

**Новые данные о беззубках
(Bivalvia: Unionidae: Anodontinae)
водоемов Западной Сибири**

М.В. Винарский, Е.С. Дорошенко, А.В. Каримов

Музей водных моллюсков Сибири,
Омский государственный педагогический университет, Омск 644099, Россия
e-mail: radix@omskcity.com

Осуществлен пересмотр коллекции беззубок (Bivalvia: Unionidae: Anodontinae) из водоемов Западной Сибири, хранящейся в Музее водных моллюсков Сибири (Омский педагогический университет). В составе коллекции обнаружено 4 вида рода *Colletopterum* Bourguignat, 1880, распространенные в водоемах южной части Западной Сибири (бассейны Иртыша и Средней Оби). Приводятся данные об их географическом распространении и распределении в водоемах различного типа. Остаются невыясненными факторы, препятствующие расселению беззубок в северном направлении, в водоемы бассейна Нижней Оби. Изучение конхологической изменчивости наиболее массового вида, *Colletopterum anatinum* (Linnaeus, 1758), показало, что моллюски этого вида, обитающие в реках, достоверно отличаются по стандартным параметрам раковины (длина, высота и выпуклость) от особей, живущих в озерах. Беззубки из придаточных речных водоемов (протоки, соры, затоны) занимают промежуточное положение по размерам и пропорциям раковины между «речными» и «озерными» *C. anatinum*.

**New data on freshwater anodontine mussels
(Bivalvia: Unionidae: Anodontinae)
of the western Siberian waterbodies**

M.V. Vinarski, E.S. Doroshenko, A.V. Karimov

Museum of Siberian Aquatic Molluscs, Omsk State Pedagogical University,
Omsk 644099, Russia
e-mail: radix@omskcity.com

The re-examination of a collection of anodontine mussels from the western Siberian waterbodies (housed in the Museum of Siberian Aquatic Molluscs, Omsk, State Pedagogical University) has been carried out. Four species belonging to the genus *Colletopterum* Bourguignat, 1880 were found. These species are distributed in the southern part of Western Siberia, in waterbodies of the Irtysh and Middle Ob' drainage basins. Data on species' geographical distribution and ecological preferences are given. It is still remains unclear, what are the factors preventing mussels dispersal northward, to the Lower Ob' drainage basin. The investigation of the ecophenotypical variation in duck mussel, *Colletopterum anatinum* (Linnaeus, 1758), has revealed statistically significant differences between values of standard shell parameters (length, height and convexity) among molluscs living in rivers and lakes. Mussels inhabiting oxbow lakes, river cuts and another adjacent-to-river waterbodies are found to exhibit intermediate between «river» and «lake» mussels values of shell size and proportions.

Известно, что водоемы западносибирского региона крайне бедны моллюсками семейства Unionidae Rafinesque, 1820 [Старобогатов, 1970], что ярко проявляется в сравнении местной малакофауны с пресноводными малакофаунами Европы и Дальнего Востока. Чрезвычайно разнообразная и высокоэндемичная фауна унионид, существовавшая на территории юга Западной Сибири в неогене [Зыкин, 1979], вымерла к началу плейстоценового периода [Богачев, 1963; Мадерни, 1974], и теперь в водоемах бассейна Оби обитают лишь несколько видов беззубок, проникших в Сибирь из северной Европы [Старобогатов, 1970].

Длительное время, начиная со своего К.А. Вестерлунда [Westerlund, 1876, 1884], все беззубки водоемов Западной Сибири определялись как *Anodonta cygnea* (Linnaeus, 1758), либо как *A. piscinalis* (Nillson, 1822) и даже *A. zellensis* (Gmelin, 1791), нередко с указанием внутривидовых форм и вариететов [Внуковский, 1929; Жадин, 1938; Иоганзен, 1951; Благовидова, 1969; Mozley, 1936]. Современный этап изучения унионид бассейна Оби начался с выхода в свет статьи Л.В. Кривошеиной и Я.И. Старобогатова [1970], в которой подверглись

