composition of malacofauna, which migrated into it from the Mediterranean Sea, as well as the influence of Caspian invasive species, entered Pont with Caspian waters through the Strait of Manych. In the Caspian Sea, the formation of the composition of malacofauna was mainly evolutionary nature, in the Pont – the migratory nature.

СОДЕРЖАНИЕ

Андреева С.И., Гребенников М.Е., Застольская Л.И. МОЛЛЮСКИ СЕМЕЙСТВА VITHYNIIDAE (GASTROPODA, CAENO-GASTROPODA) БАСЕЙНА РЕКИ ЧУСОВОЙ (СРЕДНЕЕ ТЕЧЕНИЕ)	4
Андреева С.И., Старостина О.Ю., Свердлова А.В., Рязанова Т.С., Каримов А.В. МОЛЛЮСКИ СЕМЕЙСТВА VITHYNIIDAE: ВИДОВОЕ РАЗНООБРАЗИЕ И ЗАРАЖЕННОСТЬ ВОЗБУДИТЕЛЕМ ОПИСТОРХОЗА НА ОТДЕЛЬНЫХ ТЕРРИТОРИЯХ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ	9
Бабушкин Е.С., Винарский М.В. ТЕСТИРОВАНИЕ СУЩЕСТВУЮЩИХ КЛАССИФИКАЦИЙ ВОДНЫХ ОБЪЕКТОВ И ПОДХОДЫ К СОЗДАНИЮ ТИПОЛОГИИ НА ОСНОВЕ СОСТАВА МАЛАКОЦЕНОЗОВ БАСЕЙНА РЕКИ БОЛЬШОЙ ЮГАН (СРЕДНЕЕ ПРИОБЬЕ)	13
Белов Д.А., Кременецкая А.В., Крылова Е.М. ГЕНЕТИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ПОПУЛЯЦИЙ ХЕМОСИМБИОТРОФНОГО ДВУСТВОРЧАТОГО МОЛЛЮСКА <i>CALYPTOGENA PACIFICA</i> (VESICOMYIDAE) ВОССТАНОВИТЕЛЬНЫХ БИОТОПОВ БЕРИНГОВА МОРЯ ПО ДАННЫМ ОБ ИЗМЕНЧИВОСТИ COI И ND4	19
Беспалая Ю.В., Аксёнова О.В., Аксёнов А.С., Соколова С.Е., Кропотин А.В., Травина О.В., Хребтова И.С., Кондаков А.В., Елисеева Т.А., Зубрий Н.А., Буторина Е.В. ФАУНА ПРЭСНОВОДНЫХ МОЛЛЮСКОВ ОСТРОВА БЕРИНГА (КОМАНДОРСКИЕ ОСТРОВА, КАМЧАТСКИЙ КРАЙ, РОССИЯ)	23
Беспалая Ю.В., Винарский М.В., Аксёнова О.В., Бабушкин Е.С., Гофаров М.Ю., Кондаков А.В., Коноплева Е.С., Кропотин А.В., Овчанкова Н.Б., Палатов Д.М., Соколова С.Е., Шевченко А.Р., Травина О.В., Болотов И.Н. ФИЛОГЕНИЯ, СИСТЕМАТИКА И БИОГЕОГРАФИЯ ПОДСЕМЕЙСТВА SPHAERIINAE (BIVALVIA: SPHAERIIDAE)	25
Борисова Д.С., Лисицкая Е.В., Рябушко В.И. ДИНАМИКА ПЛОТНОСТИ ЛИЧИНОК BIVALVIA У ЧЕРНОМОРСКОГО ПОБЕРЕЖЬЯ КРЫМА В 2023–2024 ГГ.	28
Вайнутис К.С., Богатов В.В. ЛИЧИНКИ ГОРЧАКОПОДОБНЫХ КАРПОВЫХ КАК ПАРАЗИТЫ ЖАБЕР МОЛЛЮСКОВ <i>NODULARIA DOUGLASIAE</i> (GRAY, 1833) НА ЮГЕ ПРИМОРСКОГО КРАЯ	34
Винарский М.В. ТРИ ВЕКА РОССИЙСКОЙ МАЛАКОЛОГИИ (К 300-ЛЕТИЮ РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК)	38
Вихрев И.В., Болотов И.Н., Гофаров М.Ю., Кондаков А.В., Коноплева Е.С., Крюк Д.В. МОДЕЛИРОВАНИЕ КЛИМАТИЧЕСКОЙ НИШИ ИНВАЗИОННЫХ ПОПУЛЯЦИЙ КИТАЙСКОЙ БЕЗЗУБКИ В ЕВРОПЕ В УСЛОВИЯХ СЦЕНАРИЕВ ИЗМЕНЕНИЯ КЛИМАТА	43
Гусев А.А., Семенова А.С., Дмитриева О.А., Рудинская Л.В. СТРУКТУРА И ДИНАМИКА ПЛАНКТОННЫХ И БЕНТОСНЫХ СООБЩЕСТВ В ВИСЛИНСКОМ ЗАЛИВЕ БАЛТИЙСКОГО МОРЯ ПОСЛЕ ИНВАЗИИ ДВУСТВОРЧАТОГО МОЛЛЮСКА <i>RANGIA CUNEATA</i>	47
Дгебуадзе П.Ю. РАЗНООБРАЗИЕ ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ У БРЮХОНОГИХ МОЛЛЮСКОВ ПРИ ОСВОЕНИИ НОВЫХ МЕСТООБИТАНИЙ	52
Звонарева С.С. ОТ МАКРОЭВОЛЮЦИИ К ФЕНОТИПИЧЕСКОЙ ПЛАСТИЧНОСТИ: ИССЛЕДОВАНИЕ СИМБИОНТОВ ВОСЬМИЛУЧЕВЫХ КОРАЛЛОВ – БРЮХОНОГИХ МОЛЛЮСКОВ СЕМЕЙСТВА OVULIDAE	56
Золотова А.О., Катугин О.Н. МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ И ВИДОВАЯ ИДЕНТИФИКАЦИЯ КАЛЬМАРОВ СЕМЕЙСТВА GONATIDAE (TEUTHIDA, CEPHALOPODA)	60

