

## Беззубки (*Bivalvia*, *Anodontinae*) верхнего Енисея

*Е.М. Саенко, В.В. Богатов, М.О. Засыпкина*

*Биолого-почвенный институт ДВО РАН, Владивосток 690022, Россия*

Приводятся данные о распространении, видовом составе, морфологии личиночных раковин (глохидиев) беззубок бассейна верхнего Енисея.

## Anodontines (*Bivalvia*, *Anodontinae*) of the upper Enisey River

*E.M. Sayenko, V.V. Bogatov, M.O. Zasyпкиna*

*Institute of Biology and Soil Sciences, Far East Branch, Russian Academy of Sciences,  
Vladivostok 690022, Russia*

Data on distribution, species composition, glochidia morphology of the anodontine bivalves from the upper Enisey River basin are given.

Бассейн верхнего течения Енисея охватывает обширную территорию, дренируемую реками Большой Енисей (Бий-Хем) и Малый Енисей (Ка-Хем), затем от их слияния самим Енисеем (до р. Ангары), а также его левыми (реки Хемчик, Кантегир, Абакан) и правыми притоками (реки Ус, Оя, Туба, Сыда, Убей, Сисим, Мана, Кан). Данные о количестве видов беззубок и их распространении на обсуждаемой территории были разрозненны и нередко противоречивы (см. табл. 1). Так, в настоящее время все виды беззубок из бассейна Енисея, относимые ранее к роду *Anodonta* Lamarck, 1799, принадлежат роду *Colletopterum* Bourguignat, 1880 [Затравкин, 1983; Старобогатов, Иззатулаев, 1984; Слугина, Старобогатов, 1999; и др.]. Следовательно, упоминание о нахождении в бассейне Енисея видов *Anodonta cygnea* (Linnaeus, 1758)

[Жадин, 1933, 1938, 1952] и *A. cellensis* (Schröter, 1779) [Жадин, 1952; Гундризер, Иванова, 1969; Иоганзен, Черемнов, 1969], оставшихся в составе рода *Anodonta*, ошибочно. Название *A. sedakovi* (Siemaschko, 1848) в результате проведенной недавно ревизии сведено в синоним к *Colletopterum anatinum* (Linnaeus, 1758) [Старобогатов и др., 2004]. Упоминание о нахождении в бассейне верхнего Енисея *C. seisanense* (Kobelt, 1912) [Черемнов, 1979] является спорным, так как самостоятельность вида к настоящему времени не доказана.

В итоге мы полагаем, что к началу наших исследований фауна беззубок верхнего Енисея достоверно насчитывала 3 вида *Colletopterum* из подрода *Piscinaliana* Bourguignat, 1881: *C. ponderosum* (Pfeiffer, 1825), *C. piscinale* (Nilsson, 1822) и *C. anatinum* [Черемнов, 1979]. При этом для бассейна

Таблица 1

Литературные данные о распространении беззубок в бассейне верхнего Енисея  
Literature data on the anodontine bivalves distribution in the upper Enisey River