пересмотру некоторые традиционные представления о системе этой группы. Не имея возможности подробно излагать здесь историю становления современной отечественной системы унионид, которая и по сей день является предметом научной дискуссии [Корнюшин, 2002; Чернышев, 2004], отметим, что ревизия семейства, проведенная в последние десятилетия Я.И. Старобогатовым и его сотрудниками [Старобогатов, 1977а; Старобогатов, Иззатулаев, 1984; Затравкин, Богатов, 1987; Старобогатов и др., 2004; Богатов и др., 2005] привела к полному устареванию всей имеющейся фаунистической литературы об унионидах Западной Сибири, включая даже сравнительно недавние публикации [Фролова, 1984; Андреев, Каримов, 2003]. Необходимым шагом является пересмотр всех накопленных музейных коллекций на основе таксономических представлений, принятых в современной отечественной малакологии [Богатов и др., 2005].

Данное сообщение базируется на обработке коллекций Unionidae из водоемов бассейнов Иртыша и Оби, хранящихся в Музее водных моллюсков Сибири (Омский государственный педагогический университет).

Материал и методы

Коллекция Музея водных моллюсков Сибири (далее МВМС) сформирована за счет сборов, проведенных в 1973–2006 гг. сотрудниками музея в водоемах различных местностей Урала, Западной Сибири и сопредельных территорий, а также путем обмена материалом с коллегами из других регионов. Нами были просмотрены 295 экз. беззубок из 40 водоемов Западной Сибири.

Определение видовой принадлежности моллюсков осуществлялось по признакам раковины с использованием ключей, разработанных Я.И. Старобогатовым с соавт. [2004] и В.В. Богатовым с соавт. [2005], с учетом данных о внутривидовой изменчивости конхологических индексов, приведенных Е.М. Саенко с соавт. [2005]. Раковины измерялись с помощью штангенциркуля по стан-

дартной методике [Старобогатов и др., 2004]. Для изучения внутривидовой изменчивости промерено 145 экз. наиболее массового вида *Colletopterum anatinum*. С раковин были сняты три стандартных промера [Старобогатов и др., 2004]: длина, высота и выпуклость, отражающие в совокупности форму и

пропорции раковины. В сравнительных целях использованы раковины беззубок из Европы (европейская часть России, Украина, Чехия, Германия) из коллекции МВМС. Изображения раковин получены с помощью цифровой фотокамеры Nikon D50.

Результаты и обсуждение

В коллекции МВМС беззубки водоемов Западной Сибири представлены четырьмя видами, которые, согласно отечественной системе, надлежит относить в состав рода *Colletopterum* (рис. 1A–D):

1. *Colletopterum anatinum* (L., 1758)
2. *C. nilssonii* (Küster, 1842)
3. *C. piscinale* (Nilsson, 1822)
4. *C. ponderosum* (Pfeiffer, 1825).

По литературным данным [Богатов и др., 2005; Prozorova, Bogatov, 2006], указанные виды широко распространены в водоемах Европы и Сибири, продвигаясь на восток до озера Байкал. Географическое распространение указанных видов в Западной Сибири чрезвычайно схоже (рис. 2): все они обитают исключительно в южной части региона (южнее 60° N) и встречаются как в бассейне Иртыша, так и в бассейне средней Оби. В водоемах Нижнеобской малакофаунистической провинции [Старобогатов, 1986] беззубки не обнаружены.

Наиболее обычным видом в Западной Сибири является *C. anatinum*, на долю которого приходится 146 экз., или 49.5% от изученных сборов. Этот вид обитает в водоемах различного типа: крупных и малых реках и их придаточных водоемах, а также в пойменных и внепойменных постоянных озерах (рис. 3).

Вид *C. ponderosum* представлен в сборах 109 экз. (37%). Он встречается несколько реже, чем предыдущий вид, но населяет водоемы тех же типов, что и *C. anatinum*. *C. piscinale* чаще всего обитает в пойменных озерах (рис. 3). В Западной Сибири это довольно редкий вид. Нами обнаружен 21 экз. (7%) *C. piscinale* из водоемов Иртыша и средней Оби.

