

А К А Д Е М И Я    Н А У К    С С С Р

---

СЕДЬМОЕ ВСЕСОЮЗНОЕ СОВЕЩАНИЕ ПО ИЗУЧЕНИЮ МОЛЛЮСКОВ

**МОЛЛЮСКИ  
СИСТЕМАТИКА, ЭКОЛОГИЯ  
И ЗАКОНОМЕРНОСТИ  
РАСПРОСТРАНЕНИЯ**

**АВТОРЕФЕРАТЫ ДОКЛАДОВ**

*СБОРНИК СЕДЬМОЙ*



**«НАУКА»**  
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ  
1983

А К А Д Е М И Я      Н А У К      С С С Р

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ

НАУЧНЫЙ СОВЕТ ПО ПРОБЛЕМЕ БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ  
ОСВОЕНИЯ, РЕКОНСТРУКЦИИ И ОХРАНЫ ЖИВОТНОГО МИРА

---

СЕДЬМОЕ ВСЕСОЮЗНОЕ СОВЕЩАНИЕ ПО ИЗУЧЕНИЮ МОЛЛЮСКОВ

Ленинград, 5—7 апреля 1983 г.

**МОЛЛЮСКИ**  
**СИСТЕМАТИКА, ЭКОЛОГИЯ**  
**И ЗАКОНОМЕРНОСТИ**  
**РАСПРОСТРАНЕНИЯ**  
**АВТОРЕФЕРАТЫ ДОКЛАДОВ**

*СБОРНИК СЕДЬМОЙ*



ЛЕНИНГРАД

«НАУКА»

ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

1983

The U.S.S.R. Academy of Sciences  
Zoological Institute

Seventh Meeting on the Investigation of Molluscs

M O L L U S C S  
THEIR SYSTEMATICS, ECOLOGY AND DISTRIBUTION

Abstracts of Communications

Edited by I.M.Likharev

Под редакцией И.М.Лихарева

М 2005000000-540  
042(02)-83 Без объявления

© Зоологический институт  
Академии наук СССР,  
1983 г.

К вопросу о единстве Amphineura (Mollusca)

Д.Л.ИВАНОВ

(Зоологический музей Московского университета)

On the unity of Amphineura (Mollusca)

D.L.Ivanov

В 1876 г. Мюринг установил тип боконорвных — *Amphineura*, в который объединил *Loricata* и *Aplousophora*. В дальнейшем эту группу рассматривали как подтип в типе *Mollusca*. В последнее время некоторые исследователи считают, что этот подтип неоднороден и либо разделяют его на две группы разного ранга: подтип *Scutopoda* и надкласс *Heterotecta* в пределах подтипа *Adenopoda* (Salvini-Plawen, 1980), либо вообще не выделяют таксонов подтипового ранга для типа *Mollusca*.

Однако боконорвные отличаются от остальных моллюсков целым комплексом признаков.

1. На личиночных стадиях у *Amphineura* закладываются только зачатки церебрального нервного скопления в виде 2-3 пар очагов пролиферации нервных элементов (Иванова-Кавас, 1977) и одна пара продольных стволов с диффузным плексусом между ними; плевровисцеральные стволы появляются позднее как выросты церебрального ганглия (Миничев, Сиренко, 1979). Развитие ганглиев у боконорвных, в отличие от остальных моллюсков, прослеживается в основном в филогенезе.

2. У боконорвных, по-видимому, первично отсутствует раковинная железа. Перистоэтракума нет. Пластинки и спикулы частично перекрываются кутикулой, в состав которой входят и белки, сшитые хитином (Kniprath, 1980).

3. В отличие от остальных моллюсков, у боконорвных зачатки пластинок и спикул покрыты клетками, так что секрета кальция и выделение кутикулы разобщено (Kniprath, 1980).

4. У *Polyplocophora* каждая пластинка "раковинная" образуется слиянием многочисленных прямоугольных известковых чешуек, рост которых происходит путем добавления известки с заднего и переднего краев (Миничев, Сиренко, 1979; Kniprath, 1980). Среди *Aplousophora* у *Nematomenia* на личиночных стадиях имеются за-

чатки 7 дорсальных пластин, составленных из прямоугольных спикул (Privot, 1892). Число ларвальных пластин соответствует числу пластин у некоторых *Paleoloricata*, а у современных *Loricata* восьмая пластина закладывается последней. Для остальных моллюсков множественная закладка раковины не отмечалась.

5. В отличие от остальных моллюсков, у боковервных наибольшее развитие достигает средний участок мантии (перинотум), который покрыт плотной кутикулой и имеет специфическое вооружение из известковых спикул, которые более ни у кого из моллюсков не встречаются.

6. Половая железа *Amphineura* развивается из двух разрастающихся перикардия, которые обособляются в форме двух плотных тяжей. Позднее в них образуются полости (Иванова-Казас, 1977). В дальнейшем у *Polyplocophora* гонады теряют связь с перикардием, а у *Aplacophora* она сохраняется, за исключением *Phylloenia cognatentata*, у которой имеются настоящие гонодукты. Следовательно, для *Amphineura*, в отличие от остальных *Mollusca*, характерна первичная связь гонады с перикардием и вывод половых продуктов через перикардий.

7. Для боковервных, в отличие от остальных *Mollusca*, характерно наличие радулы с неопознанной дифференциацией базальной мембраны (Иванов, Цетлин, 1981).

Каждый из перечисленных признаков вполне мог развиваться на основе конвергенции, но если их рассматривать в комплексе, то логичнее предположить, что подтип *Amphineura* Ihering, 1876 — генетически единая группа в типе *Mollusca*.

Становление отрядов *Solemyida* и *Musculida*, составляющих надотр. *Protobranchia*, происходило в основном независимо, и непосредственных связей между ними не обнаруживается. Для небольшого отр. *Solemyida* характерно сочетание архаичных особенностей с чертами высокой специализации. Строение членов отр. *Musculida* более однородно, и бытовые системы отряда строятся на базе небольшого числа признаков. Фазеолюидный или радиидентонидный замок отделяет подотр. *Radiidentina* от подотр. *Musculina*, члены которого имеют нукулоидный замок. Подавляющее большинство современных видов относится к подотр. *Musculina*, в составе которого имеется ряд групп, четко диагностирующихся признаками различного порядка (например, *Musculidae* — наличие перламутрового слоя; *Tindariidae* — своеобразная организация заднего края мантии; *Pristiglossidae* — наличие сивового водотока; род *Pseudotindaria*, вся организация которого говорит о необходимости его обособления в самостоятельное семейство). Если не считать эти группы, остается обширный набор родов, принадлежащий комплексу *Malletiidae* + *Musculanidae*; вместе с *Musculidae* они составляют основную массу видов и родов *Protobranchia*. Если эволюция *Musculidae*, сохраняющих удивительную однородность строения мягкого тела, пошла по пути частных преобразований замка, лигамента и наружной скульптуры, то разнообразие *Malletiidae* + *Musculanidae* касается как конхологических, так и анатомических особенностей.

Наибольшее разнообразие обнаруживается в сифонном аппарате, где выделяются 4 типа строения сифонов: 1) оба сифона открыты снизу; 2) верхний сифон замкнут, нижний с вентральной стороны открыт; 3) оба сифона замкнуты; 4) имеется лишь один верхний, полностью замкнутый сифон. В пределах способов 1 и особенно 2 существуют две модификации, возможно не связанные между собой непосредственно: здесь различаются ресничные смыкания краев сифональных трубок (Yonge, 1939) и сопряжение, сравнимое с застежкой «молния». Думается, что если ресничное смыкание можно расценить как транзитную стадию на пути создания цельной трубки, то морфологическое сопряжение имеет самостоятельную ценность: если трубка имеет ограниченную пропускную способность, то при наличии сопряжений сифон может функционировать и как трубка, и как

желоб, пропускная способность которого выше, чем у трубки.

В строении лигамента у *Malletiidae* + *Musculanidae* также обнаруживается разнообразие. По существу, для *Malletiidae* характерно наличие наружного лигамента, а для *Musculanidae* - внутреннего. Однако исследование большого числа видов показывает, что легко можно построить морфологические ряды, в которых прослеживалось бы постепенное проникновение наружного лигамента в пространство между створками, обеспечиваемое и сопровождаемое формированием резиллифера. Кроме того, имеются формы с наружной и внутренней частями лигамента, развитыми примерно в равной степени.

Существенно, что любому варианту строения лигамента соответствует полный или почти полный набор вариантов организации сифонов, и наоборот: среди форм с каждым из 4 вариантов строения сифонов существуют виды как с наружным, так и с внутренним лигаментом.

Таким образом, современные *Protobranchia* представляют собой обширный набор форм, эволюция которых шла на базе однотипной организации двумя путями, осуществлявшимися многократно, параллельно и независимо: формированием внутреннего лигамента взамен наружного и образованием замкнутых (морфологически или функционально) сифонов. Эти процессы наблюдаются не только в пределах *Musculina*, но касаются надотряда в целом.

Несколько слов о функциональной интерпретации наиболее заметных и постоянных признаков. Самый распространенный тип замка среди *Protobranchia* - нукулоидный. Очевидно, что для выполнения традиционной роли замка у *Bivalvia* наличие столь большого числа зубов не нужно, особенно если учесть малые размеры большинства видов и обитание на больших глубинах. По-видимому, нукулоидный замок - эффективное средство предотвращения попадания частиц любого размера в пространство между мантией и раковинной. При открытой раковине система зубов образует частую решетку, между элементами которой располагаются выросты края мантии; в совокупности получается мягкая перегородка, армированная жесткими элементами, наглухо изолирующая экстрапаллиальную полость от внешней среды.

Выше отмечалась общая тенденция к формированию пары сифонов. Добывание пищи с помощью лабиальных пальцев исключает допущение, что через вводной сифон поступает частицы пищи, поэтому роль его - только дыхательная. Открытая почти по всему периметру мантия создает достаточные возможности для водообмена, и роль выводного сифона заключается главным образом в удлинении ректума: анальное отверстие направлено непосредственно в просвет сифона, который, таким образом, служит продолжением прямой кишки и нужен за-

тем, чтобы отвести фекалии по возможности дальше от того места, с которого придатки лабмальных пальцев собирают детрит.

Наконец, в чем причина неоднократной замены наружного лигамента внутренним. Их несколько: 1) возможности к увеличению объема эластичного вещества при резиллуме больше, чем при наружном лигаменте; 2) внутренний лигамент дает концентрированное усилие, а при наружном это усилие рассредоточено по всей длине; 3) наружный лигамент препятствует сильному развитию макушек; 4) внутренний лигамент изолирован от воздействия внешних отрицательных факторов и не может быть поврежден без разрушения самой раковины.