Виды	Распространение	Ссылки
<i>Anodonta cygnea</i>	По всему бассейну, включая верхний Енисей	Жадин, 1933, 1938
<i>Colletopterum anatinum</i> (= <i>Anodonta anatina</i> )	Правые притоки верхнего Енисея и его долина	Иоганзен, Черемнов, 1969
<i>Colletopterum piscinale</i> (= <i>Anodonta piscinalis</i> )	Правые притоки верхнего Енисея и его долина	
<i>Anodonta cellensis</i>	Долина верхнего Енисея	
<i>Anodonta cellensis</i>	Бассейн верхнего Енисея	Гундризер, Иванова, 1969
<i>Colletopterum piscinale</i> (= <i>Anodonta piscinalis</i> )	Бассейн Большого Енисея	
<i>Colletopterum anatinum</i> (= <i>Anodonta anatina</i> )	Бассейн Большого Енисея	
<i>Colletopterum seisanense</i> (= <i>Anodonta seisanensis</i> )	Бассейн верхнего Енисея	Старобогатов, 1977
<i>Colletopterum seisanense</i> (= <i>Anodonta seisanensis</i> )	Бассейн верхнего Енисея	Черемнов, 1979
<i>Colletopterum piscinale</i> (= <i>Anodonta piscinalis</i> )	Правый приток верхнего Енисея (р. Оя), левый приток (р. Абакан)	
<i>Colletopterum anatinum</i> (= <i>Anodonta sedakovi</i> )	Правый приток верхнего Енисея (р. Оя), левый приток (р. Абакан)	
<i>Colletopterum ponderosum</i> (= <i>Anodonta ponderosa</i> )	Верхний и нижний Енисей	Гундризер, 1983
<i>Colletopterum ponderosum</i> (= <i>Colletopterum ponderosum sedakovi</i> )	Только нижний Енисей	Долгин, 2001

Примечание. В скобках даны видовые названия, как их приводили авторы.

Верхнего Енисея на участке от г. Кызыл до г. Шагонар отмечали только *C. anatinum*, а для ряда озер Тоджинской котловины бассейна Большого Енисея – *C. piscinale* [Гундризер, Иванова, 1969]. Существует также предположение, что

на юге Сибири (включая бассейн верхнего Енисея) и в Монголии, обитают, кроме указанных выше видов, представители подрода *Colletopterum* s. str. [Богатов и др., в печати].

Предлагаемая статья является продолжением начатого ранее авторами исследования фауны моллюсков верхнего Енисея, в результате которого уже опубликованы предварительные данные о видовом составе пресноводных брюхоногих моллюсков [Прозорова,

Шарый-оол, 1999; Засыпкина, 2001, 2003; Zasyrkina, 2004] и беззубок исследованного региона [Засыпкина, 2001; Sayenko et al., 2004]. Также дано краткое описание морфологии личиночных раковин (глохидиев) беззубок [Саенко, 2001, 2003; Sayenko et al., 2004].

### Материал и методика

В основу работы легла коллекция, собранная на территории республик Тува, Хакасия и юге Красноярского края (рис. 1) М.О. Засыпкиной (Шарый-оол)

в 1994, 2001–2004 гг., а также на территории республики Хакасия и юге Красноярского края Е.М. Саенко и И.А. Родионовым в 2000, 2003 гг. Видо-



Рис. 1. Карта-схема региона исследования.

Fig. 1. Map of the region studied.



вую принадлежность беззубок проводили с применением компараторного метода [Логвиненко, Старобогатов, 1971; Скарлато и др., 1990], при этом за основу брали данные по кривым максимально-выпуклого сечения. Видовую принадлежность глохидиев, извлеченных из полужабр моллюска, устанавливали по раковине взрослой беззубки.

Морфология глохидиальных раковин изучена для *Colletopterum anatinum* и *C. piscinale*. Подготовку фиксированных глохидиев проводили путем очистки в 5%-ном КОН [подробно см. Саенко, 2003].

## Результаты и обсуждение

**Видовой состав и особенности распространения.** Ранее в бассейне левых притоков верхнего Енисея, включая р. Абакан, беззубки не были отмечены [Иоганзен, Черемнов, 1969; Черемнов, 1969]. Однако нами обнаружена крупная популяция *Colletopterum* в р. Дрена (приток р. Абакан). Кроме того, впервые установлено обитание крупных двустворчатых моллюсков в бассейне р. Кебеж (приток р. Оя), в р. Ирба и оз. Красный Дар (бассейн р. Туба), – юг Красноярского края; озерах Новомихайловское и Красное, – юго-восточная часть республики Хакасия. Подтверждено обитание беззубок в озерах Тоджинской котловины, а именно Азас (Тоджа), Маны-Холь, Кадыш-Холь и Борзу-Холь бассейна Большого Енисея – республика Тува.