Ещё более редким (19 экз., или 6.5%) в водоемах Западной Сибири является вид *C. nilssonii*. Это единственный вид, отмеченный нами исключительно в малых реках или придаточных водоемах (протоках) крупных рек, постоянно соединенных с основным руслом (рис. 3). От всех прочих видов беззубка Нильсона отличается крайне уплощенной раковиной. Неясно, в какой мере эта специфическая особенность вида связана с его обитанием в текучих водах, и не является ли *C. nilssonii* своеобразной формой изменчивости вида *C. piscinale*, с которым он во многих отношениях схож. Недостаточность материала, имеющегося в нашем распоряжении, и недоступность типовой серии *C. nilssonii* не позволяют нам проверить это предположение, к которому нас привели результаты изучения внутривидовой изменчивости раковин утиной беззубки (*C. anatinum*).

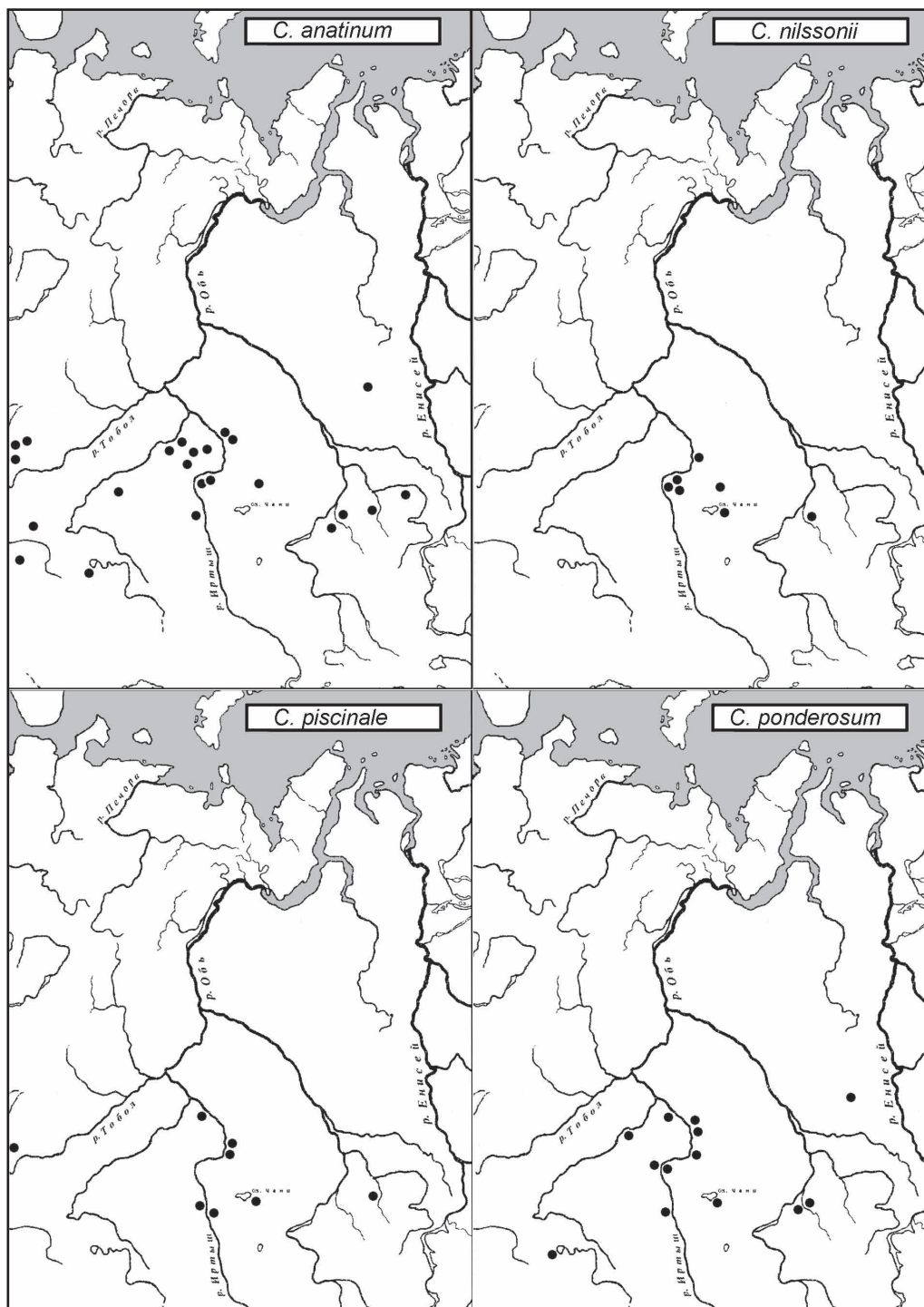


Рис. 2. Распространение видов рода *Colletopterum* в водоемах Западной Сибири.