Система двустворчатых моллюсков надотряда *Septibranchia*  
О.А.СКАРЛАТО, Я.И.СТАРОБОГАТОВ  
(Зоологический институт АН СССР, Ленинград)  
*System of the bivalve molluscs*  
*of the superorder Septibranchia*  
O.A.Scarlato, Ya.I.Starobogatov

Особенность септибранхных двустворчатых моллюсков – крайнее однообразие их конхологических черт. Для каждого из 3 современных отрядов этого надотряда (Скарлато, Старобогатов, 1979) характерны всего 1–2 типа раковин. Замки вообще отличаются друг от друга лишь степенью редукции (т.е. отрицательными особенностями), причем даже самый полный замок столь редуцирован, что трудно заключить, происходит ли он от гетеродонтного или от прегетеродонтного замка (последнее предположение нам кажется более правдоподобным). Довольно однообразны и лигаменты – это или краевой, видимый снаружи (у вымерших *Fordillidae* и современных поромнионных форм), или с развитым резиллумом и литодесмой (у современных вертикордионных и куспидарионных форм). В то же время накопившиеся анатомические данные (из более поздних: Knudsen, 1970; Allen, Turner, 1974; Bernard, 1974; Иванова, 1977; Allen, Morgan, 1981; Morton, 1982) говорят о довольно значительном таксономическом разнообразии представителей надотряда. Из этого правомерно заключить, что обычные конхологические основы разделения родов двустворчатых моллюсков к септибранхным неприменимы, и насущной задачей представляется разработка новых, специально для обсуждаемого надотряда.

Для разграничения семейств и таксонов более высокого ранга мы предлагаем воспользоваться анатомическими особенностями, и в первую очередь строением жаберного аппарата – септы – органа,

наиболее характерного для представителей надотряда. Это тем более удобно, что септибранхий изучены анатомически гораздо полнее других двустворчатых моллюсков.

В настоящее время твердо установлено (Allen, Morgan, 1981), что септа образовалась главным образом за счет внутренних полужабр и, вероятно, исходящих колен их филamentos. К изложенному в только что цитированной работе можно добавить следующее. Гипотеза Аллена и Моргана о происхождении постеродорсальных септальных мускулов от мимечных волокон филamentos наружной полужабры вполне применима к поромиидным формам, тем более что заднюю группу септальных отверстий у *Cetosconchidae* тогда легко связать с межфилamentosными просветами наружной полужабры. Напротив, задняя септальная мускулатура куспидарионидных форм, по-видимому, иного происхождения. Судя по топографии, постеролатеральные мускулы (а у низших куспидарионидов только они и представлены в задней части септы) — дериват мускулатуры межсифональной перегородки. Далее, для увеличения эффективности работы септы возникают постеродорсальные мускулы, вероятнее всего за счет концентрации задних волокон латеральных мускулов, и надобность в постеролатеральных мускулах отпадает, что ведет к их постепенной редукции (Allen, Morgan, 1981). Латеральные септальные мускулы, первоначально диффузные, и даже после обособления постеродорсальных мускулов прикрепляющиеся в общем вдоль линии, концентрируются в две пары тяжей. Ряд существенных различий заметен и в расположении септальных отверстий (сетчатые окна, группы отверстий, ряд из равного числа отверстий).

Использование основных особенностей жаберного аппарата позволяет группировать вертикардиидные формы в два подотряда по степени развития наружных полужабр и строению желудка (Иванова, 1977), а одну небольшую группу, представители которой имеют сплошную септу, даже сблизить с куспидарионидными формами, выделив их там в особый подотряд. Различия в строении септы в пределах куспидарионидных форм дают основание делить их на несколько семейств, группируемых в два надсемейства; третье надсемейство составляют эоценовые куспидариониды с развитым перламутром (за что их часто вопреки форме раковины относят к поромиидам). По аналогичным причинам поромиидные формы также приходится группировать в 2 надсемейства и 4 семейства.

Родовой систематики мы здесь не касаемся, считая, что она нуждается в тщательной разработке. Группируя по семействам преимущественно известные в литературе роды, мы тем не менее вынуждены установить ряд новых в тех случаях, когда представители од-

ного традиционного конхологического рода попадают в разные семейства. Вымерший отряд конокардионидов уже обсуждался ранее (Старо-богатов, 1977). Он более разнообразен в отношении строения раковины и потому удобен для конхологической классификации. В отношении строения септы его представителей можно отметить, что тут наблюдается те же два типа размещения латеральных септальных мускулов, что и у куспидарионидных форм: по линии или в виде нескольких пучков.

В предлагаемой ниже системе мы при каждом из родов обозначаем его геологический возраст сокращенным латинским названием периода (при этом R - современная эпоха). Кроме того, для предотвращения совпадения названий отрядов и подотрядов с родовыми названиями мы используем стандартные концевки, необычные в малакологии, но принятые в систематике других групп животных: для подотряда - *-oidei*, для отряда - *-iformes*, для надотряда - *-iformii*, предлагая в дальнейшем широко употреблять их и в малакологии, как более удобные.

Надотр. *Septibranchia* Pilsener, 1889 (= *Conocardiiiformii* Neumayr, 1891).

Отр. *Verticordiiformes* Scarl. et Star., 1971.

Подотр. *Fordilloidei* Pojeta, 1975.

Набры из двух полунабры, дорсальный выступ в желудке имеется.

Надсем. *Fordilloidea*. *Fordillidae* Pojeta, 1975: *Fordilla* Barande, 1881 - См., *Neofordilla* Krasilova, 1977 - O.

Надсем. *Parilimyzoidea*. *Parilimyzoidea* Morton, 1981: *Procardia* Meek, 1871 - J-Cr, *Bucardiomya* Rollier in Cossmann, 1912 - J-Pg, (?) *Triplicosta* Cooper, 1897 - Pg, *Parilimyza* Melvill et Standen, 1899 - R, *Panacca* Dall, 1905 - R, *Mipponipanacca* Habe, 1977 - R.

Надсем. *Buciroidea*. *Buciroidea* Dall, 1894: *Buciroa* Dall, 1881 - R, *Acreuciroa* Thiele et Jaekel, 1931 - R, *Kurimuia* Marwick, 1942 - Pg; *Lyonsiellidae* Scarl. et Star., 1971: *Lyonsiella* G. Sars, 1872 - R, *Proagorina* Iredale, 1930 - R, *Rectilyonsiella* gen.n. (типовой вид *Lyonsiella compressa* Allen et Turner, 1974. Раковина прямоугольная, вытянутая, плоская, скульптура из небольших приподнятых расставленных радиальных линий, замок без зубов) - R; *Pollicordiidae* Scarlato, 1980: *Hallicardia* Dall, 1895 - R, *Hallicardiessa* Dall, 1913 - R, *Vertisphaera* Iredale, 1930 - R, *Pollicordia* Dall, Bartsch, Rehder, 1939 - R (в этот же род мы пока включаем и род *Latebranchia* Иванова, gen.n., диагноз см.: Иванова, 1977, с. 189, типовой вид *Pollicardia obliquaeovata* Иванова, 1977 обозначен Ивановой здесь).

Подотр. *Verticordioides* Scarl. et Star., 1971.

Набры состоят только из внутренних полунабры и иногда руды-

ментов задней части наружных, дорсального выступа в желудке нет.

*Spinolyonasiellidae* fam.n. Раковина прямоугольная того же типа, что и у *Lyonsiella*, с сильно выступающими прозогирными макушками, поверхность ее с шипиками, расположенными в радиальные ряды, радиальная скульптура отсутствует или состоит из заднего килевого перегиба и нескольких ребер около него, замок без зубов: *Spinolyonasiella* gen.n. (типовой вид *Lyonsia formosa* Jeffreys, 1881. Раковина с умеренно смещенными вперед макушками и слабо согнутым спинным краем, радиальные ребра выражены) - R, *Alleni-cordia* gen.n. (типовой вид *Pecchiolia subquadrata* Jeffreys, 1881. Раковина с резко прозогирными и сильно смещенными вперед макушками с сильно изогнутым, особенно вперед макушек спинным краем, радиальные ребра отсутствуют) - R; *Verticordiidae* Stoliczka, 1871: *Verticordia* Sowerby, 1844 (с подродом *Spinopella* Iredale, 1930) - Pg-R, *Vertambitus* Iredale, 1930 - R, *Haliris* Dall, 1886 (с подродом *Setaliris* Iredale, 1930) - R, *Pecchiolia* Savi et Meneghini in Murchison, 1850 - Pg-Mg, *Trigonulina* Orbigny, 1846 - R, *Simplicicordia* Kuroda et Habe, 1971 - R, *Laevicordia* Seguenza, 1876 - Ng - R, *Angustibranchia* Ivanova, gen.n. (диагноз см.: Иванова, 1977, с.177-180, типовой вид *Policardia rectangulata* Ivanova, 1977, обозначен Ивановой здесь) - R.

Отр. *Conocardiiformes* Neumayr, 1891.

Подотр. *Eopterioides* subordo n.

Створки раскрываются действием лигамента и замыкаются I-2 аддукторами, септальные мускулы прикрепляются к створкам тремя парами пучков.

Надсем. *Eopterioides*. Аддукторов 2. *Eopteriidae* Miller, 1889: *Eopteria* Billings, 1865 - O; *Stolidotidae* Starob., 1977: (?) *Mynona* Kobayashi, 1935 - Cm, *Boischyrina* Kobayashi, 1933 - O, *Maminka* Barr., 1881 - O-S, *Stolidotus* Hede, 1915 - S.

Надсем. *Pseudotechnophoridae*. Аддуктор I. *Pseudotechnophoridae* Starob., 1977: *Pseudotechnophorus* Kobayashi, 1933 - O.

Подотр. *Conocardioides* Neumayr, 1891.

Створки малоподвижны, в живом состоянии закрыты и лишь раздвигаются по мере роста, аддукторы редуцированы, септальные мускулы не собраны в пучки и прикрепляются вдоль линии.

Надсем. *Euchasmatoidea*. *Wanwanidae* fam.n. Килевой перегиб слабый: *Wanwania* Kobayashi, 1933 - Cm-O, *Wanwanella* Kobayashi, 1933 - O, *Wanwanoides* Kobayashi, 1933 - O, *Apoptopegma* Foij., G.-T., Sherg., 1977 - O; *Euchasmatidae* Starob., 1977: *Euchasma* Billings, 1865 - O, *Euchasmella* Kobayashi, 1933 - O,

*Pseudeuchasma* Kobayashi, 1933 - O, *Tenka* Barr., 1881 - O-S, *Te - tinka* Barr., 1881 - S-D, *Conocardiopsis* Beushausen, 1895 - D.