На изученной территории нами выделены представители трех видов подрода *Piscinaliana*: *C. anatinum*, *C. piscinale* и *C. ponderosum*, которые можно встретить как в озерах, так и в реках. Именно в озерах *C. anatinum* характеризуется максимальной численностью, становясь доминирующим среди беззубок. Для *C. piscinale* характерна минимальная численность во всех местах сбора. Представители видов *C. ponderosum* в массе встречены только в реках, в то время как в озерах,

по нашим наблюдениям, данный вид редок.

Притоки Енисея, в бассейнах которых найдены крупные двустворчатые моллюски, являются горными реками, поэтому их водный режим подвержен большим колебаниям, а уровень воды зависит от количества осадков. Абакан и Туба – крупные реки, их русла нередко разбиваются на протоки, грунты в нижнем течении песчаные и песчано-гравийные, сильно заилены. Дрена и Ирба меньше по размерам, с быстрым течением, холодноводные, из грунтов преобладают галечные (на перекатах) и песчано-галечные (на отмелях).

Хакасские озера отличаются мелководностью (глубина не более 10–15 м), сильным зарастанием макрофитами и эвтрофными условиями. Это открытые степные озера с довольно большим перепадом суточных температур воды летом и значительными сезонными и межгодовыми изменениями химического состава воды. В питании подобных озер, кроме осадков и талых вод, в основном принимают участие грунтовые воды. Грунты в прибрежной зоне каменистые и галечные, переходящие на глубине 1–2 м в гравий и песок, еще глубже залегают илы. Подобные озера относят к гобийскому типу [Флоренсов, 1968].

В отличие от мелководных хакасских озер, расположенные в северной части Тувы озера Тоджинской котловины – Азас, Маны-Холь и Кадыш-Холь относятся к водоемам байкальского типа [Флоренсов, 1968] и характеризуется большой глубиной (до 70 м), проточностью, стабильно низкой минерализацией (93.4 мкг/л), малой жесткостью (0.9 мкг/л) и близкой к нейтральной реакцией (рН 7.3). Илы занимают переходную зону от мелководных участков к глубоководным, покрывая дно в центральной части озер.

В ходе работы на территории Тувы были обследованы озера еще двух котловин – оз. Чагытай Тувинской котловины и оз. Тере-Холь Убсунурской котловины [также см. Прозорова, Шарый-оол, 1999]. Озеро Тере-Холь безусловно относится к гобийскому типу как по строению котловины (пологая, блюдцеобразная) и характеристикам воды (гидрокарбонатная, слабощелочная), так и по особенностям водного режима, поскольку для озера характерно сильное снижение уровня воды в летнее время. Озеро Чагытай переходного типа, т.к. по строению котловины и глубине оно несомненно гобийское, однако по проточности и богатой фауне – байкальского типа. Ни в одном из этих двух озер беззубки не найдены, что нельзя объяснить только условиями обитания. Отсутствие беззубок в оз. Тере-Холь является следствием древней разобщенности бассейнов оз. Убсу-Нур и р. Енисей. Не оказалось беззубок и в еще одном озере байкальского типа – Кара-Холь, крупнейшем водоеме западной Тувы, расположенном в верховьях р. Алаш, притоке Хемчика [Засыпкина, 2003].

Нами установлено, что в открытых степных озерах (Красное, Новомихайловское и др.) максимальная температура прогрева воды в местах обитания беззубок достигала +25°C, в то время как в быстротекущих горных реках (Дрена, Ирба) двустворки встречались при температуре не выше +10°C. Очевидно, что все обсуждаемые виды *Colletopterum* устойчивы к изменениям температуры воды и ее химического состава.

Беззубки встречаются на песчано-гравийном или песчано-глинистом грунте с небольшим наилком. В озерах обитают выше залегания черных илов. В реках с быстрым течением обнаружены только среди зарослей макрофитов, а в реках с медленным течением предпочитают участки без макрофитов.