Иззатуллаев З.И., Боймуродов Х.Т., Олимова Д.А., Иззатуллаев Х.З. ДВУСТВОРЧАТЫЕ МОЛЛЮСКИ (MOLLUSCA, BIVALVIA) ИНДИКАТОРЫ РАЗНОТИПНЫХ ВОДОЁМОВ И ВОДОТОКОВ РЕЧНЫХ БАССЕЙНОВ УЗБЕКИСТАНА	65
Кияшко П.В. ОСОБЕННОСТИ ПОЛОВОЙ СИСТЕМЫ МОЛЛЮСКОВ РОДА <i>BERTIA ANCEY</i> , 1887 (EURYMONATA: DYAKIIDAE): НОВЫЕ ДАННЫЕ К СТРЕЛЬБЕ ШПРИЦЕПОДОБНЫМИ ЛЮБОВНЫМИ СТРЕЛАМИ	66
Ковалева М.А. СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ И МНОГОЛЕТНЯЯ ДИНАМИКА ПОСЕЛЕНИЯ МИДИИ И МИТИЛЯСТЕРА НА СКАЛАХ КАРАДАГА (ЧЕРНОЕ МОРЕ, КРЫМ)	71
Коваленкова М.В., Ситникова Т.Я., Щербаков Д.Ю. ГЕНЕТИЧЕСКИЕ И МОРФОМЕТРИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ <i>EUGLESA CASERTANA</i> (POLI, 1791) ИЗ ОЗЕРА БАЙКАЛ	74
Комарова Е.В., Стойко Т.Г., Комаров А.А. МОЛЛЮСКИ ОЗЕРА ГОРЕЛОЕ В ПОЙМЕ Р. СТАРАЯ СУРА (Г. ПЕНЗА)	78
Коноплева Е.С., Вихрев И.В., Челпановская О.А., Дворянкин Г.А., Футоран П.А. РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ ПОПУЛЯЦИЙ ЖЕМЧУЖНИЦЫ ЕВРОПЕЙСКОЙ <i>MARGARITIFERA MARGARITIFERA</i> НА ОНЕЖСКОМ ПОЛУОСТРОВЕ	83
Крылова Е.М. МОРФО-ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ АДАПТАЦИИ ДВУСТВОРЧАТЫХ МОЛЛЮСКОВ К ХЕМОСИМБИОТИЧЕСКОМУ ОБРАЗУ ЖИЗНИ	88
Крюк Д.В. ВЛИЯНИЕ ИНВАЗИИ <i>DREISSENA POLYMORPHA</i> (PALLAS, 1771) НА НАТИВНЫЕ ВИДЫ МОЛЛЮСКОВ СЕМ. UNIONIDAE В НАРОЧАНСКИХ ОЗЁРАХ (РЕСПУБЛИКА БЕЛАРУСЬ)	93
Кузменкин Д.В. РАСПРОСТРАНЕНИЕ И ОСОБЕННОСТИ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ РЕЧНОЙ ЧАШЕЧКИ (<i>ANCYLUS FLUVIATILIS</i> O.F. MÜLLER, 1774) В ВОДОТОКАХ СЕВЕРО-ЗАПАДНОГО АЛТАЯ	97