Fig. 2. Distribution of *Colletopterum* species in the Western Siberian waterbodies.

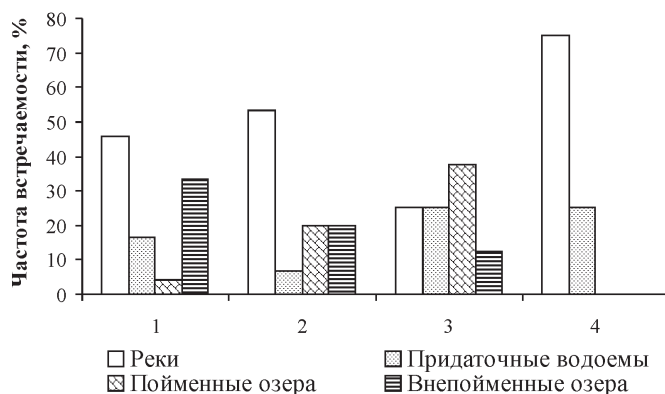


Рис. 3. Частота встречаемости видов рода *Colletopterum* в водоемах различного типа: *C. anatinum* (1), *C. ponderosum* (2), *C. piscinale* (3) и *C. nilssonii* (4).

Fig. 3. Frequency of occurrence of Western Siberian *Colletopterum* species in different types of waterbodies: *C. anatinum* (1), *C. ponderosum* (2), *C. piscinale* (3) and *C. nilssonii* (4).

Были обнаружены статистически достоверные различия в высоте и выпуклости раковин *C. anatinum*, обитающих в реках и озерах (табл. 1). Речные беззубки этого вида ($n=33$) обладают достоверно менее высокими и менее выпуклыми раковинами, чем озерные *C. anatinum* ($n=53$). Особи, собранные в придаточных водоемах рек: протоках, затонах, сорах ($n=59$) по пропорциям раковины занимают промежуточное положение, но ближе к озерным беззубкам. По размерам раковины беззубки, обитающие в водоемах разного типа, достоверно не отличаются, однако среднее значение длины раковины у речных *C. anatinum* все-таки ниже, чем у особей того же вида из озерных и придаточных водоемов (табл. 1).

Подобного рода статистически достоверные различия между выборками можно было бы считать доказательством их принадлежности к разным видам в том случае, если бы сравнивались выборки, взятые из одного место-

обитания [Старобогатов, 19776]. В нашем случае, однако, речь идет о выборках, в которых объединены особи, взятых в различных водоемах, принадлежащих одному и тому же типу. Дискриминантный анализ только примерно в половине случаев позволяет надежно различать беззубок, взятых из водоемов различного типа (табл. 2), и в пространстве двух первых канонических осей промеренные особи образуют единое «облако» точек (рис. 4). Показатель

уровня дискриминации Уилкса (λ) составил 0.67. Поэтому речь может скорее идти о внутривидовой экологической пластичности раковин беззубок, обитающих в различных гидрологических условиях. Это явление в семействе Unionidae неоднократно обсуждалось в литературе [Жадин, 1938; Майр, 1947; Алимов, 1981; Саенко и др., 2005; Schnitter, 1922].