**Конхологические признаки раковин взрослых беззубок.** Проанализируем признаки раковин обитающих в бассейне верхнего Енисея беззубок по двум индексам, а именно индексу  $Ua/H$  (отношение расстояния между макушкой и передним краем раковины к максимальной высоте створки) и индексу  $Ua/L$  (отношение расстояния между макушкой и передним краем к длине створки), т.к. данные характеристики чаще всего используют при обсуждении изменчивости конхологических признаков раковин.

Среди обнаруженных в верховьях Енисея трех видов беззубок наименьшие показатели индекса  $Ua/H$  были отмечены у *C. anatinum* (0.31–0.40). У других двух видов беззубок индекс  $Ua/H$  оказался выше – 0.41–0.51 у *C. piscinale* и 0.40–0.54 у *C. ponderosum*. Следует иметь в виду, что в определителе пресноводных беспозвоночных

России индекс  $Ua/H$  для *C. anatinum* указан со значениями 0.30–0.35, что не выходит за рамки полученных нами показателей, в то время как для *C. piscinale* приведены более низкие значения данного индекса – 0.20–0.25 [Старобогатов и др., 2004]. Такая разница объясняется тем, что форма раковины *C. piscinale* во многом определяется спецификой внешней среды (наличие течения, глубина обитания, трофические условия и т.п.). Например, известно, что европейские *C. piscinale*, в отличие от сибирских представителей этого вида, имеют заметно более высокую раковину. Однако в ряде случаев у европейских особей с увеличением глубины обитания задний край раковины может отставать в росте [Алимов, Богатов, 1975], что приводит к смещению макушки ближе к середине. В результате раковина становится относительно короче и выше. Енисейские *C. piscinale*, особенно обитающие на течении, заметно отличаются от типовой формы. Их раковина, по сравнению с европейскими особями, более низкая и более вытянутая, что, соответственно, и определяет у них более высокие значения индекса  $Ua/H$ .

Известно, что раковины взрослых беззубок *C. anatinum*, *C. piscinale* и *C. ponderosum* могут отличаться по индексу  $Ua/L$ . В частности, раковины взрослых беззубок *C. anatinum* (= *Anodonta minima*) и *C. piscinale* (= *Anodonta piscinalis shadini*) из дельты Волги [Старобогатов, Пирогов, 1970; здесь и далее синонимия по: Старобогатов и др., 2004] обычно имеют более смещенные к переднему краю макушки, и индекс  $Ua/L$  у них составляет, соответственно, 0.22–0.23 и 0.24–0.28. Напротив, рако-

вины волжских *C. ponderosum* имеют менее смещенные к переднему краю макушки, и индекс  $Ua/L$  у них лежит в пределах 0.30–0.31 [Старобогатов, Пирогов, 1970]. Из работы Л.В. Кривошеиной и Я.И. Старобогатова [1970] видно, что беззубки *C. piscinale* из бассейна р. Тургусун (Казахстан) также имеют заметно смещенные к переднему краю макушки ( $Ua/L = 0.26–0.29$ ) и не отличаются по данному признаку от волжских представителей вида [Старобогатов, Пирогов, 1970]. Однако все виды беззубок из верховьев Енисея по индексу  $Ua/L$  оказались не различимы, при этом значения индекса не выходили за пределы 0.23–0.28.

**Морфология глохидиальных раковин.** Глохидии изученных *Colletopterum* относительно крупные, их размеры более 320 мкм, при этом высота глохидия равна или немного меньше его длины (табл. 2; рис. 2, 3). Вентральный угол раковины закруглен и слегка оттянут. Глохидии, взятые из одной полужабры, варьируют по величине не более чем на 25 мкм. Створки слабо асимметричные, т.е. расстояния от макушки до наиболее удаленных точек переднего и заднего краев створки почти равны, однако, передний край более выпуклый. Толщина глохидиальной створки в средней части до 14.3 мкм.