Кузнецова Т.В., Манвелова А.Б. СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ИНДЕКСОВ СОСТОЯНИЯ МОЛЛЮСКОВ КАК ПОКАЗАТЕЛЬ КАЧЕСТВА ПОВЕРХНОСТНЫХ ВОД СТОРОВ РЕКИ ЛУГИ	102
Лугаенко К.А. 30 ЛЕТ ДАЛЬНЕВОСТОЧНОМУ МАЛАКОЛОГИЧЕСКОМУ ОБЩЕСТВУ: ИСТОРИЯ И ПЕРСПЕКТИВЫ РАЗВИТИЯ	108
Макаров М.В. СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ И МЕЖГОДОВЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ В ТАКСОЦЕНЕ GASTROPODA ПРИБРЕЖНОЙ АКВАТОРИИ БУХТЫ ЛАСПИ (ЧЕРНОЕ МОРЕ, КРЫМ)	112
Манафов А.А. МОЛЛЮСКИ <i>MELANOPSIS PRAEMORSA</i> (L., 1758) КАК ПРОМЕЖУТОЧНЫЙ ХОЗЯИН ТРЕМАТОД В ВОДОЕМАХ АЗЕРБАЙДЖАНА	116
Нехаев И.О., Ишаева А.А., Винарский М.В., Бабушкин Е.С. ПРЭСНОВОДНЫЕ МОЛЛЮСКИ КАЗАХСТАНА: ПРЕДВАРИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ТАКСОНОМИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ	121
Нехаев И.О., Чабан Е.М., Зимина О.Л., Румянцева З.Ю., Ишаева А.А., Сиренко Б.И. ОЦЕНКА РАЗНООБРАЗИЯ МОРСКИХ РАКОВИННЫХ БРЮХОНОГИХ МОЛЛЮСКОВ В МОРЯХ ВОСТОЧНОЙ АРКТИКИ	124
Носкович А.Э. ОСОБЕННОСТИ РАЗМНОЖЕНИЯ ПОСЕЛЕНИЙ ДВУСТВОРЧАТОГО МОЛЛЮСКА <i>MASOMA CALSAREA</i> (GMELIN, 1791) В ЗАЛИВЕ ГРЕН-ФЬОРД (ШПИЦБЕРГЕН) И У ПОБЕРЕЖЬЯ АРХИПЕЛАГА НОВАЯ ЗЕМЛЯ	127
Овчанкова Н.Б., Назаров Г. МОЛЛЮСКИ ПОЗДНЕГО ГОЛОЦЕНА В ОТЛОЖЕНИЯХ ДОЛИНЫ Р. СЫРКИ (ПЕРМСКОЕ ПРИКАМЬЕ)	131
Рижинашвили А.Л. БИОЛОГИЧЕСКИЙ СМЫСЛ ПАРАМЕТРОВ УРАВНЕНИЙ ЛИНЕЙНОГО (МОДЕЛЬ БЕРТАЛАНФИ) И АЛЛОМЕТРИЧЕСКОГО РОСТА РАКОВИНЫ BIVALVIA	136