Возможно, модификационное уменьшение выпуклости раковины при обитании в текучих водах проявляется у различных видов беззубок и приводит к образованию «речных», «озерных», «ручьевых» и т.п. внутривидовых морф [Schnitter, 1922]. По-видимому, именно фактор течения является ведущим при формировании уплощенных и менее высоких раковин утиной беззубки при обитании в реках. Придаточные водоемы, постоянно или временно сообщаемые с руслом реки, имеют замедленное течение, что делает условия существования в них сходными с таковыми

Таблица 1

Средние значения стандартных промеров раковин *Colletopterum anatinum*
из местообитаний различного типа и значения t-критерия Стьюдента

Table 1

Mean values of the standard measurements of *Colletopterum anatinum* shells
from waterbodies of different type and values of Student's t-test

Признак	Местообитание	Среднее значение признака, мм*	t	p**
Длина раковины	Реки	6.65±0.35	0.96	0.35
	Озера	7.04±0.38		
	Придаточные водоемы	7.02±0.38	0.07	0.95
	Озера	7.04±0.38		
	Реки	6.65±0.35	1.50	0.135
	Придаточные водоемы	7.02±0.38		
Высота раковины	Реки	4.03±0.22	1.91	0.032
	Озера	4.47±0.43		
	Придаточные водоемы	4.36±0.19	0.49	0.63
	Озера	4.47±0.43		
	Реки	4.03±0.22	2.29	0.024
	Придаточные водоемы	4.36±0.19		
Выпуклость раковины	Реки	1.97±0.14	2.13	0.021
	Озера	2.29±0.28		
	Придаточные водоемы	2.11±0.14	1.21	0.24
	Озера	2.29±0.28		
	Реки	1.97±0.14	1.42	0.157
	Придаточные водоемы	2.11±0.14		

* Приведены 95%-ные доверительные интервалы.

** Полужирным шрифтом выделены статистически достоверные различия при 95%-ном уровне значимости.

Таблица 2

Результаты дискриминантного анализа раковин *Colletopterum anatinum*
водоемов Западной Сибири

Table 2

Results of discriminant analysis of *Colletopterum anatinum* shells from
the Western Siberia waterbodies

Группа (фактическая)	Доля правильно классифицированных объектов, %	Группа (предсказанная)		
		речная	озерная	придаточных водоемов
Речная	54.5	18	4	11
Озерная	43.4	4	23	26
Придаточных водоемов	66.1	2	18	39
В среднем	54.6			

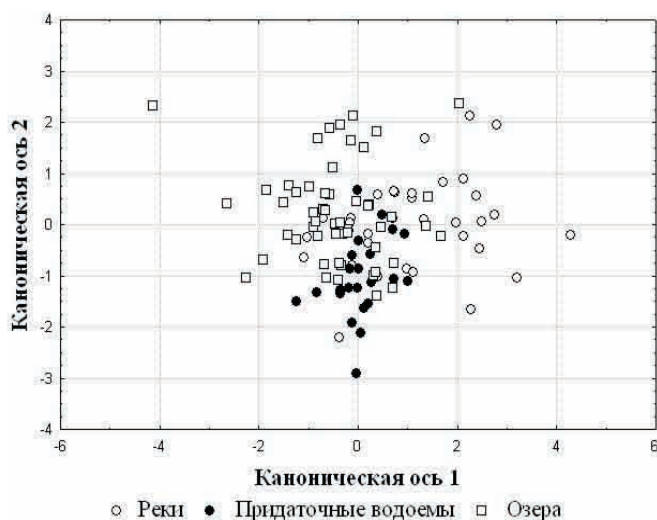


Рис. 4. Расположение особей *Colletopterum anatinum* из водоемов различного типа в пространстве первой и второй канонических осей.

Fig. 4. Positions of *Colletopterum anatinum* individuals in projection on the two first canonical roots.

в озерах, что, вероятно, сказывается на пропорциях раковин беззубок. Уменьшение высоты раковины при обитании на течении отмечено также у представителей вида *C. piscinale* из верховий Енисея [Саенко и др., 2005].