**Надсем.** *Conocardioidae*. *Bransonidae* Poj. et Runn., 1976: *Bransonia* Poj. et Runn., 1976 - O-P, *Mulceodens* Poj. et Runn., 1976 - S-D, *Pseudoconocardium* Zavadowsky, 1960 - C-T; *Hippocardiidae* Poj. et Runn., 1976: *Hippocardia* Brown, 1843 - O-C, *Rhipidocardium* Fischer, 1887 - S, *Bigalea* Poj. et Runn., 1976 - S-D; *Conocardiidae* Miller, 1889: *Conocardium* Brown, 1835 - D-C, *Arceodomus* Poj. et Runn., 1976 - C-P.

**Подотр.** *Ribeirioides* Kobayashi, 1933.

**Надсем.** *Ribeirioidae*. Раковина овальная или вытянутая, с загнутым передним краем, без килей и радиальной скульптуры. *Ozomiidae* Starob., 1977: *Ozomia* Walcott, 1924 - O; *Ribeiriidae* Kobayashi, 1933: *Ribeiria* Sharpe, 1853 - Cm-O, *Pinnocaris* Etheridge, 1878 - Cm-O, *Ribeirina* Billings, 1865 - O.

**Надсем.** *Technophoridae*. Раковина четырехугольная, вытянутая, с резким килем и часто с радиальной скульптурой на зашлюзовом поле. *Technophoridae* Miller, 1889: *Kimoregma* Poj., G.-T., Sherg., 1977 - Cm, *Pleuroregma* Poj., G.-T., Sherg., 1977 - Cm, *Opikella* Runn. et Poj., 1974 - Cm, *Anisotechnophorus* Poj. et Runn., 1976 - O, *Technophorus* Miller, 1889 - O, *Myocaris* Salter, 1864 - O.

**Надсем.** *Ischyriinidae*. *Tolmachoviidae* Starob., 1977: *Cymatopregma* Poj., G.-T., Sherg., 1977 - Cm, *Tolmachovia* Now. et Kob., 1936 - O, *Ptychopregma* Poj., G.-T., Sherg., 1977 - O, *Pauroregma* Poj., G.-T., Sherg., 1977 - O; *Ischyriinidae* Kobayashi, 1933: *Ischyriina* Billings, 1866-O.

**Отр.** *Poromyiformes* Pelseneer, 1906.

**Надсем.** *Dermatomyoidea*. Септа с парными сетчатыми участками. *Dermatomyidae* fam. n. Сетчатых участков 2 пары: *Dermatomya* Dall., 1889 - R, *Ectorisma* Tate, 1892 - сюда мы включаем бо́льшинство видов рода *Poromya*, кроме группирующихся вокруг *P. granulata* (Nyst et Vestend.) - R, *Cetomya* Dall, 1889 - R, *Lioptis* Meek, 1864 - Cr, *Psilomya* White, 1874 - Cr, *Cymella* Meek, 1864 - Cr; *Perlaporomyidae* fam. n. Сетчатых участков I пара (средняя): *Perlaporomya* gen. n. (типовой вид *Poromya perla* Dall, 1908. Раковина квадратная с почти равными длиной и высотой; бугорки, покрывающие наружную поверхность, очень мелкие; заднее поле отделено слабым желобком; в правой створке подмакушечный зуб, в левой - выемка для него; сетчатый участок составлен 18-20 элементами) - R.

Надсем. Poromucoidea. Септа с парными группами отверстий. Cetoconchidae Ridewood, 1903 : Cetoconcha Dall, 1886 - R; Poromucidae Dall. 1886: Poromua Forbes, 1884 - R, Microporomua Sacco , 1901 - Mg.

Отр. Cuspidariiformes Scarl. et Star., 1971.

Подотр. Dalliscordioides subordo n.

Раковина вертикородного облика, входное сифональное отверстие очень крупное, окруженное многочисленными щупальцами, септа с двумя группами отверстий с каждой стороны (впереди и позади ноги), септальная мускулатура развита слабо и хорошо заметны пучки, соответствующие слиявшимся филаментам внутренней полу - кабры.

Dalliscordiidae fam.n. Раковина внутри перламутровая, септа с 4 парами отверстий: 2 пары в районе ротовой воронки и 2 пары позади ноги, задняя пара ротовых лопастей на значительном участке септы с септой: Dalliscordia gen.n. (типовой вид Lyonsiella alaskana Dall, 1895. Раковина округленно неправильно пятиугольная, усеченная на переднем крае и закругленная на заднем, скульптура из тонких радиальных нитей, замок без зубов. К этому же роду, возможно, относятся и Lushakovi Gorb. и Poliscordia ochotica Scarl.) - R.

Подотр. Cuspidarioides Scarl. et Star., 1971 .

Раковина куспидариидного облика, сифональные отверстия небольшие, так что оба они помещаются внутри ростра на конце сифона, септа с одной группой отверстий (4-20) с каждой стороны, сильно мускулистая, причем развиты в первую очередь 2 передние пары мускулов, кроме того имеются задние (1 или 2 пары) и латеральные ( ряд или 2 пары).

Надсем. Neaeoromucoidea. Neaeoromucidae fam. n. Раковина внутри перламутровая, задняя ее часть в той или иной мере вытянута в ростр, замок с одним подмакушечным зубом в каждой створке: Neaeoromua Cossmann, 1887 - Pg, Pseudocuspidaria Bames, 1951 - Pg.

Надсем. Protocuspidarioides. Protocuspidariidae fam. n. Раковина без перламутра, ростр короткий, так что задняя часть спинного края створки горизонтальная и прямая, замок без зубов или с одним передним зубом в одной или в обеих створках, септа включает свыше 10 пар коротких филментов, между которыми располагаются челювидные септальные отверстия: Bidentaria Allen et Morgan, 1981 - R, Protocuspidaria Allen et Morgan, 1981 - R , Edentaria Allen et Morgan, 1981 - R.

Надсем. *Cuspidarioidea*. *Halonymphidae* fam. n. Септальных отверстий 8-20 пар, из задних септальных мускулов имеются лишь постеролатеральные, латеральные септальные мускулы прикрепляются вдоль линии: *Halonympha* Dall et Smith, 1886 - R, *Allenineaera* gen.n. (типовой вид *Neaera circinnata* Jeffreys, 1881. Раковина овально-четыреугольная с коротким, прямым, резко обособленным роостром и прямым спинным краем, скульптура из тонких концентрических ребер) - R, *Ostoporina* gen.n. (типовой вид *Myonera ostorogova* Allen et Morgan, 1981. Раковина в задней части оттянута в длинный, закругленный на конце роостр, дорсальный и вентральный края последнего слегка вогнуты, скульптура из концентрических гребней, сильнее выраженных в передней части, замок без зубов) - R; *Cardiomyidae* fam.n. Септальных отверстий 4-5 пар, имеются и постеродорсальные и постеролатеральные септальные мускулы, латеральные септальные мускулы прикрепляются вдоль линии: *Cardiomya* A.Adams, 1864 - Cr-R, *Kurodamya* Okutani et Sakurai, 1964 - R, *Semicardiomya* gen. n. (типовой вид *Myonera demistriata* Allen et Morgan, 1981. Раковина в задней половине или в средней и задней части с радиальными ребрами, а в передней - с концентрическими; замок без зубов) - R, *Bathynaeaera* gen. n. (типовой вид *Cuspidaria hadalie* Knudsen, 1970. Раковина крайне уплощенная, с неясно обособленным, довольно коротким роостром и резкими радиальными ребрами в задней половине створок, замок без зубов) - R; *Myoneridae* fam.n. Септальных отверстий 4-5 пар, имеются только постеродорсальные септальные мускулы, латеральные септальные мускулы прикрепляются вдоль линии: *Jeffreysiomya* Nordsieck, 1969 - Cr-R, *Vulcanomya* Dall, 1886 - R, *Leiomya* A. Adams, 1864 - R, *Pseudoneaera* Sturany, 1902 - R, *Rhinoclama* Dall et Smith, 1886 - R, *Luzonia* Dall et Smith, 1890 - R, *Tergulina* Nowzky, 1939 - Pg, *Tropidomya* Dall et Smith, 1886 - R, *Borissia* Doncieux, 1911 - Pg, *Bowdenia* Dall, 1963 - Ng, *Rengia* Kuroda et Habe, 1971 - R, *Myonera* Dall et Smith, 1886 - R, *Plectodon* Carpenter, 1864 - Ng-R; *Cuspidariidae* Dall, 1886. Септальных отверстий 4-5 пар, имеются только постеродорсальные септальные мускулы, латеральные септальные мускулы собраны в две пары тяжелой, прикрепленных концами к створкам: *Cuspidaria* Nardo, 1840 - R - сюда мы относим только *C.cuspidata* (Oliv.), *C.jeffreysi* (Dall), *C.ventricosa* Verr. et Bush, *C.parkeri* Knuds., *C.barnardi* Knuds., - *Austroneaera* Powell, 1937 - R - сюда на основании формы раковины мы относим также *Rhinoclama abrupta* Allen et Morgan, 1981 и определяем систематическое положение рода на основании анатомических особенностей этого вида.

К вопросу об эволюции личиночных форм у двустворчатых моллюсков

В.В.МАЛАХОВ, Л.А.МЕДВЕДЕВА

( Институт биологии развития АН СССР, Москва;

Институт биологии моря ДВНЦ АН СССР, Владивосток)

On the problem of evolution of bivalvian larval forms

V.V.Malakhov, L.A.Medvedeva

Эмбриональное и личиночное развитие двустворчатых моллюсков изучено недостаточно полно, в особенности — раннее личиночное развитие до стадий велигера. Мы изучали эмбриональное и личиночное развитие двух широко распространенных видов двустворчатых моллюсков из Японского моря *Macra chinensis* и *Crassostrea gigas*. У обоих видов к активному плаванию в толще воды переходят стерробластулы, снабженные венчиком ресничек и зачатком аборального органа. В дальнейшем из потомков бластомеров  $X_1$  и  $X_2$  (производных первого соматобласта 2 $\phi$ ) развивается впяченный зачаток раковинной железы, а на вегетативном полюсе личинки формируется небольшой архентерон. В результате этих процессов образуется своеобразная личинка, имеющая крупный впяченный зачаток раковинной железы, небольшой архентерон с бластопором, открывавшимся вблизи вегетативного полюса, ресничными поясами и аборальным органом. Такая личинка *M.chinensis* активно плавает в толще воды около 5–6 ч, а *C.gigas* 6–8 ч. После выворачивания зачатка раковинной железы бластопор смещается далеко вперед к разросшемуся переднему венчику ресничек (прототроху) и личинка принимает облик трохофоры. Трохофорная личинка *M.chinensis* плавает в толще воды около 5–6 ч, после чего начинает формироваться зачаток раковины. У *C.gigas* зачаток раковины начинает образовываться почти сразу после выворачивания раковинной железы, и стадия трохофоры как таковая существует только в момент перехода от описанной выше своеобразной личиночной стадии к молодому велигеру.