Крючок от 120 до 150 мкм, его длина составляет 35–45% от высоты глохидия. Крупных шипов не менее 15: 15–17 у *C. piscinale* и 17–20 у *C. anatinum*. Макрошипы расположены в 1–3 диагональных ряда, так что на дистальном конце крючка в один ряд находятся от 4 до 8 макрошипов (рис. 3С, D). Максимальный размер шипов у глохидиев *C. anatinum* из оз. Красное составил

Таблица 2

Конхологические признаки глохидиев *Colletopterum* (в мкм)  
 Conchological features of the glochidium of *Colletopterum* (in  $\mu\text{m}$ )

Изученные виды	H	L	lig	hook	H/L
<i>C. anatinum</i> оз. Красное	<u>321.3–349.9</u> 337.3 $\pm$ 7.09	<u>328.4–349.9</u> 340.5 $\pm$ 6.56	<u>257.0–271.3</u> 264.0 $\pm$ 6.24	<u>121.4–149.9</u> 135.1 $\pm$ 7.56	<u>0.96–1.05</u> 0.99 $\pm$ 0.02
<i>C. piscinale</i> оз. Новомихайловское	<u>328.4–364.1</u> 341.3 $\pm$ 9.65	<u>328.4–371.3</u> 349.3 $\pm$ 12.36	<u>249.9–271.3</u> 268.0 $\pm$ 7.31	<u>121.4–135.7</u> 132.8 $\pm$ 9.80	<u>0.95–1.01</u> 0.98 $\pm$ 0.02

Примечание. H – высота глохидия; L – длина глохидия; lig – длина лигамента; hook – длина крючка. Над чертой – пределы изменчивости (min-max) каждого признака; под чертой – среднее арифметическое со стандартным отклонением.

16.4 мкм, а у *C. piscinale* из оз. Новомихайловское – 16.7 мкм. Кроме макрошипов прикрепительный аппарат имеет мелкие шипики, которые от основания крючка продолжают узкими полосами вдоль крупных шипов практически до вершины стилета. Сравнение между собой данных о строении личинок российских беззубок говорит, что

морфологически глохидии *Colletopterum* близки к глохидиям европейских *Anodonta* и дальневосточных *Anemina* Haas, 1969, *Buldowskia* Moskvicheva, 1973 и *Amuranodonta* Moskvicheva, 1973 [Саенко, 2003], с которыми они образуют трибу Anodontini [Старобогатов и др., 2004].