Рыкусов В.В. ОЦЕНКА СОСТОЯНИЯ ПОПУЛЯЦИИ ПРЭСНОВОДНОЙ ЖЕМЧУЖНИЦЫ (<i>MARGARITIFERA MARGARITIFERA</i>) НА Р. КАЗАНКЕ В 1930 Г.: ЭКСПЕДИЦИОННЫЕ НАБЛЮДЕНИЯ П. СИМОНОВА	138
Сафонова Л.А., Кременецкая А.В., Крылова Е.М. УЛЬТРААБИССАЛЬНЫЕ ХИЩНЫЕ МОЛЛЮСКИ РОДА <i>ANGUSTEBRANCHIA</i> (BIVALVIA: ANOMALODESMATA: LYONSIELLIDAE): MORFOЛОГИЧЕСКИЕ И МОЛЕКУЛЯРНЫЕ ДАННЫЕ	141
Ситникова Т.Я., Тетерина В.И., Коваленкова М.В., Максимова Н.В., Перетолчина Т.Е., Кияшко С.И., Широкая А.А., Кирильчик С.В., Кучер К.М. ЗАГАДКИ ВИДООБРАЗОВАНИЯ ЭНДЕМИЧНЫХ ГАСТРОПОД ОЗ. БАЙКАЛ	145
Сладкова С.В., Холодкевич С.В. МЕТОД ОЦЕНКИ ЭФФЕКТИВНОСТИ КАРДИОРЕСПИРАТОРНОЙ СИСТЕМЫ ДВУСТВОРЧАТЫХ МОЛЛЮСКОВ	150
Снегин Э.А., Снегина Е.А. ИСПОЛЬЗОВАНИЕ <i>FRUTICICOLA FRUTICUM</i> В КАЧЕСТВЕ ИНДИКАТОРА АНТРОПОГЕННОГО ВОЗДЕЙСТВИЯ (ПРОБЛЕМЫ И ПЕРСПЕКТИВЫ)	154
Солдатенко Е.В., Широкая А.А., Петров А.А. К ПОНИМАНИЮ ОРГАНИЗАЦИИ МОЛЛЮСКОВ СЕМЕЙСТВА ACROLOXIDAE (GASTROPODA: PANPULMONATA): КОНФОКАЛЬНАЯ МИКРОСКОПИЯ ПРОТИВ СВЕТОВОЙ ОПТИКИ	159
Солдатенко Е.В., Петров А.А., Шатров А.Б., Ситникова Т.Я. MORFOЛОГИЯ СПЕРМАТОЗОИДОВ МОЛЛЮСКОВ РОДА <i>CHOANOMPHALUS</i> (HYGROPHILA: PLANORBIDAE).	163
Сычев А.А., Снегин Э.А. ХАРАКТЕРИСТИКА ПЕРВЫХ МИКРОСАТЕЛЛИТНЫХ МАРКЕРОВ СТЕПНОГО МОЛЛЮСКА <i>HELICOPSIS</i> SP. (GASTROPODA; PULMONATA)	165
Тагирова Э.Н., Снеговая Н.Ю. К ИЗУЧЕНИЮ ПРЭСНОВОДНЫХ МОЛЛЮСКОВ АЗЕРБАЙДЖАНА	169
Травина О.В., Беспалая Ю.В., Кондаков А.В., Вихрев И.В., Аксёнова О.В., Аксёнов А.С., Кропотин А.В., Хребтова И.С., Соколова С.Е., Шевченко А.Р., Соболева А.А., Колосова Ю.С. ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ЕВРОПЕЙСКИХ ПОПУЛЯЦИЙ <i>DREISSENA POLYMORPHA</i> (PALLAS, 1771)	172
Холмогорова Н.В., Бигбаева А.С. НАКОПЛЕНИЕ МИКРОПЛАСТИКА В ДВУСТВОРЧАТЫХ МОЛЛЮСКАХ СЕМЕЙСТВА UNIONIDAE ВОДНЫХ ОБЪЕКТОВ УДМУРТИИ	176
Хорошутина О.А., Лищенко Ф.В. МИКРОСТРУКТУРА СТАТОЛИТОВ БРЮХОНОГИХ МОЛЛЮСКОВ Р. <i>BUCCINUM</i> : ПРИМЕНЕНИЕ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВОЗРАСТА	179
Чабан Е.М., Екимова И.А., Чернышев А.В. АРЕАЛЫ И MORFOЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ЗАДНЕЖАБЕРНЫХ МОЛЛЮСКОВ СЕМЕЙСТВА AGLAJIDAE (GASTROPODA: HETEROBRANCHIA) МОРЕЙ РОССИИ	183
Челпановская О.А., Кондаков А.В., Вихрев И.В. ТАКСОНОМИЧЕСКАЯ РЕВИЗИЯ КРИПТИЧЕСКИХ ВИДОВ КОМПЛЕКСА <i>UNIO CRASSUS</i> (PHILIPSSON, 1788)	187
Юсупов С.Р., Снегин Э.А. ОЦЕНКА ПОПУЛЯЦИОННОЙ СТРУКТУРЫ <i>LYMNAEA STAGNALIS</i> НА ТЕРРИТОРИИ ЮГА СРЕДНЕРУССКОЙ ВОЗВЫШЕННОСТИ В УСЛОВИЯХ АНТРОПОГЕННОГО ПРЕССА	192
Юсупова А.Ю., Снегин Э.А. ОСОБЕННОСТИ ГЕНЕТИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ <i>CAUCASOTACHEA VINDOBONENSIS</i> В УСЛОВИЯХ ЮГО-ВОСТОЧНОЙ ГРАНИЦЫ АРЕАЛА	197
Янина Т.А. СТАНОВЛЕНИЕ МАЛАКОФАУНЫ В СИСТЕМЕ КАСПИЙ-ПОНТ В ПОСЛЕДНЮЮ ЛЕДНИКОВУЮ ЭПОХУ	200