Своеобразная личиночная стадия, описанная выше для обоих изученных видов, может оказаться широко распространенной у морских двустворчатых моллюсков. Понять происхождение такой личинки помогает сравнение развития *M.chinensis* и *C.gigas* с таковым примитивных двустворчатых моллюсков *Protobranchia*. В развитии *Protobranchia* формируется личинка, снабженная разросшейся эктодермой с несколькими ресничными поясами, под прикрытием которой проходит развитие до почти сформированного молодого моллюска. На

определенном отрезке этого развития под разросшейся эктодермой встречаем стадии, сходные по строению с указанными выше своеобразными личинками *M.chinensis* и *C.gigas*. Личинки *M.chinensis* и *C.gigas* это как бы "ободренные" перикарлими примитивных двустворчатых моллюсков. Поэтому можно предварительно предложить для них название - анакарлима. Разумеется, такое название будет справедливо, если допустить эволюцию личиночных форм двустворчатых моллюсков по следующей схеме: развитие с перикарлимой (как у *Protobranchia*) - развитие с анакарлимой и зачаточной трохофорой (как у *C.gigas*) - развитие с анакарлимой и трохофорой (как у *M.chinensis*) - развитие с эмбрионизованной анакарлимой и свободной трохофорой (как у *Dreissena*) - развитие с эмбрионизованными и анакарлимой и трохофорой, единственная свободная стадия - велигер. В настоящее время такая схема может рассматриваться как чисто предвзятельная и сугубо гипотетическая.

Организация и систематическое положение *Rissoacea*  
(*Gastropoda*, *Pectinibranchia*)

Л.В.СЛАВОШЕВСКАЯ

(Зоологический институт АН СССР, Ленинград)

Organization and systematic position of *Rissoacea*

(*Gastropoda*, *Pectinibranchia*)

L.V.Slavoshevskaya

Как показали анатомические исследования многих авторов, надсем. *Rissoacea* Thiele, 1929 включает моллюсков, резко различающихся по внутренней организации.

Специализированная задняя поперечная железа, возникающая у морских риссоидей в связи с адаптацией к обитанию в прибрежной зоне, представлена тремя морфологическими вариациями: 1) железистый отдел расположен в гемоцеле головы по бокам от нервного кольца, мерцательный выводной проток проходит в толще ноги (*Rissoiidae*, *Onobidae*, *Naurakiidae*, *Alvanidae*); 2) в толще ноги проходит железистая трубка, раздвоенная на переднем конце и не заходящая в голову (*Barleidae*, *Ancolidae*); 3) в толще ноги проходит мерцательный проток, в который открываются субэпителиальные одноклеточные железы (*Cinguloroidae*).

Будучи микрофагами, риссоидей обладает типичным для *Risso-poda* (= *Taenioglossa*) строением пищеварительного аппарата. По уровню его организации их можно разбить на три группы: 1) *Rissoiidae*, пищеварительный аппарат которых имеет ряд примитивных

черт (пищеводные железы, гастрический вырост, протостиль, мешок которого широко сообщается с кишкой); 2) большинство риссоидей, лишённые пищеводных желез, гастрического выроста и обладающие кристаллическим стебельком, мешок которого сообщается с кишкой щелевидным отверстием или, как у *Falsisigulidae*, полностью обособлен; 3) *Singuloreidae*, *Rissoellidae*, *Omaloguridae*, обладающие сильно упрощённым строением желудка (гастрический вырост, мешок кристаллического стебелька, тифловоли - отсутствуют) и сохранившие пищеводные железы и два протока печени, причем печеночный эпителий не разветвляется на трубочки. Радула этих моллюсков отличается от темноголосной радулы риссоидей формой зубов, а у *Rissoellidae* еще и количеством зубов в поперечном ряду.

В организации нервного аппарата риссоидей отражены почти все этапы централизации, свойственные *Pectinibranchia*. Церебральные и плевральные ганглии риссоидей слиты, за исключением *Bythinia* и *Truncatella*, у которых при достаточно высокой степени концентрации нервного аппарата сохраняются короткие цереброплевральные коннективы. Наибольшее различие проявляется в степени укорочения плевровисцеральной петли. Длинные и почти равные по величине коннективы, связывающие плевральные ганглии с интестинальными, обнаружены у *Rissoinidae*. У большинства риссоидей субинтестинальный ганглий приближен к левому плевральному, а супраинтестинальный сохраняет свое обычное место слева от пищевода. *Alasola*, *Bythinia*, *Truncatella* и *Acanthinacea* обладают столь укороченными коннективами, что оба интестинальных ганглия входят в состав окологлоточного нервного кольца, а у *Acanthinacea* к нему значительно приближен и висцеральный ганглий. Высшая степень концентрации нервного аппарата выражена у *Singuloreis* и *Skeneoreis*, у которых все ганглии плевровисцеральной петли входят в состав окологлоточного кольца, сохраняя, однако, четкую обособленность. У *Rissoellidae* и *Omaloguridae* процесс концентрациишел столь далеко, что их нервные аппараты приобрели строение, характерное для аутиневральной нервной системы *Opiathobranchia*.

Многообразие типов строения полового аппарата при почти одинаковой архитектонике остальных систем органов позволяет предположить, что ведущей системой в эволюции риссоидей (как и всего отряда *Discopoda*) является половой аппарат, развитие которого осуществлялось разными путями. Предки риссоидей были последовательными гермафродитами, в онтогенезе которых мужская фаза предшествовала женской. На ранних этапах эволюция мужских и жен-

ских половых аппаратов протекала независимо, что привело к возникновению разных комбинаций двух основных типов мужского и женского половых аппаратов. Позднее последовательный гермафродитизм сменяется раздельнополостью, прогрессивная дифференциация дополнительных органов приводит к интенсификации функций желез и гистологическому усложнению их строения (*Falsicingulidae*, *Assimineidae*, пресноводные и амфибиотические риссоацеи).

Прототип мужского полового аппарата обладал совокупительным органом, незамкнутым паллиальным семяпроводом; простата дифференцировалась либо в паллиальном отделе (большинство риссоацей), либо в совокупительном органе (*Rissoidae*, *Ansolidae*). Афа- для *Cinguloriseidae* скорее объясняется независимым развитием этих моллюсков от общего для всех *Pectinibranchia* предкового типа, лишённого совокупительного органа, а не уменьшением размеров животных, поскольку такие же по величине риссоацеи сохранили пеннис, отсутствие которого характерно для более крупных *Cerithioidea* из отряда *Entomostroma*, обладавших незамкнутыми протоками.

Эволюция женского полового аппарата протекала разными путями в двух основных направлениях.

1. Формирование паллиального яйцевода с вентральным ресничным каналом; белковая железа дифференцируется либо в ренальном отделе (*Rissoidae*, *Onobidae*, *Naurakiidae*, *Alvanidae*, *Skeneoriseidae*, *Rissoellidae*), либо в паллиальном (*Hydrobiidae* s.l., *Truncatellidae*). При этом у *Skeneoriseidae* и *Truncatellidae* сохраняется сообщение между бурсой и мантийной полостью: у первых — непосредственно, у вторых — через почку. У предков *Rissoinidae* в мантийной полости, очевидно, имелись две борозды: железистая яйцеводная и мерцательная, связанная с бурсой; при замыкании борозд бурсальный отдел сохранил сообщение с мантийной полостью, а яйцеводный его утратил.

2. Формирование паллиального яйцевода с центральным ресничным каналом и белковой железой в паллиальном отделе; в большинстве случаев при этом сохраняется непосредственное сообщение бursy с мантийной полостью (*Barleeidae*, *Ansolidae*, *Littoridinidae*, *Stenothyridae*, *Pomatioriseidae*), но иногда оно отсутствует (*Assimineidae*, *Falsicingulidae*).

Риссоацеи — гетерогенная группа, которая включает представителей по крайней мере двух подотрядов.

1. *Rissooidei* subordo n., который характеризуется следующими признаками: половые протоки замкнуты (за исключением самцов *Rissoinidae*), имеется совокупительный орган; церебральные и

плевральные ганглии слиты, плевроинтестинальные коннективы более или менее укорочены; радула тениоглоссная, желудок с протостилем, но чаще с кристаллическим стебельком, мешок которого в разной степени обособлен от кишки, печень трубчатая и открывается в желудок одним отверстием; обитатели морской сублиторали, эстуарий и пресных вод. Основное ядро этого подотряда образует надсем. *Rissooidea*, состоящее из морских моллюсков, объединенных общим уровнем организации внутренних органов и сходством их строения (*Rissoidae*, *Onobidae*, *Naurakiidae*, *Alvanidae*). Семейства *Rissoinidae* и *Mereliniidae* образуют в этом подотряде наиболее примитивное надсем. *Rissoinoidea* Nordenskiöld, 1972. В этот же подотряд включается надсем. *Truncatelloidea* s.l., нуждающееся в морфологической ревизии. Среди *Rissooidei* выделяется две группы надсемейств: 1) с вентральным протоком в паллиальном яйцеводке, 2) с центральным.

2. *Singulorosoidei* subordo n., включающий два семейства: *Singuloroidae* и *Eatoninidae*, которые характеризуются замкнутым половым аппаратом, отсутствием совокупительного органа; упрощенным строением желудка, сохранившим две мешковидные печени; сильно концентрированным нервным аппаратом (интестинальные и висцеральный ганглии входят в состав нервного кольца); своеобразным строением задней педалной железы.

Сем. *Omaloguridae* с организацией внутренних органов, характерной для *Opiethobranchia*, следует исключить из отряда *Discopoda*.