Ещё один вид беззубки, *C. rostratum* (Rossmässler, 1836), указываемый для водоемов Сибири [Богатов и др., 2005], в просмотренных сборах с территории Западной Сибири не обнаружен. В коллекции МВМС хранятся две раковины этого вида, собранные в бассейне Печоры (устье ручья Шельяшор, правый приток р. Усы, см. рис. 1Е). Стоит отметить, что в бассейне нижней Оби беззубки не обитают [Долгин, 2001], тогда как в бассейнах рек крайнего северо-востока европейской части страны, сопредельных с последним, униониды присутствуют и представлены не только беззубками, но и видами рода *Unio* Philipsson, 1788 [Лешко, 1998]. Вероятно, роль барьера, препятствующего про-

никновению беззубок из северной Европы в северную часть Западной Сибири, играет Уральский хребет, наивысшие вершины которого находятся именно в северной части. Напротив, на Южном и Среднем Урале высота горного хребта значительно ниже, а истоки рек, принадлежащих бассейнам рек Волги и Оби, в некоторых участках смыкаются, что создает благоприятные условия для расселения моллюсков из Европы в восточном направлении [Винарский, Гребенников, рукопись].

Таким образом, можно предположить, что современная фауна беззубок рода *Colletopterum* Западной Сибири сформировалась за счет расселения европейских видов через территорию Среднего и Южного Урала, а также равнинные территории северного Казахстана [Старобогатов, 1970]. В дальнейшем распространение видов шло по югу средней Сибири на восток до Байкала, и на север – вниз по течению крупных сибирских рек. Остается пока неясным, почему беззубкам не удалось проникнуть таким путем в бассейн нижней Оби, и какие факторы могут лимитировать расселение этих животных в северном направлении в Западной Сибири. Присутствие вида *C. ponderosum* в низовьях Енисея, где он проходит севернее Полярного круга [Долгин, 2001], свидетельствует, что ухудшение термических условий на севере Сибири само по себе не может служить препятствием для проникновения беззубок в бассейн нижней Оби.

Благодарности

Авторы признательны к.б.н. Р.К. Мельниченко (Житомирский государственный университет, Украина), к.б.н. Н.В. Сверловой (Государственный природоведческий музей НАНУ, Львов, Украина), М.Е. Гребенникову (Институт экологии растений и живот-

ных УрО РАН, Екатеринбург), Katrin Schniebs (Museum für Tierkunde, Dresden, Germany) и Michal Novák (Czechia) за передачу в коллекцию МВМС сравнительного материала по беззубкам восточной Европы.

Литература

- Алимов А.Ф. 1981. Функциональная экология пресноводных двустворчатых моллюсков. Л.: Наука. 248 с.
- Андреев Н.И., Каримов А.В. 2003. Моллюски семейства Unionidae (Mollusca, Bivalvia) бассейна среднего течения Иртыша // Естественные науки и экология: Ежегодник Омского государственного педагогического университета. Омск: Изд-во ОмГП. Вып. 7. С. 101–106.
- Благовидова Л.А. 1969. Особенности распространения моллюсков в Новосибирском водохранилище // Вопросы малакологии Сибири. Томск: Изд-во ТГУ. С. 113–116.
- Богатов В.В., Старобогатов Я.И., Прозорова Л.А. 2005. Моллюски рода *Colletopterum* (Anodontinae, Bivalvia) России и сопредельных территорий // Зоологический журнал. Т. 84, вып. 9. С. 1050–1063.
- Богачев В.В. 1963. О былом распространении моллюсков в Сибири и Казахстане // Материалы по истории фауны и флоры Казахстана. Алма-Ата: Изд-во АН КазССР. Вып. 4. С. 214–217.
- Внуковский В.В. 1929. К фауне моллюсков Сибири // Известия Западно-Сибирского отдела Русского Географического общества, Омск. Вып. 6. С. 51–55.
- Долгин В.Н. 2001. Пресноводные моллюски Субарктики и Арктики Сибири. Дис... докт. биол. наук. Томск. 423 с.
- Жадин В.И. 1938. Семейство Unionidae // Фауна СССР. Моллюски. М.–Л.: Изд-во АН СССР. Т. 4, вып. 1. 170 с.
- Затравкин М.Н., Богатов В.В. 1987. Крупные двустворчатые моллюски пресных и солоноватых вод Дальнего Востока СССР. Владивосток: ДВО АН СССР. 152 с.
- Зыкин В.С. 1979. Стратиграфия и униониды плиоцена юга Западно-Сибирской равнины. Новосибирск: Наука. 106 с.
- Иоганзен Б.Г. 1951. Пресноводные моллюски окрестностей Томска // Труды Томского государственного университета. Т. 115. С. 291–302.
- Корнюшин А.В. 2002. О видовом составе пресноводных двустворчатых моллюсков Украины и стратегии их охраны // Вестник зоологии. 36, № 1. 9–23.
- 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.
- Лешко Ю.В. 1998. Моллюски // Фауна европейского Северо-Востока России. СПб.: Наука. Т. 5, часть 1. 168 с.
- Мадерни У.Н. 1974. О наиболее вероятных причинах вымирания унионид и вивипарид в Казахстане и Западной Сибири // Биостратиграфический сборник. Вып. 5. С. 185–191.
- Майр Э. 1947. Систематика и происхождение видов. М.: Гос. изд-во иностранной литературы. 504 с.
- Саенко Е.М., Богатов В.В., Засыпкина М.О. 2005. Беззубки (Bivalvia, Anodontinae) верхнего Енисея // Бюллетень Дальневосточного малакологического общества. Вып. 9. С. 127–136.
- Старобогатов Я.И. 1970. Фауна моллюсков и зоогеографическое районирование континентальных водоемов. Л.: Наука. 372 с.
- Старобогатов Я.И. 1977а. Класс брюхоногие моллюски Gastropoda // Определитель пресноводных беспозвоночных Европейской части СССР (планктон и бентос). Л.: Гидрометеоиздат. С. 152–174.