CONTENT

Andreeva S.I., Grebennikov M.E., Zastolskaya L.I. MOLLUSKS OF THE BITHYNIIDAE FAMILY (GASTROPODA, CAENOGASTROPODA) OF THE CHUSOVAYA RIVER BASIN (MIDDLE COURSE)	4
Andreeva S.I., Starostina O.Yu., Sverdlova A.V., Ryazanova T.S., Karimov A.V. SHELLFISHES OF THE FAMILY BITHYNIIDAE: SPECIES DIVERSITY AND INFECTION BY THE CAUSE OF OPISTHORCHIASIS IN SELECTED TERRITORIES OF WESTERN SIBERIA	9
Babushkin E.S., Vinarski M.V. A TESTING OF EXISTING CLASSIFICATIONS OF WATER OBJECTS AND THE APPROACHES TO DEVELOPMENT OF THEIR TYPOLOGY BASED ON SPECIES CONTENT OF MALACOCOENOSES OF THE BOLSHOY YUGAN RIVER BASIN (MIDDLE OB BASIN)	13
Belov D.A., Kremenetskaia A.V., Krylova E.M. POPULATION GENETIC STRUCTURE OF THE CHEMOSYMBIOTROPHIC BIVALVE <i>CALYPTOGENA PACIFICA</i> IN REDUCING BIOTOPES OF THE BERING SEA ON THE BASIS OF DATA ON VARIABILITY OF COI AND ND4	19
Bespalaya Yu.V., Aksenova O.V., Aksenov A.S., Sokolova S.E., Kropotin A.V., Travina O.V., Khrebtova I.S., Kondakov A.V., Eliseeva T.A., Zubrii N.A., Butorina E.V. FAUNA OF FRESHWATER MOLLUSKS OF BERING ISLAND (THE COMMANDER ISLANDS, KAMCHATKA TERRITORY, RUSSIA)	23
Bespalaya Yu.V., Vinarski M.V., Aksenova O.V., Babushkin E.S., Gofarov M.Yu., Kondakov A.V., Konopleva E.S., Kropotin A.V., Ovchankova N.B., Palatov D.M., Sokolova S.E., Shevchenko A.R., Travina O.V., Bolotov I.N. PHYLOGENY, SYSTEMATICS, AND BIOGEOGRAPHY OF THE SUBFAMILY SPHAERIINAE (BIVALVES: SPHAERIIDAE)	25
Borisova D.S., Lisitskaya E.V., Ryabushko V.I. DYNAMICS OF THE DENSITY OF BIVALVIA LARVAE OF THE BLACK SEA COAST OF CRIMEA IN 2023-2024	28
Vainutis K.S., Bogatov V.V. LARVAE OF ACHEILOGNATHIN CYPRINIDS AS PARASITES OF THE GILLS OF THE MUSSEL <i>NODULARIA DOUGLASIAE</i> (GRAY, 1833) IN THE SOUTH OF PRIMORSKY TERRITORY	34
Vinarski M.V. THREE CENTURIES OF MALACOLOGY IN RUSSIA (TO THE 300 TH ANNIVERSARY OF THE RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES)	38
Vikhrev I.V., Bolotov I.N., Gofarov M.Yu., Kondakov A.V., Konopleva E.S., Kruk D.V. ENVIRONMENTAL NICHE MODELLING OF THE CHINESE POND MUSSEL INVASION IN EUROPE UNDER CLIMATE CHANGE SCENARIOS	43
Gusev A.A., Semenova A.S., Dmitrieva O.A., Rudinskaya L.V. STRUCTURE AND DYNAMICS OF PLANKTONIC AND BENTHIC COMMUNITIES IN THE VISTULA LAGOON OF THE BALTIC SEA AFTER THE INVASION OF THE BIVALVE <i>RANGIA CUNEATA</i>	47
Dgebuadze P.Yu. DIVERSITY OF LIFE FORMS IN GASTROPODS DURING THE DEVELOPMENT OF NEW HABITATS	52
Zvonareva S.S. FROM MACROEVOLUTIONARY PATTERNS TO PHENOTYPIC PLASTICITY: INVESTIGATING OVULIDAE GASTROPODS AS SYMBIONTS OF OCTOCORALS	56
Zolotova A.O., Katugin O.N. MORPHOLOGICAL VARIATION AND SPECIES IDENTIFICATION IN SQUIDS OF THE FAMILY GONATIDAE (TEUTHIDA, CEPHALOPODA)	60
Izzatullaev Z.I., Boymurodov H.T., Olimova D.A., Izzatullaev H.Z. BIVALVE MOLLUSCS (MOLLUSCA, BIVALVIA) INDICATORS OF VARIOUS TYPES OF WATERBODIES AND WATERCOURSES OF THE RIVER BASINS OF UZBEKISTAN	65