Система отряда *Littoriniiformes* (*Gastropoda*, *Pectinibranchia*)

Я.И.СТАРОБОГАТОВ, Т.Я.СИТНИКОВА

(Зоологический институт АН СССР, Ленинград; Ленинградский университет)

The system of the order *Littoriniiformes* (*Gastropoda*, *Pectinibranchia*)

Ya.I.Starobogatov, T.Ya.Sitnikova

В отряд *Littoriniiformes* (*Pectinibranchia*) мы объединяем моллюсков, ранее (Golikov, Starobogatov, 1975) группировавшихся в отряды *Protopoda* и *Discopoda*. Сходство в строении радулы, половой и нервной систем этих двух групп свидетельствует о принадлежности их к одной филогенетической ветви, а различия отражают лишь разницу в эволюционном уровне. Кроме того, в связи с доказанной недавно неоднородностью отрядов *Architaenioglossa* и *Ectobranchia* (см.: Ситникова, Старобогатов, 1982), в состав

отряда мы включаем Cyclophoroidea Старого света, Pilidae и Tornidae. С другой стороны, из Discopoda (соответственно и из Littoriniiformes) исключаются надсем. Pomatioidae, принадлежащее, судя по анатомии, к отр. Vivipariformes (Ситникова, Старобогатов, 1982), и сем. Omalogyridae, анатомически (Fretter, 1948) и по строению радулы (Sars, 1878) поразительно сходное с заднежаберными моллюсками подотр. Diaphanoidei отр. Bulliiformes.

Система групп, входящих в обсуждаемый отряд, строится в основном на чисто конхологических признаках. Данные по анатомии касаются лишь отдельных семейств или видов из определенных регионов. В то же время даже после первого опыта построения системы на комплексной основе (Golikov, Starobogotov, 1975) накопилось весьма значительное количество анатомических данных, что оправдывает попытку нового пересмотра системы на основе широкого комплекса признаков.

Littoriniiformes, крайне разнообразная и богатая видами группа гребнежаберных моллюсков (охватывающая около 10% всех видов брюхоногих), по особенностям центральной нервной системы (ЦНС) и половой системы четко разделяется на несколько подотрядов. Прежде всего выделяются 5 больших, но вполне естественных групп.

Подотр. Turritelloidei (=Protopoda) характеризуется короткими цереброплевральными коннективами, педальным отделом ЦНС, представленным парой сближенных ганглиев, радулой того же типа, что и у подотр. Rissooidei, и в то же время незамкнутым паллиальным гонодукусом и отсутствием копулятивного аппарата у самцов. Подотряд делится на 3 надсемейства.

Подотр. Cyclophoroidei характеризуется длинными цереброплевральными коннективами, сближением субинтестинального ганглия с левым плевральным, стволовым характером педального отдела ЦНС (или по крайней мере в виде вытянутых ганглиев), трубкообразным замкнутым паллиальным яйцеводом с широким центральным каналом и независимо в разных группах возникающим копулятивным аппаратом (паллиальным или головным). К двум надсемействам, ранее относимым к Architaenioglossa, мы добавляем третье, составленное единственным семейством - Aciculidae, имея в виду своеобразие ЦНС, в том числе сближение супраинтестинального ганглия с правым плевральным.

Третий архамский подотр. Littorinoidei характеризуется также длинными коннективами (в том числе и цереброплевральными), наличием 3 протоков печени и монаулической женской половой системы с вентральным каналом в замкнутом паллиальном яйцеводу.

Различия между Littorinidae и Lacunidae в строении радулы и половой системы заставляет рассматривать их как разные надсемейства.

Наиболее богат видами подотр. Rissooidei, у представителей которого церебральные ганглии слиты с плевральными, плевровисцеральная дуга заметно укорочена и паллиальный яйцевод всегда замкнутый с вентральным каналом. Мы разделяем подотряд на 8 надсемейств; при этом из Rissooidea мы выделяем Rissoinoidea по наличию самостоятельного бурсального протока, открывающегося в мантийную полость, а из Truncatelloidea - Bithynioidea (с лентовидной простатой и дополнительными железами в копулятивном аппарате), Moitessierioidea (с бурсой, направленной вершиной дистально) и Hydrobioidea (с монаулической женской половой системой, бурсой в проксимальной части паллиального отдела, открывающейся единственным протоком только в него, и с мешковидной простатой).

С только что охарактеризованным сходен подотр. Caecioidei, который отличается осевым положением канала в паллиальном яйцеводe, что говорит о независимом формировании последнего. По характеру соединения бursy и реального яйцевода с мантийной полостью и по строению паллиального яйцевода, подотряд разделяется на 4 надсемейства.

Наряду с этими имеются 4 более мелкие группы, составленные одним или немногими семействами, часто недостаточно изученными, отдельные признаки которых свидетельствуют о независимом их происхождении и заставляет выделить их в особые подотряды. Это, во-первых, подотр. Rissoelloidei, достаточно охарактеризованный ранее (Golikov, Starobogatov, 1975); во-вторых, Circuloidei, у представителей которого паллиальный яйцевод слепо замкнут в дистальной части, а половое отверстие помещается в проксимальной; в-третьих, Tornioidei с двоякоперыстым ктенидием; в-четвертых, Singulorosoidei с предельно концентрированной ЦНС и замкнутым паллиальным яйцеводом с осевым каналом, но без копулятивного аппарата.

В целом система отряда нам представляется следующей.

Отряд Littoriniiformes Pchelintsev, 1963.

Подотр. Turritelloidei Star. nov.n. (=Protopoda sensu Gol. et Star., 1975).

Turritelloidea: Turritellidae Woodw., 1851.

Turritellopsidea: Turritellopsidae Star.f.n. (паллиальный край устья без выемки, поперечный ряд радулы из 3 зубов, рахидальный зуб без центрального зубчика).

- Vermetoidea: Vermetidae Raf., 1815, Tenagodidae Gill, 1871.  
 Подотр. Littorinoidei Pchelintsev, 1963.  
 Lacunoidea: Lacunidae Gray, 1837.  
 Littorinoidea: Littorinidae Gray, 1840, Melaraphidae f.n.  
 (простата полностью или почти полностью замкнутая).  
 Подотр. Rissoidaei Slavoshevskaja, 1983.  
 Rissoidae: Schwartziellidae f.n. (паллиальная простата отсутствует), Merelinidae Gol.et Star., 1975, Rissoidae Stimps., 1865, ?Abyssochrysidae Toml., 1927.  
 Rissoidae: Rissoidae Gray, 1847, Naurakidae Slav., 1975, Onobidae Gol.et Star., 1975, Alvanidae Gol.et Star., 1975, Anabathronidae Coan, 1964.  
 Skeneopsoidae: Skeneopsidae Ired., 1915, ?Orbitestellidae Ired., 1917.  
 ?Rastodentoidae: Rastodentidae Pond., 1960, Idronobidae Pond., 1967.  
 Truncatelloidea: Truncatellidae Gray, 1840.  
 Moitessierioidea: Moitessieriidae Bgt., 1865, Hyalidae Gol.et Star., 1975, Tanousiidae Star. nom.n.pro Lithoglyphulidae Rad., 1973.  
 Bithynioidea: Bithyniidae Gray, 1857 (только формы с известковой крышечкой; разделится на Bithyniinae без полового диморфизма в раковине и Parafoessarulinae Star., sf.n. с половым диморфизмом), Amnicolidae Tryon, 1866 (с неизвестковой крышечкой), Parabythinellidae Rad., 1976, Kolhumamnicolidae Star. f.n. (резервуар бурсы соединен коротким широким протоком с семяприемником), Emmericiidae Brus., 1870, ?Lepyriidae Pils. et Olms., 1951, ?Mexithaumidae Tayl., 1966.  
 Hydrobioidae: Baicaliidae Fisch., 1885, Pyrgulidae Brus., 1881 (с подсемействами: Pyrgulinae, Micropyrgulinae Rad., 1973, Turriserpiinae Dyb.et Gr., 1917), Hydrobiidae Trosch., 1857, Sadlerianidae Rad., 1973 (с подсемействами: Pseudamnicolinae Rad., 1977, Sadlerianinae, Pyrgorientalinae Rad., 1973, Kirelinae Star. sf. n. - рахидальный зуб с 2 парами базальных зубчиков, 2 последовательно расположенных семяприемника и петля на ренальном яйцеводе), Isalamiidae Rad., 1973 (с подсемействами: Isalamiinae, Graecoanatolicinae Rad., 1973), Horatiidae Rad., 1973 (с подсемействами: Orientalinae Rad., 1978, Horatiinae, Pseudohoratiinae Rad., 1973), Lanzalidae Star.f.n. (дистальная железа паллиального яйцевода из крупных дивертикулов, семяприемник один), Lithoglyphidae Troschel, 1857, Dabrianidae Star.f.n. (раковина valvata-подобная, проксимальная железа паллиального яйцевода из

крупных дивертикулов, семяприемник 1 -  $ra_2$ ), Menadiotidae Class., 1880, ?Plumnicolidae Class., 1880.

Tateoidea: Tateidae Thiele, 1925, ?Clenchiellidae Tayl., 1966, Istrianidae Star.f.n. (вентральный канал в палиальном яйцевом обособлен, семяприемник 1 -  $ra_1$ ).

Подотр. Tornoidae subordo n.

Tornidae Sacco, 1896.

Подотр. Cyclophoroidei subordo n.

Cyclophoroidea: Pupinidae H. et A. Ad., 1855, Hainesiidae Thiele, 1929, Cochlostomatidae Kob., 1902, Diplommatinidae Stol., 1871, Spirostomatidae Tiecke, 1940, Craspedopomatidae Kob., 1902, Ferussinidae Wenz, 1938, Cyclophoridae Gray, 1847.

Piloidae: Pilidae Prest., 1915 (с подсемействами: Pilinae - правозавитые с обызвестяленной крышечкой, Pomacinae Star.sf. n. - правозавитые с необызвестяленной крышечкой, Lanistinae Star.sf.n. - левозавитые гиперстрофные с необызвестяленной крышечкой).

Aciculoidea: Aciculidae Gray, 1850.

Подотр. Circuloidei subordo n.

Circulidae Prett. et Grah., 1962, ?Omalexidae Wenz, 1939.

Подотр. Caecoidae subordo n.

Barleeoidea: Barleidae Gray, 1851, Ansolidae Slav., 1975.

Aesimineoidea: Assimineidae Fisch., 1885, Palsicingulidae Slav., 1975.

Caecoidae: Caecidae Gray, 1847, Ctiloceratidae Ired. et Las., 1957.

Littoridinoidea: Littoridinidae Gray, 1851, Stenothyridae Fisch., 1885, ?Iravadiidae Thiele, 1928, Triculidae Ann., 1924, Pseudocaspidae Sitn. et Star.f.n. (бурса открывается в мантийную полость в месте соединения с палиальным яйцеводом), Pomatiopsidae Stimps., 1865 (с подсемействами: Pomatiopsinae - оба протока бурс открываются в нее вместе, Caecininae Star.sf.n. - протоки бурс открываются раздельно).