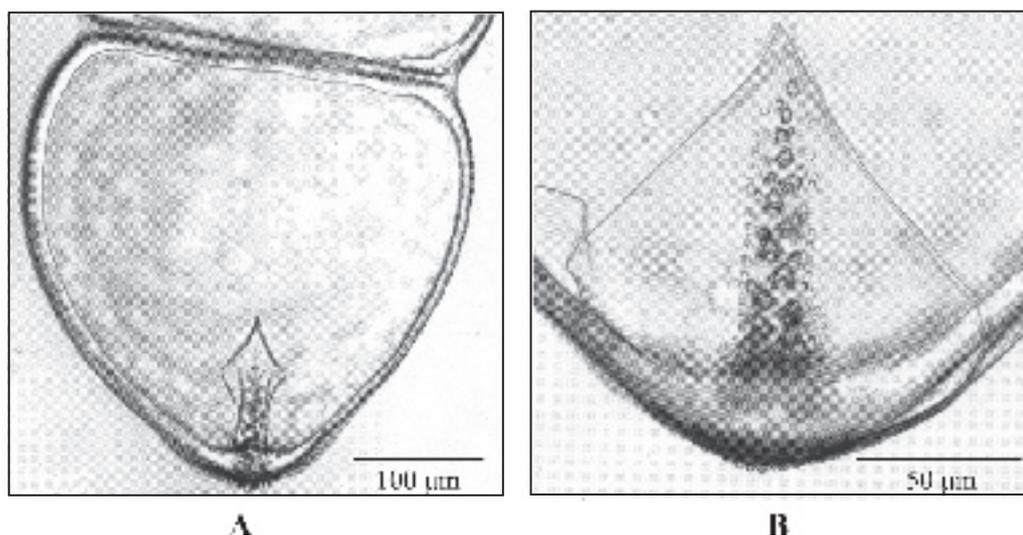
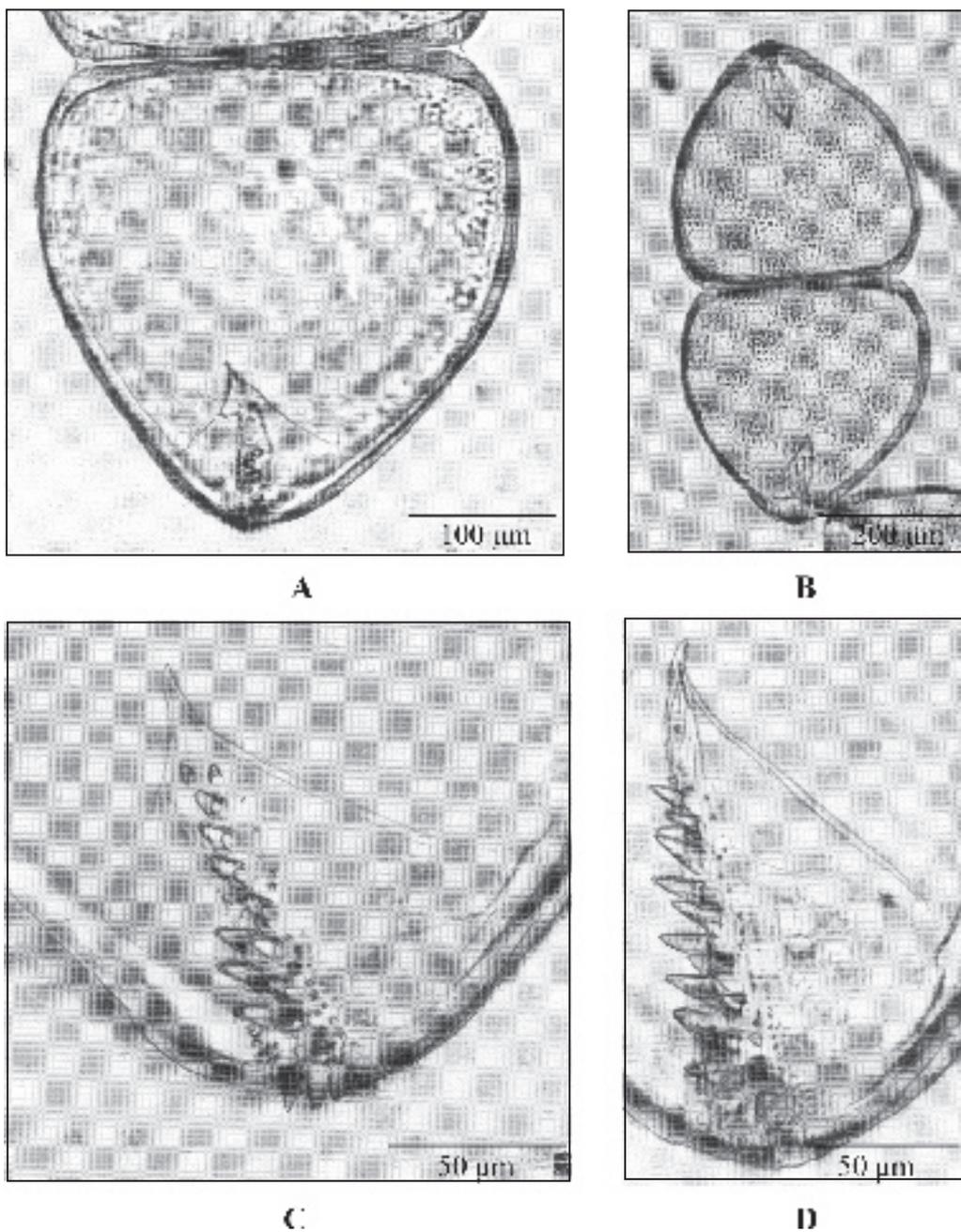