- Старобогатов Я.И.* 1977б. О соотношении биологической и типологической концепций вида // Журнал общей биологии. 1977. Т. 38, вып. 2. С. 157–166.
- Старобогатов Я.И.* 1986. Фауна озер как источник сведений об их истории // Общие закономерности возникновения и развития озер. Методы изучения истории озер. Л.: Гидрометеиздат. С. 33–50.
- Старобогатов Я.И., Иззатулаев З.И.* 1984. Двустворчатые моллюски семейства Unionidae Средней Азии // Бюллетень МОИП. Отдел биологический. Т. 89, вып. 5. С. 74–81.
- Старобогатов Я.И., Прозорова Л.А., Богатов В.В., Саенко Е.М.* 2004. Моллюски // Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. СПб.: Наука. Т. 6. С. 9–492.
- Фролова Е.С.* 1984. Пресноводные моллюски Северного Казахстана и их роль в биомассе бентоса в природных комплексах // Заметки по фауне и флоре Сибири. Томск: Изд-во ТГУ. С. 42–50.
- Чернышев А.В.* 2004. Родовая систематика наяд (Bivalvia, Unionida) Дальнего Востока России // Бюллетень Дальневосточного малакологического общества. Вып. 8. С. 5–16.
- Mozley A.* 1936. The freshwater and terrestrial Mollusca of Northern Asia // Transactions of Royal Society of Edinburgh. V. 58. P. 605–695.
- Prozorova L.A., Bogatov V.V.* 2006. Large bivalve molluscs (Bivalvia, Unioniformes) of Lake Baikal // Hydrobiologia. V. 568, supplement. P. 201–205.
- Schnitter H.* 1922. Die Najaden der Schweiz mit besonderer Berücksichtigung der Umgebung Basels. Aarau: Sauerländer und Co. Verlag. 197 S.
- Westerlund C.A.* 1876. Sibiriens Land- och Sötvatten Mollusker // Konglige Svenska Vetenskaps-akademiens Handlingar. Bd. 14, N 2. S. 1–112.
- Westerlund C.A.* 1884. Land- och Sötvatten-Mollusker insamlade under Vega-Expeditionen af O. Nordqvist och A. Stuxberg // Vega-Expeditionens vetenskapliga iakktagelser. Stockholm: Bejer. Bd. 4. S. 143–220.