Rehderelloidea: ?Rehderellidae Brandt, 1974, Jullieniidae Davis, 1979.

Lacunopsoidae: Lacunopsidae Davis, 1979.

Подотр. Cingulopsoidae Slavoshevskaia, 1983.

Cingulopsidae Prett. et Pat., 1952, Eatoninidae Gol. et Star., 1975, ?Trachysmatidae Thiele, 1925.

Подотр. Rissoelloidei Gol. et Star., 1975.

Rissoellidae Gray, 1850.

О систематическом положении рода *Neomphalus* McLean, 1981  
(Gastropoda)

Т.Я.СИТНИКОВА, Я.И.СТАРОБОГАТОВ

(Ленинградский университет, Зоологический институт АН СССР,  
Ленинград)

On the taxonomic position of the genus *Neomphalus* McLean,  
1981

T.Ya.Sitnikova, Ya.I.Starobogatov

Недавно (McLean, 1981; Fretter, Graham, McLean, 1981) был описан из Галапагосского рифта с глубины около 2,5 км весьма своеобразный брихонгий моллюск с колпачковидной раковиной (внешне напоминающий раковину *Calyptraea*), названный *Neomphalus fretterae* McLean, 1981 и выделенный в особое сем. *Neomphalidae* McLean, 1981 и надсем. *Neomphaloidea*. Своеобразие его заключается в необычной комбинации фундаментальных признаков: многозубая радула, весьма похожая на рипидоглоссную, наличие одного левого ктенидия и притом двоякоперистого, хорошо развитый паллиальный гонодукт, причем у самца в качестве копулятивного органа используется левое мучальце, соединенное с половым отверстием ресничной бороздой, и, наконец, малоконцентрированная нервная система с педальными стволами. Столь своеобразное сочетание особенностей и планоспиральная эмбриональная раковина послужили автору вида и рода основанием для сближения этого рода с палеозойскими *Euomphaloidea* с вытекающими из этого филогенетическими и палеонтологическими реконструкциями.

На наш взгляд, прекрасные данные о внешнем и внутреннем строении *Neomphalus*, приведенные цитированными выше авторами, дают достаточные основания для принципиально иной трактовки его систематического положения. Прежде всего следует подчеркнуть (Golikov, Starobogatov, 1975), что *Euomphalidae* обладали парой жаббер, что явствует из положения спирального кила на раковине (т.е. желобка, если смотреть изнутри оборота). Радула *Neomphalus* отличается от рипидоглоссных радул низших *Pectinibranchia* одной весьма существенной особенностью. В радуле *Neomphalus* маргинальные зубы (числом около 20 с каждой стороны — точное их число не установлено) цельные, и лишь насеченные по режущему краю, и вовсе не разделены на группы мелких вторичных зубов, как это наблюдается в рипидоглоссных радулах трохоидных, турбинидных и неритонидных форм. Дополнительно к этому, в отличие от радул трохоидных форм, в радуле *Neomphalus* нет рудиментарного лате-

рального зуба - «подставки». В отношении маргинальных зубов обсуждаемая радула более похожа на архитениоглоссую радулу (определение этого типа радул и терминологии зубов см.: Ситникова, Старобогатов, 1982), в частности наземного моллюска *Leonia* (Pomatidae). У последнего рода маргинальных зубов, правда, всего два, но внешний из них слит из трех цельных, насеченных лишь по краям зубов. Однако тут есть и существенные отличия: в радуле *Leonia*, как и в других обычных архитениоглоссых радулах, нет парацентральных зубов, располагающихся между радиальным и минциальным, а также нет латеральных зубов (кроме минциального). В целом различия этих радул легко видеть из сопоставления формул (вертикальный пунктир обозначает линии стига):

$$\begin{array}{l} \begin{array}{ccccccccccc} \vdots & & \vdots & & & & \vdots & & & & \vdots \\ \vdots & R & \vdots & P_1 & - & P_2 & - & I & - & L_1 & - & L_2 & \vdots \\ \vdots & & \vdots & & & & \vdots & & & & \vdots & & \vdots \end{array} & M_1 & - & \dots & - M_{20} & \text{Neomphalus} \\ \begin{array}{ccccccc} \vdots & & \vdots & & \vdots & & \vdots \\ \vdots & R & \vdots & I & - & M_1 & - [M_2 - M_3 - M_4] \\ \vdots & & \vdots & & \vdots & & \vdots \end{array} & & & & & & \text{Leonia} \end{array}$$

Для уточнения систематического положения *Neomphalus* особенно много дает строение женской половой системы представителя этого рода. У всех форм, обладавших архитениоглоссой радулой, мантийная полость продолжена назад за область нефропора, и в связи с этим женский паллиальный гонодукт имеет форму петли. Эти особенности мантийной полости и половой системы вместе со строением радулы дали основание Ситниковой и Старобогатову (1982) обособить архитениоглоссы формы (в несколько измененном по сравнению с обычным пониманием объеме) в надотр. *Vivipariformii*, состоящий из двух отрядов - *Vivipariformes* и *Surgaeiformes*, в последний включены только формы с сильно измененной топографией и разомкнутой петлей женского паллиального гонодукта. Половая система *Neomphalus* точно соответствует схеме, характерной для представителей отряда *Vivipariformes*, причем даже не самых примитивных. Единственной примитивной чертой тут является обособленность бурсы от паллиального гонодукта. С другой стороны, здесь заметно явное изменение топографии. Паллиальный гонодукт расположен как у синистральных форм, хотя действующая почка, судя по нефропору, несомненно левая, ктенидий левый, а ренальный гонодукт, несмотря на сильное смещение влево, гомологичен правой почке. С этим же связывается наличие у самцов копулятивного аппарата при левом (а не правом) му-пальпе. Однако взаимное положение бурсы и паллиального гонодукта

та сохраняется таким же, что и у декстральных форм - бурса лежит левее. Другие анатомические и внешние особенности (двойкоперистая жабра, наличие эпиподимальных куналец, педальные стволы) не противоречат отнесению *Neomphalus* к отряду *Vivipariformes*, так как встречаются по крайней мере у некоторых представителей отряда.

Итак, сем. *Neomphalidae* с единственным родом *Neomphalus* следует включить в отр. *Vivipariformes*, но, принимая во внимание своеобразие радулы, обособить его в отдельный подотряд. В определение понятия «архитениоглоссная радула» следует включить возможность наличия нескольких парацентральных и нескольких латеральных зубов, а также большего числа маргинальных. Это не может вызывать недоумения, поскольку в ринидоглоссных радулах турбинодных форм может меняться число парацентральных зубов (0-6), а также число латеральных и маргинальных зубов. Некоторые уточнения, касающиеся по преимуществу радулы, следует внести и в диагнозы подотрядов. Тогда система отряда будет следующей.

Отряд *Vivipariformes* Sitn. et Star., 1982.

Уточнить: раковина башневидная, коническая или колпачковидная.

Подотряд *Neomphaloidei* subordo n.

Радула с парацентрными зубами и развитыми латеральными, расположенными снаружи от инициального; маргинальных зубов более 4, все они отделены друг от друга; паллиальный яйцевод с единой полостью; жабра двойкоперистая. *Neomphalidae* McLean, 1981.

Подотряд *Viviparoidei* Sitn. et Star., 1982.

Добавить: радула без парацентральных и латеральных (не считая инициального) зубов; маргинальных зубов не более 4, и если их более 2, то второй слит с последующими.

Надсем. *Archimedielloidea*: *Archimediellidae* Star., 1982.

Надсем. *Pomatioidae*: *Licinidae* Pfeiffer, 1858, *Pomatiidae* Gray, 1852.

Надсем. *Neocyclotoidea*: *Dicristidae* Gol. et Star., 1975, *Amphicyclotidae* Kob. et Möll., 1897, *Neocyclotidae* Kob. et Möll., 1897, *Crociodopomidae* Thomps., 1967, *Megalomastomatidae* Kob., 1902.

Надсем. *Viviparoidea*: *Liolplacidae* Gill, 1863, *Viviparidae* Gray, 1847, *Bellamyidae* Röhrbach, 1937.

Подотряд *Valvatoidei* Sitn. et Star., 1982.

Добавить: радула без парацентральных и латеральных зубов (не считая инициального); маргинальных зубов 2. Имеется остиписная петля.

*Valvatidae* Gray, 1840.

Иная оценка систематического положения *Neomphalus* вовсе не исключает нашего согласия с мнением Мак-Лина о древности группы. Отряд, вероятно, сформировался в ордовике-силуре (и тем самым одновозрастен с *Eumorphaloidea*), так как уже в карбоне известны пресноводные представители более продвинутого его подотр. *Viviparoidae*.

К построению системы брюхоногих моллюсков отряда *Naticiformes* холодных и умеренных вод северного полушария

А.Н.ГОЛИКОВ, Б.И.СИРЕНКО

(Зоологический институт АН СССР, Ленинград)

To the system of prosobranchs of the order *Naticiformes* in the cold and temperate waters of the Northern Hemisphere

A.N.Golikov, B.I.Sirenko

В результате ревизии фауны брюхоногих моллюсков отр. *Naticiformes* холодных и умеренных вод северного полушария было установлено, что она состоит из 30 видов, относящихся к 7 родам.