Kijashko P.V. PECULIARITIES OF THE GENITAL SYSTEM OF SNAILS OF THE GENUS <i>BERTIANCEY</i> , 1887 (EUPULMONATA, DYAKIIDAE): NEW DATA ON SHOOTING THE SYRINGE-LIKE LOVE DARTS	66
Kovaleva M.A. CURRENT STATE AND LONG-TERM DYNAMICS OF THE SETTLEMENT OF <i>MIDIA</i> AND <i>MYTILASTER</i> ON THE ROCKS OF KARADAG (BLACK SEA, CRIMEA)	71
Kovalenkova M.V., Sitnikova T.Ya., Sherbakov D.Yu. GENETIC AND MORPHOMETRIC VARIATION OF <i>EUGLESA CASERTANA</i> (POLI, 1791) IN LAKE BAIKAL	74
Komarova E.V., Stojko T.G., Komarov A.A. MOLLUSKS OF LAKE GORELOE IN THE FLOODPLAIN OF THE STARAYA SURA RIVER (PENZA)	78
Konopleva E.S., Vikhrev I.V., Chelpanovskaya O.A., Dvoryankin G.A., Futoran P.A. RESEARCH RESULTS OF FRESHWATER PEARL MUSSEL <i>MARGARITIFERA MARGARITIFERA</i> ON THE ONEGA PENINSULA	83
Krylova E.M. MORPHO-FUNCTIONAL ADAPTATIONS OF CHEMOSYMBIOTIC BIVALVE MOLLUSCS	88
Kruk D.V. INFLUENCE OF <i>DREISSENA POLYMORPHA</i> (PALLAS,1771) INVASION IN NAROCH LAKES (REPUBLIC OF BELARUS) ON NATIVE BIVALVES OF THE UNIONIDAE FAMILY	93
Kuzmenkin D.V. DISTRIBUTION AND FEATURES OF DISPERSION OF THE RIVER LIMPET (<i>ANCYLUS FLUVIATILIS</i> O.F. MÜLLER, 1774) IN WATERCOURSES OF THE NORTH-WESTERN ALTAI	97
Kuznetsova T.V., Manvelova A.B. COMPARATIVE ANALYSIS OF CONDITION INDICES OF BIVALVES AS AN INDICATOR OF THE SURFACE WATER QUALITY IN RANGES OF THE LUGA RIVER	102
Lutaenko K.A. 30 th ANNIVERSARY OF THE RUSSIAN FAR EAST MALACOLOGICAL SOCIETY: HISTORY AND PERSPECTIVES OF DEVELOPMENT	108
Makarov M.V. CURRENT STATE AND INTERANNUAL CHANGES IN THE TAXOCENE OF GASTROPODA IN THE COASTAL WATERS OF LASPI BAY (THE BLACK SEA, CRIMEA)	112
Manafov A.A. MOLLUSK <i>MELANOPSIS PRAEMORSA</i> (L., 1758) AS AN INTERMEDIATE HOST OF TREMATODES IN WATER BODIES OF AZERBAIJAN	116
Nekhaev I.O., Ishaeva A.A., Vinarski M.V., Babushkin E.S. FRESHWATER MOLLUSKS OF KAZAKHSTAN: PRELIMINARY ANALYSIS OF TAXONOMIC DIVERSITY	121
Nekhaev I.O., Chaban E.M., Zimina O.L., Rumyantseva Z.Y., Ishaeva A.A., Sirenko B.I. DIVERSITY ASSESSMENT OF SHELL-BEARING GASTROPODS IN THE EASTERN ARCTIC SEAS	124
Noskovich A.E. FEATURES OF REPRODUCTION OF SETTLEMENTS OF THE BIVALVE MOLLUSCA <i>MACOMA CALCAREA</i> (GMELIN, 1791) IN THE BAY OF GREN FJORD (SPITSBERGEN) AND OFF THE COAST OF THE NOVAYA ZEMLYA ARCHIPELAGO	127
Ovchankova N.B., Nazarov G. THE LATE HOLOCENE MOLLUSCS IN SEDIMENTS OF THE SYRKA RIVER VALLEY (PERM PRIKAMYE)	131
Rizhinashvili A.L. BIOLOGICAL SENSE OF VON BERTALANFFY GROWTH MODEL AND ALLOMETRY EQUATION PARAMETERS FOR THE GROWTH OF THE SHELL OF BIVALVIA	136
Rykusov V.V. ASSESSMENT OF THE STATE OF THE FRESHWATER PEARL MUSSEL (<i>MARGARITIFERA MARGARITIFERA</i>) POPULATION ON THE KAZANKA RIVER IN 1930: EXPEDITIONARY OBSERVATIONS BY P. SIMONOV	138