Рис. 2. Глохидий *Colletopterum anatinum*, Хакасия, оз. Красное: А – внешний вид створки глохидия; В – крючок (вид спереди). Световая микроскопия.

Fig. 2. Glochidium of *Colletopterum anatinum*, Khakasia, Krasnoye Lake: A – glochidium; B – styliform hook (frontal view). Light microscopy.



**Рис. 3.** Глохидий *Colletopterum piscinale*, Хакасия, оз. Новомихайловское: **A** – внешний вид створки глохидия; **B** – внешний вид глохидия; **C, D** – крючок (вид спереди и сбоку). Световая микроскопия.

**Fig. 3.** Glochidium of *Colletopterum piscinale*, Khakasia, Novomikhaylovskoye Lake: **A** – valve of glochidium; **B** – glochidium; **C, D** – styliform hook (frontal and lateral views). Light microscopy.

## Благодарности

Авторы благодарны М.Б. Шедько (БПИ ДВО РАН) за помощь в подготовке фотографий глохидиев на световом микроскопе и Т.А. Ерошенко (БПИ ДВО РАН) за помощь в подготовке рисунка. Проведение ряда экспедиционных работ выполнено при поддержке

программы Президиума РАН «Научные основы сохранения биоразнообразия России» и гранта Дальневосточного отделения РАН 04-1-П12-010 «Изучение и инвентаризация пресноводной биоты российского Дальнего Востока».