Приводим перечень видов с указанием их биогеографической принадлежности: 1) *Neverita didyma* (Bolten in Roeding) - тихоокеанский приазиматский субтропический вид; 2) *Amauropsis islandica* (Müller) - атлантический бореально-арктический вид; 3) *Polinices immaculatus* (Totten) - атлантический приамериканский субтропическо-низкобореальный вид; 4) *P.duplicatus* (Say) - атлантический приамериканский субтропическо-низкобореальный вид; 5) *Pseudopolinices nanus* (Müller) - амфибореальный вид; 6) *Lunatia gilva* (Philippi) - тихоокеанский приазиматский субтропический вид; 7) *L.pila* (Pilsbry) - тихоокеанский приазиматский низкобореальный вид; 8) *L.monterona* (Dall) - тихоокеанский приазиматский низкобореальный вид; 9) *L.pallida* (Brod.et Sow.) - бореально-арктический вид; 10) *L.tenuistriata* (Dautz. et Fischer) - арктический циркумполярный вид; 11) *L.lewisii* (Gould) - тихоокеанский приамериканский низкобореальный вид; 12) *L.heros* (Say) - атлантический приамериканский низкобореальный вид; 13) *L.alderi* (Forbes) - атлантический приевропейский субтропическо-низкобореальный вид; 14) *L.catena* (da Costa) - атлантический приевропейский субтропическо-низкобореальный вид; 15) *L.fusca* (Blainville) - атлантический приевропейский субтропическо-низкобореальный вид; 16) *L.montagui* (Forbes) - атлантический приевропейский субтропическо-низкобореальный вид; 17) *Bulbus normalis* (Midd.) - тихоокеанский приазиматский широко

распространенный вид; 18) *B. tenuiculus* (Sow.) - тихоокеанский приазиатский низкобореальный вид; 19) *B. oldroydi* (Dall) - тихоокеанский приамериканский низкобореальный вид; 20) *B. coani* (Marincovich) - тихоокеанский приамериканский низкобореальный вид; 21) *B. smithi* (Brown) - бореально-арктический вид; 22) *B. striatus* Col. et Sir. - арктический притихоокеанский вид; 23) *Cryptonatica janthostoma* (Deshayes) - тихоокеанский широко распространенный бореальный вид; 24) *C. hirasei* (Pilsbry) - тихоокеанский приазиатский низкобореальный вид; 25) *C. aleutica* (Dall) - тихоокеанский широко распространенный бореальный вид; 26) *C. wakkanaiensis* Habe et Ito - тихоокеанский приазиатский низкобореальный вид; 27) *C. zenryumaruae* Habe et Ito - тихоокеанский приазиатский низкобореальный вид; 28) *C. bathybia* (Friele) - арктический батимально-псевдоабиссальный вид; 29) *C. clausa* (Brod. et Sow.) - бореально-арктический вид; 30) *C. septentrionalis* (Beck) - арктический приатлантический вид.

Анализ изменчивости морфологических признаков рассмотренных представителей *Naticiformes* показал наличие параллелизмов в степени их развития у видов родственных родов. Например, спиральная скульптура как видовой признак раковины проявляется в сходных условиях как у рода *Vulvus*, так и у рода *Lunatia*. Отмечена тенденция к уменьшению предельных размеров раковины с юга на север и увеличению яркости и пестроты окраски раковин в степени ее постоянства с севера на юг. В пределах рода *Lunatia* отмечена тенденция к увеличению в процессе эволюции степени развития парметального каллуса в противоположность коллиментарному, более древнему у этого рода.

Важной чертой рассмотренных родов оказывается перекрывание у их представителей большинства морфологических признаков, что не позволяет объединить их в группы надвидового ранга. Даже такой важный признак, как наличие или отсутствие желобка на пенисе, не коррелирует с другими признаками и, вероятно, неоднократно появлялся в пределах разных филогенетических групп отряда. Конхологически сходные роды, обладающие одновременно близким строением радулы и крышечки, могут отличаться по строению пениса, и наоборот, роды с желобком на пенисе резко несходны по конхологическим признакам. Число зубцов на режущей пластинке центрального зуба радулы резко варьирует как в онтогенезе, так и в пределах межвидовой изменчивости и не может служить надежным диагностическим признаком. Однако внутренний маргинальный зуб радулы у родов *Lunatia*, *Polinices*, *Pseudopolinices*, *Neverita* и *Amaurorhis* всегда рассечен, в противоположность роду *Cryptonatica*.

тогда как в пределах рода *Bulbus* у части видов этот зуб не рассечен, а у части — рассечен.

Морфологические признаки показывают, что дивергенция отряда, по крайней мере в холодных и умеренных водах северного полушария, не привела к становлению в его пределах самостоятельных семейств. Поэтому мы объединяем все анализируемые роды в одно сем. *Naticidae* Forbes, 1838. Среди рассмотренных родов наиболее примитивным оказывается род *Polinices*, образовавшийся в позднем мелу в тропических водах. Морфологический, палеоэкологический и палеонтологический анализы заставляют считать среди других родов наиболее примитивным род *Lunatia*, произошедший в Тетисе в середине эоцена, а наиболее продвинутым — род *Cryptonatica*, образовавшийся, по-видимому, в олигоцене. Обращает на себя внимание основное направление эволюции и распространения *Naticidae* с юго-запада на северо-восток с центром формирования родов *Cryptonatica* и *Bulbus* в субтропических приазовских водах.

Особенности эволюции кутикулярных образований пищеварительного аппарата заднежаберных моллюсков

Ю.С. МИНИЧЕВ

(Ленинградский университет)

Peculiarities of the evolution of the cuticular structures of the alimentary apparatus of Opisthobranchia

Yu.S. Minichev

Исследование онтогенеза и морфологии представителей различных филогенетических ветвей заднежаберных моллюсков позволяет установить три типа радулярного аппарата, которые, по-видимому, произошли независимо от первичного недифференцированного вооружения глотки предковых форм.

Радула первого типа (часть *Asteonida*) характеризуется многочисленными зубами, число которых не поддается точному подсчету, так как оно не стабилизировано у разных особей; зубы мелкие однотипные, медианные не отличаются от соседних; радула распространяется на латеральные, а иногда и на дорсоматеральные стенки глотки; одонтообласть слабо дифференцирована и не всегда отличается от окружающих клеток. В этом типе радулы не наблюдаются тенденции, которые характерны для радул второго типа (большинство отрядов заднежаберных моллюсков, за исключением, по-видимому, *Sacoglossa*). Например, низшим *Bullida* или *Doridida* свойственны радулы, построенные по метамерному типу (наличие поперечных и продольных рядов) с четкой билатеральной симметрией.

ей, подчеркнутой наличием непарного ряда вентральных зубов, что обусловлено особым способом функционирования радулы (возможность складывания радулы в продольном направлении и движения зубов в поперечном направлении). Основные тенденции эволюции радул этого типа: появление разнокачественных (по строению и функционированию) групп зубов в поперечном ряду; олигомеризация зубов до олиго- или моносермального состояния. В отличие от олигомеризованных радул высших *Bullida*, у *Sacoglossa*, по-видимому, радула первично моносермальна (радула третьего типа). Во всяком случае, если при развитии однорядных радул, относящихся ко второму типу, могут закладываться многочисленные зубы в поперечном ряду, то у представителей *Sacoglossa* нет никаких онтогенетических доказательств полимерного строения.

Дериватом первичного глоточного вооружения являются и челюсти, в большинстве филогенетических ветвей представляющие собой совокупность многочисленных мелких зубчиков. Из подобного примитивного состояния могут формироваться монолитные челюсти (*Aeolidiida*).

Дорсальные «небные складки» *Aplousiidea*, снабженные мелкими (или мельчайшими) хитиноидными зубчиками, образуют аппарат, свойственный представителям только этой группы, но также берущий начало от первичного вооружения глотки. Дифференциация зубцов и усиление мускулатуры «небных складок» приводят к формированию специфических глоточных карманов *Gymnosomata*.

Механическая обработка пищи у многих заднежаберных моллюсков осуществляется в особом жевательном желудке. Этот отдел пищевода обычно имеет мускулистые стенки и содержит кутикулярные пластинки, иногда пропитанные известью. Форма и число пластинок различно, и эти различия могут служить критериями при выделении групп высокого таксономического ранга (отрядов). Наиболее архаичные отношения наблюдаются в пределах *Diaphanina*, представители которого имеют слабо дифференцированный желудок, стенки которого снабжены множеством мелких зубцов; от такого типа возникают «олигомеризованные» мускулистые желудки представителей других отрядов. Наблюдаются различные типы взаимоотношений мускулистого и железистого желудков; в ряде случаев эти два отдела (имевшие различное — эктодермальное и энтодермальное происхождение) образуют морфологически единую камеру с гистологическими различиями в разных участках. Наиболее характерные направления эволюции: значительное развитие жевательного желудка и редукция железистого; усиление роли железистого желудка и атрофия жевательного; субституция желудка печенью (*Gymnosomata*).

лез и располагается дорсально от глотки. Сердце состоит из предсердия и желудочка. Пищеварительная система с обособленным желудком и парными пищеварительными дивертикулами, из которых левый очень короткий и проток его редуцирован, а правый крупный и многократно разветвлен. Комиссура, соединяющая висцеропарие- тальные ганглии, парная, педальная комиссура одиночная. Одно се- мейство. *Palliohedylidae* Rankin, 1979: *Palliohedyle* Rankin, 1979.

Подотр. *Strubellioidei* subordo n. Половая система монау- ческая или переходная к диаулической; в первом случае она открыва- ется паллиальным половым отверстием, от которого вперед до от- верстия пениса идет ресничная борозда, во втором случае от пал- лиального гонодукта вблизи полового отверстия отходит замкнутый проток (соответствующий замкнувшейся семенной борозде), открывающийся рядом с отверстием пениса. Пенис с простатой (откры- вающейся в него или рядом) и с пениальной железой. Сердце сос- тоит из предсердия и желудочка или только из одного желудочка. Пищеварительная система с мало обособленным трубковидным желу- дком, пищеварительный цекум непарный и неразветвленный, иногда с продольными железистыми складками. Комиссура, соединяющая вис- церопариеальные ганглии, и педальная комиссура одиночные. Два надсемейства и два семейства. *Strubellioidea*. *Strubelliidae* Rankin, 1979: *Strubellia* Odhner, 1937. *Pseudunelloidea*. *Pseudu- nellidae* Rankin, 1979: *Pseudunella* Salvini-Plawen, 1973.

Слизни как один из главных типов организации брюхоногих моллюсков

И.М.ЛИХАРЕВ, Ю.С.МИНИЧЕВ

(Зоологический институт АН СССР, Ленинград; Биологический НИИ Ленинградского университета)

The slugs as one of the most significant types of organization of gastropods

I.M.Likharev, Yu.S.Minichev

Большинство видов брюхоногих моллюсков обладает асимметрич- ным обликом. Это проявляется в том, что туловище (=внутренност- ный мешок) с внутренними органами закручено в спираль (чаще все- го коническую) и вместе с облегающей его раковиной располагает- ся на верхней стороне другого основного отдела тела - внешне сим- метричного цефалоподума. При этом раковина выполняет две основ- ные функции: опорную, т.е. она служит наружным скелетом, к кото- рому крепятся мышцы, позволяющие моллюску управлять телом, и за- щитную, так как в ней находят защиту от неблагоприятных факто-

ров не только внутренностный мешок, но и втягивавшийся внутрь раковины цефалоподиум.

При подобном плане строения при относительно максимальном объеме и минимальной поверхности тела достигается наибольшая экономность и эффективность обмена веществ. На то, что этот план строения достаточно универсален и адаптивен, указывает богатство видами улиток как в водной среде, так и на суше.