Safonova L.A., Kremenetskaia A.V., Krylova E.M. ULTRA-ABYSSAL CARNIVOROUS BIVALVES OF THE GENUS <i>ANGUSTEBRANCHIA</i> (BIVALVIA: ANOMALODESMATA: LYONSIELLIDAE): REHABILITATION ON THE BASIS OF MORPHOLOGICAL AND MOLECULAR DATA	141
Sitnikova T.Ya., Teterina V.I., Kovalenkova M.V., Maximova N.V., Peretolchina T.E., Kiyashko S.I., Shirokaya A.A., Kirilchik S.V., Kucher K.M. MYSTERIES OF SPECIATION OF ENDEMIC GASTROPODS IN LAKE BAIKAL	145
Sladkova S.V., Kholodkevich S.V. МЕТОД ОЦЕНКИ ЭФФЕКТИВНОСТИ КАРДИОРЕСПИРАТОРНОЙ СИСТЕМЫ ДВУСТВОРЧАТЫХ МОЛЛЮСКОВ	150
Snegin E.A., Snegina E.A. USING <i>FRUTICICOLA FRUTICUM</i> AS AN INDICATOR OF ANTHROPOGENIC IMPACT (PROBLEMS AND PROSPECTS)	154
Soldatenko E.V., Shirokaya A.A., Petrov A.A. UNDERSTANDING THE ORGANIZATION OF MOLLUSKS IN THE FAMILY ACROLOXIDAE (GASTROPODA: PANPULMONATA): CONFOCAL VS. CONVENTIONAL LIGHT MICROSCOPY	159
Soldatenko E.V., Petrov A.A., Shatrov A.B., Sitnikova T.Ya. MORPHOLOGY OF SPERMATOOZOA IN THE GENUS <i>CHOANOMPHALUS</i> (PLANORBIDAE, HYGROPHILA)	163
Sychev A.A., Snegin E.A. CHARACTERISTICS OF THE FIRST MICROSATELLITE MARKERS OF THE STEPPE SNAIL <i>HELICOPSIS</i> SP. (GASTROPODA; PULMONATA)	165
Tahirova E.N., Snegovaya N.Yu. TO THE STUDY OF FRESHWATER MOLLUSCS OF AZERBAIJAN	169
Travina O.V., Bespalaya Yu.V., Kondakov A.V., Vikhrev I.V., Aksenova O.V., Aksenov A.S., Kropotin A.V., Khrebtova I.S., Sokolova S.E., Shevchenko A.R., Soboleva A.A., Kolosova Yu.S. GENETIC CHARACTERIZATION OF EUROPEAN POPULATIONS <i>DREISSENA POLYMORPHA</i> (PALLAS, 1771)	172
Kholmogorova N.V., Bigbaeva A.S. ACCUMULATION OF MICROPLASTICS IN BIVALVES OF THE FAMILY UNIONIDAE IN THE WATER BODIES OF UDMURT REPUBLIC (RUSSIA)	176
Khoroshutina O.A., Lishchenko F.V. THE MICROSTRUCTURE OF STATOLITHS IN GENUS <i>BUCCINUM</i> : APPLICATION IN AGE DETERMINATION	179
Chaban E.M., Ekimova I.A., Chernyshev A.V. AREAS AND MORPHOLOGICAL FEATURES OF HETEROBRANCH MOLLUSKS OF THE FAMILY AGLAJIDAE (GASTROPODA: HETEROBRANCHIA: CEPHALASPIDEA) OF THE RUSSIAN SEAS	183
Chelpanovskaya O.A., Kondakov A.V., Vikhrev I.V. TAXONOMIC REVISION OF CRYPTIC SPECIES <i>UNIO CRASSUS</i> COMPLEX (PHILIPSSON, 1788)	187
Yusupov S.R., Snegin E.A. ASSESSMENT OF THE POPULATION STRUCTURE OF <i>LYMNAEA STAGNALIS</i> IN THE SOUTH OF THE CENTRAL RUSSIAN UPLANDS UNDER CONDITIONS OF ANTHROPOGENIC PRESS	192
Yusupova A.Yu., Snegin E.A. FEATURES OF THE GENETIC STRUCTURE OF <i>CAUCASOTACHEA VINDOBONENSIS</i> IN THE CONDITIONS OF THE SOUTH-EASTERN BORDER OF THE RANGE	197
Yanina T.A. ESTABLISHMENT OF MALACOPHAUNA IN THE CASPIAN-PONT SYSTEM DURING THE LAST ICE AGE	200