## Литература

- Алимов А.Ф., Богатов В.В. 1975. Рост беззубки *Anodonta piscinalis* в водохранилищах Калининской области // Зоологический журнал. Т. 54, вып. 1. С. 27–31.
- Антонова Л.А., Старобогатов Я.И. 1988. Родовые различия глохидиев наяд (*Bivalvia Unionoidea*) фауны СССР и вопросы эволюции глохидиев // Труды Зоологического института АН СССР. Т. 187. С. 129–154.
- Богатов В.В., Прозорова Л.А., Старобогатов Я.И. Моллюски рода *Colletopterum* Bourguignat, 1880 (*Anodontinae*, *Bivalvia*) России и сопредельных территорий // Зоологический журнал (в печати).
- Гундризер В.А. 1983. Эколого-географические особенности малакофауны нижнего Енисея // Моллюски. Систематика, экология и закономерности распространения. Л.: Наука. Вып. 7. С. 137–138.
- Гундризер А.Н., Иванова М.А. 1969. К изучению пресноводных моллюсков Тувы // Вопросы малакологии Сибири. Томск: ТГУ. С. 65–68.
- Долгин В.Н. 2001. Пресноводные моллюски Субарктики и Арктики Сибири (фауна, экология, зоогеография). Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Томск: Томский гос. пед. ун-т. 55 с.
- Жадин В.И. 1933. Пресноводные моллюски СССР. Л.: Леннабтехиздат. 232 с.
- Жадин В.И. 1938. Семейство *Unionidae* // Фауна СССР. Моллюски. Т. 4(1). М.–Л.: АН СССР. С. 1–169.
- Жадин В.И. 1952. Моллюски пресных и солоноватых вод СССР // Определители по фауне СССР, издаваемые Зоологическим институтом АН СССР. Т. 46. М.–Л.: АН СССР. С. 1–346.
- Засыпкина М.О. 2001. К изучению видового состава малакофауны республики Тува // IV Региональная конференция по актуальным проблемам экологии, морской биологии и биотехнологии. Владивосток: ДВГУ. С. 48–49.
- Засыпкина М.О. 2003. Моллюски бассейна озера Кара-Холь (республика Тува) // Чтения памяти проф. В.Я. Леванидова. Владивосток: Дальнаука. Вып. 2. С. 139–142.
- Иоганзен Б.Г., Черемнов А.Д. 1969. К изучению пресноводных моллюсков бассейна верхнего Енисея // Вопросы малакологии Сибири. Томск: ТГУ. С. 60–63.
- Кривошеина Л.В., Старобогатов Я.И. 1970. К систематике *Anodonta* (*Bivalvia*, *Unionidae*) Сибири и прилегающих частей Казахстана // Зоологический журнал. Т. 49, вып. 9. С. 1327–1333.
- Логвиненко Б.М., Старобогатов Я.И. 1971. Кривизна фронтального сечения створки как систематический признак у двустворчатых моллюсков // Научные доклады высшей школы. Серия Биологические науки. № 5. С. 7–10.
- Прозорова Л.А., Шарый-оол М.О. 1999. Водные легочные моллюски (*Gastropoda*, *Pulmonata*) Тувы // Бюллетень Дальневосточного малакологического общества. Вып. 3. С. 11–25.
- Саенко Е.М. 2001. Новые данные по морфологии глохидиев моллюсков рода *Colletopterum* (*Bivalvia*, *Unionidae*) // Чтения памяти проф. В.Я. Леванидова. Владивосток: Дальнаука. Вып. 1. С. 126–130.
- Саенко Е.М. 2003. Беззубки (*Bivalvia*: *Unionidae*: *Anodontinae*) российского Дальнего Востока. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток: БПИ ДВО РАН. 21 с.
- Скарлато О.А., Старобогатов Я.И., Антонов Н.И. 1990. Морфология раковины и микроанатомия // Труды Зоологического института АН СССР. Т. 219. С. 4–31.
- Старобогатов Я.И. 1977. Класс двустворчатые

- моллюски *Bivalvia* // Определитель пресноводных беспозвоночных Европейской части СССР. Л.: Гидрометеиздат. С. 123–151.
- Старобогатов Я.И., Пирогов В.В.* 1970. Моллюски семейства Unionidae Волжской дельты // Труды Астраханского заповедника им. В.И. Ленина. Вып. 13. С. 226–248.
- Старобогатов Я.И., Прозорова Л.А., Богатов В.В., Саенко Е.М.* 2004. Моллюски // Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т. 6. Моллюски, Полихеты, Немертины. СПб.: Наука. С. 9–491.
- Флоренсов Н.А.* 1968. Некоторые особенности котловин крупных озер Южной Сибири и Монголии // Мезозойские и кайнозойские озера Сибири. М.: Наука. С. 59–74.
- Черемнов А.Д.* 1969. Пресноводные моллюски окрестностей города Абакана // Вопросы малакологии Сибири. Томск: ТГУ. С. 63–65.
- Черемнов А.Д.* 1979. Итоги изучения пресноводных моллюсков бассейна верхнего Енисея // Моллюски. Основные результаты их изучения. Л.: Наука. Вып. 6. С. 200–201.
- Sayenko E.M., Bogatov V.V., Zasyrkina M.O.* 2004. New data on anodontine bivalves from upper Enisey River basin // Abstracts of the Conference «Mollusks of the Northeastern Asia and Northern Pacific: Biodiversity, Ecology, Biogeography and Faunal History». Vladivostok: Dalnauka. P. 139–141.
- Zasyrkina M.O.* 2004. Species content of the family Planorbidae (Gastropoda, Pulmonata) of the Tuva Republic (Central Asia) // Abstracts of the Conference «Mollusks of the Northeastern Asia and Northern Pacific: Biodiversity, Ecology, Biogeography and Faunal History». Vladivostok: Dalnauka. P. 174–176.