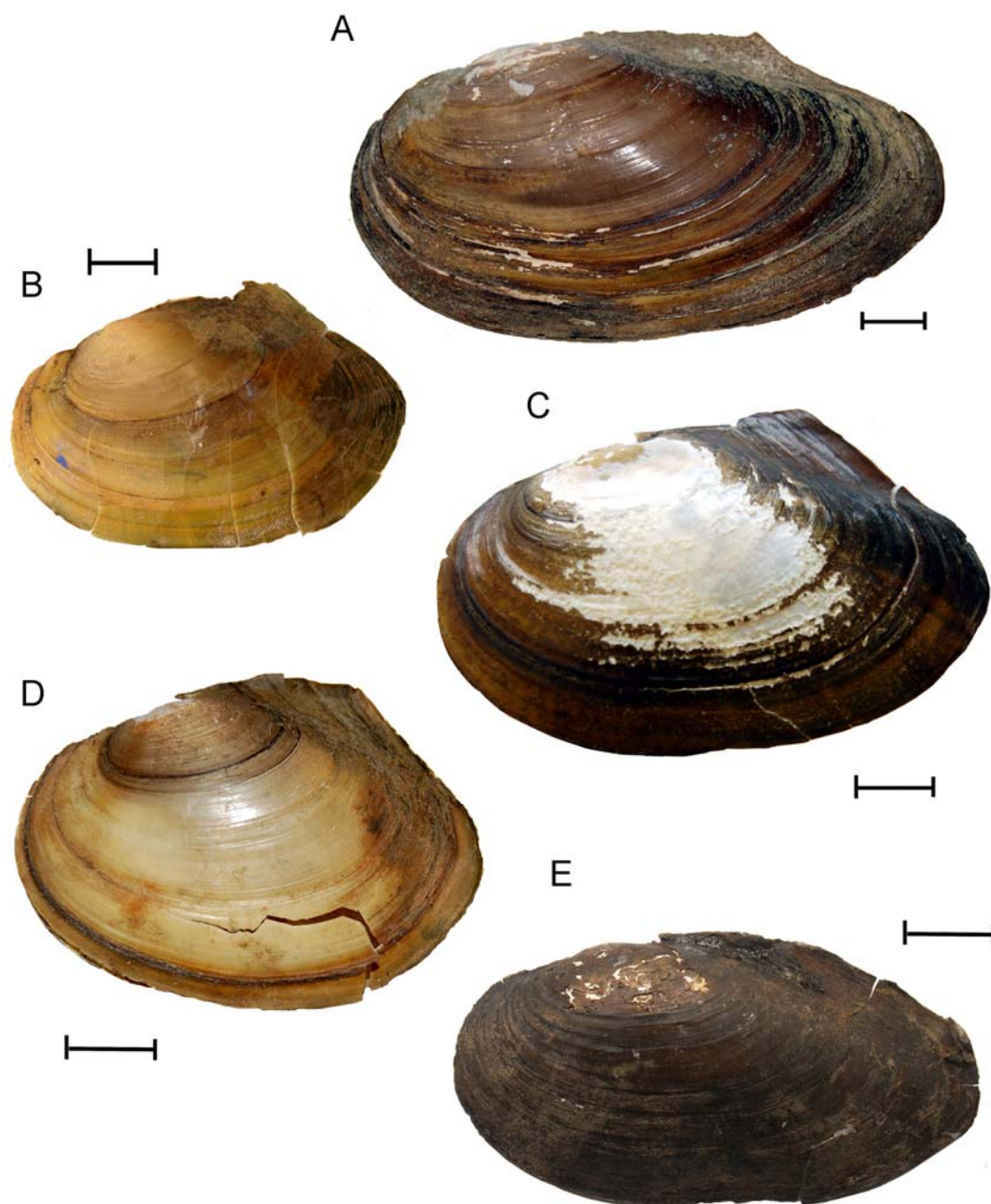


Рис. 1. Раковины моллюсков рода *Colletopterum* водоемов Западной Сибири. **A.**, *Colletopterum ponderosum*. **B.**, *C. nilssonii*. **C.**, *C. piscinale*. **D.**, *C. anatinum*. **E.**, *C. rostratum*. Масштабная линейка 1 мм.

Fig. 1. Shells of molluscs of the genus *Colletopterum* of the Western Siberian waterbodies. **A.**, *Colletopterum ponderosum*. **B.**, *C. nilssonii*. **C.**, *C. piscinale*. **D.**, *C. anatinum*. **E.**, *C. rostratum*. Scale bar 1 mm.