Диаэм, ООО

129345, Москва ул. Магаданская д. 7 корп. 3

Россия

Тел.: +7 (495) 745-05-08, 8 (800) 234-05-08

E-mail: info@dia-m.ru

<http://www.dia-m.ru>

<https://t.me/mskdiam>

Диаэм - первая российская компания, ориентированная на комплексное оснащение научных лабораторий биологических, химических и медицинских учреждений, лабораторий биотехнологических, фармацевтических и химических производства, а также государственных контрольных и экспертных лабораторий.

Наш каталог насчитывает десятки тысяч товарных позиций оборудования, расходных материалов и реактивов.

Наши высококвалифицированные специалисты проконсультируют по любым вопросам и подберут оборудование под ваши индивидуальные задачи.

Собственный сервисный центр произведет пуско-наладочные работы и обучение, гарантийный и послегарантийный ремонт, профилактическое техническое обслуживание.

На нашем сайте <http://www.dia-m.ru> и с помощью мобильного приложения легко найти интересующий товар, проверить наличие на складе, сделать заказ и отследить его выполнение.

Скачать приложение можно по **QR-коду**



ООО «Компания Хеликон» – один из ведущих российских поставщиков лабораторного оборудования, реагентов и расходных материалов с 1997 года.

Компания оказывает комплекс услуг и сопровождает Клиентов на всех этапах – помогает в проектировании лабораторий, подбирает и доставляет необходимую продукцию, проводит пуско-наладку оборудования, обучает персонал на местах, обеспечивает квалифицированное сервисное обслуживание.

20 000+

наименований
продукции

60+

производителей



Развитая логистическая
и складская сеть



доставка
в кратчайшие сроки

Направления деятельности:

- Молекулярная и клеточная биология.
- Клиническая диагностика.
- Ветеринария.
- Пищевая безопасность.
- Агрогеномика.
- Биоиндустрия.
- Криминалистика.



Для своих ключевых клиентов Компания предоставляет возможность тестирования продукции до принятия решения о покупке.

«Компания Хеликон» также имеет собственную производственную базу и выпускает лабораторное оборудование, расходные материалы и мебель под торговой маркой Helicon.

Региональные представительства Компании находятся в Санкт-Петербурге, Новосибирске, Казани, Ростове-на-Дону, Владивостоке и Екатеринбурге.

helicon

ЛУЧШИЕ РЕШЕНИЯ ДЛЯ ЛАБОРАТОРИИ

Единый телефон

8 800 770 71 21

бесплатный звонок по России

Адрес: 121374, Москва,
Кутузовский проспект, д. 88

E-mail: mail@helicon.ru

Сайт: www.helicon.ru



Вторая международная научная конференция,
*посвященная 300-летию Российской академии наук,
Десятилетию науки и технологий в России и 30-летию
Дальневосточного малакологического общества*

«МОЛЛЮСКИ: БИОЛОГИЯ, ЭКОЛОГИЯ, ЭВОЛЮЦИЯ И ФОРМИРОВАНИЕ МАЛАКОФАУН»

Материалы докладов

Научное электронное издание

Редактор М.В. Винарский
Оригинал-макет: Е.С. Коноплева
Дизайн обложки: О.В. Аксёнова

Минимальные системные требования:

Процессор – 3,5 ГГц; Оперативная память – 512 Мб;
минимум 52 Мб свободного места на жестком диске; привод CD-ROM.
Операционная система: Windows XP+/MacOS X+/Linux.
Программное обеспечение: Adobe Acrobat Reader

Подписано к использованию 10.11.2024. Электронное издание
Тираж 12 экз. Заказ № 24056.

Издательство «КИРА»
163000, г. Архангельск, ул. Поморская, 34
Тел. (8182) 65-47-11, e-mail: oookira@yandex.ru