Однако план строения улитки адаптивен лишь до тех пор, пока моллюски ограничиваются сравнительно небольшой скоростью движения, так как увеличению ее препятствуют вес и размеры внутренностного мешка и раковины. Еще Пельзенер (Pelseneer, 1935), собрав многочисленную информацию о скорости ползания моллюсков по твердому субстрату, отметил, что "голые" (Nudibranchia и наземные слизни) движутся со скоростью в среднем 10-15 см/мин, а некоторые и много быстрее, в то время как движение раковинных *Gastropoda* в среднем около 2 см/мин.

Кроме затруднений, возникающих при увеличении скорости движения, крупный внутренностный мешок, одетый в жесткую раковину, препятствует улиткам проникать и заселять всякие тесные убежища (щели коралловых рифов, скал, почвы и т.п.), т.е. ниши, где они могли бы найти не только источники питания и благоприятную среду, но и безопасность от хищников.

В связи с этим, в результате параллельной эволюции, почти во всех подклассах *Gastropoda* независимо и многократно возникали группы, у которых произошла постепенная редукция внутренностного мешка и наружной раковины, т.е. произошло становление моллюсков, которых называют полуслизнями или слизнями. Таксономический ранг таких групп различен - от отряда до рода.

При становлении этого типа организации главным является укорочение внутренностного мешка и погружение его в толщу цефалоподиума. При этом в задней части последнего (метаподиум) "одвобождается" место для внутренностей путем утраты части мускулатуры, в первую очередь части ветвей кокумеллярного мускула, служивших у улиток для втягивания ноги внутрь раковины. Одновременно происходит редукция раковины. Она становится более тонкой и уплощенной, с меньшим числом оборотов. Дальнейшая судьба раковины двойная. У одних (среди *Opisthobranchia* - *Bullida*, *Doridida*, *Pleurobranchida*; среди *Pectinibranchia* - *Echinospirida*; среди *Pulmonata* - многие семейства) она становится внутренней за счет обрастания педальными складками или складками мантии. У некоторых групп слизней этот процесс может повториться в онтогенезе.

Система отряда Acochlidiformes (Gastropoda)  
Я.И.СТАРОБОГАТОВ  
(Зоологический институт АН СССР, Ленинград)  
System of the order Acochlidiformes  
Ya.I.Starobogatov

Акохлидииды всегда считались небогатой видами и весьма аберрантной группой брюхоногих моллюсков (обычно заднежаберных, но по Миничеву и Старобогатову, 1979 - правожабрных). Накопление материалов и изучение анатомии показало, что они довольно разнообразны, и это заставило Ренкина (Rankin, 1979) разделить их на 2 отряда - Acochlidioidea и Platyhedylodea, причем первый из них к тому же на 5 подотрядов, по преимуществу на основе степени концентрации центральной нервной системы. Анализ эволюции мантийного комплекса (Кудинская, Миничев, 1978), половой и нервной систем привели нас к выводу о необходимости совершенно иного деления на подотряды. Концентрация нервной системы идет, бесспорно, параллельно в разных группах, но в то же время отчетливо виден процесс редукции мантийной полости вплоть до образования "клякши" и выработки диаулия, причем, судя по строению мужского отдела, на довольно разной основе. В итоге мы сохраняем пока единый отр. Acochlidiformes, разделяя его на 5 подотрядов. При этом одним из них мы считаем подотр. Platyhedylodei, учитывая его заметные отличия от других групп. Однако недостаток информации не позволяет нам добавить что-либо к его характеристике, и мы рассматриваем его как один из примитивных подотрядов. В целом система отряда выглядит следующим образом.

Отр. Acochlidiformes Odhner, 1939.

Подотр. Platyhedylodei Rankin, 1979. Одно семейство. Platyhedylidae Salvini-Plawen, 1973: Platyhedyle Salvini-Plawen, 1973.

Подотр. Nedyloscoidei subordo n. Половая система монаулическая, открывающаяся палиальным половым отверстием, от которого вперед идет ресничная борозда. Пенис, если имеется, расположен у основания правого ринофора, соединен протоком с передним концом семенной борозды и лишен дополнительных желез. Вблизи пениса располагается особая камера "seminal vesicle". Сердце частично или полностью редуцировано (в первом случае состоит из одного желудочка). Пищеварительный цекум имеет вид неразветвленной трубки. Комиссура, соединяющая висцеропариетальные ганглии, одиночная, педалярная комиссура парная или одиночная. Шесть надсемейств и десять семейств. Minichevielloidea. Minicheviellidae fam.n. Мантийная полость довольно крупная, на вентральной стороне внут-

Другой путь - редукция раковины - не сопровождается ее об -  
растанием складками мягких частей тела и она остается наружной:  
среди Pulmonata - подуслиани Daudebardiidae и Tentacellidae ;  
среди Opisthobranchia - Umbraculidae и Runcinidae.

Погружение внутренностного мешка сопровождается уменьшением  
размеров мантийной полости, смещением органов мантийного комплек -  
са по правой стороне тела вплоть до заднего положения (деторсия)  
и частичное погружение почки в толщу внутренностного мешка  
(предки Opisthobranchia; у легочных - современные подуслиани и  
слизани из разных отрядов и семейств). В итоге внешний облик та -  
ких моллюсков становится билатерально симметричным, и только по -  
ложение полового отверстия (всегда на правой стороне меш), а у  
легочных также положение пневмостома указывает на былую асиммет -  
рию предков. Однако во внутреннем строении, а именно в положе -  
нии кишечника и половых органов, сохраняются заметные следы спир -  
альной закрученности улиток. В связи с возросшей биологической  
активностью, по сравнению с улитками, ЦНС слизней отличается:  
1) увеличением концентрации ганглиев, особенно на висцеральной  
дуге; 2) относительно более крупными размерами церебральных и  
педальных ганглиев.

Отмеченные черты сходства в строении всех слизневидных  
Gastropoda, независимо от того, обитают ли они в море или на  
суше, связаны с тем, что сколь бы ни различались их происхожде -  
ние и образ жизни, предками всех слизней являлись улитки (мор -  
ские или наземные), что предопределило характер реорганизации  
строения при переходе от одного типа организации к другому.

Однако, несмотря на ряд общих черт, между морскими и наземны -  
ми слизнями имеются существенные различия. Естественно, что в  
первую очередь они связаны с кардинальными различиями в жизни в  
воздушной и водных средах.

Как все наземные моллюски, сухопутные слизни дышат атмосфер -  
ным кислородом. У улиток дыхание идет главным образом через лег -  
кое, но у слизней, мантийная полость сильно уменьшается и значи -  
тельную роль приобретает кожное дыхание (до 80%). В связи с этим  
покровы наземных слизней отличаются более резким рельефом. Силь -  
ное развитие испытывают эпителиальные и субэпителиальные железы,  
особенно слизистые. Слизь играет исключительно важную и многог -  
ранную роль в жизни этих моллюсков. В частности, увлажняя покро -  
вы, она повышает их проницаемость как для кислорода, так и для  
воды - основной путь регулирования водного баланса.

Другой особенностью наземных слизней является сильное раз -  
витие в их теле лакун и синусов гемоцеля, особенно заднего синус -

са. Гемоцель служит основным резервом воды в теле и одновременно гидроскелетом.

По-видимому, для большинства сухопутных слизней характерно присутствие внутри глаз дополнительной ретины — органа, отсутствующего у улиток и служащего для определения интенсивности инфракрасного участка спектра.

Морских слизней и полуслизней особенно много в подклассе *Oriethobranchia*. Основные эволюционные преобразования, наблюдаемые в организации заднежаберных моллюсков, обусловлены исходным способом их существования в толще грунта. Развитие особого заднего отдела мантийной полости, расположенного вдоль оборотов раковины, формирование сложной системы дыхательных и санитарных мантийных ресничных образований, развитие передней мантийной комиссуры (ограничивает спереди мантийную полость от внешней среды), уплощение головы и превращение ее в своеобразный плуг — эти примитивные особенности низших заднежаберных моллюсков можно рассматривать в качестве приспособлений, направленных на сохранение первичного асимметричного облика.

Однако давление экологических факторов оказывается сильнее, и возникает новый спектр адаптаций, в первую очередь те, которые приводят к формированию внешне билатерально симметричных форм с упрощенной организацией (редукция гипобранхиальных желез, осфрадия, ктенидия, мантийной полости, мантии, раковины). И наконец, возникают специальные вторичные приспособления, частично компенсирующие функции утраченных органов и обеспечивающие существование в узких экологических нишах (под камнями, в ривондах водорослей, на колониях гидромдных полипов и т.д.). Из этих приспособлений наиболее существенны следующие: кожные выросты на спинной или боковых участках тела, обеспечивающие дыхание; развитие в покровах белковых желез с отпугивающими и ядовитыми свойствами; формирование спинных органов чувств; развитие в печеночных отростках камер, содержащих стрекательные капсулы.

Характернейшая тенденция к смещению мантийных органов реализуется независимо в разных филогенетических ветвях морских эвтимеральных моллюсков. Наиболее своеобразная ситуация наблюдается у *Onchidiida* и *Ascoschidiida*, у которых, судя по особенностям развития их представителей, в ходе эволюции произошел не постепенный деторсионный процесс, а практически мгновенный разворот внутренностного мешка на  $180^{\circ}$  и, таким образом, как бы возвращение к древнему предторсионному состоянию. Судя по сравнительно-морфологическим рядам современных форм, дальнейшая эволюция этих моллюсков была сопряжена с вторичным смещением мантийных

рентностного мешка, разделенная продольно на 2 части: в правую открываются почка и задняя кишка, в левую - паллальный гоно - дукт. Копулятивный аппарат не отмечен, но ресничная борозда идет от полового отверстия до правого ринофора: *Minicheviella* gen.n. (типовой вид *Hedylopsis minichica* Kudinskaja et Minichev, 1978), радула из 5 зубов в поперечном ряду, причем центральный с вогну - тым основанием и II зубами по краям, из которых средний заметно выступает, ринофоры длиннее губных щупалец, глаза отсутствуют, спиккулы в стенке внутренностного мешка образуют сплошной покр - ров, но расположены в несколько продольных рядов). *Hedylopsi -* *idea*. *Hedylopsidae* Odhner, 1952 : *Hedylopsis* Thiele, 1931. *Tantu -* *loidea*. *Tantulidae* Rankin, 1979 : *Tantulum* Rankin, 1979. *Parhedyl -* *loidea*. *Parhedylidae* Thiele, 1931 (syn. *Microhedylidae* Odhner, 1937): *Parhedyle* Thiele, 1931 (типовой вид *Hedyle tyrtowii* Ko - walevsky, 1901 по монотипии) (syn. *Microhedyle* Rankin, 1979 non Hertling, 1930), *Microhedyle* Hertling, 1930 (типовой вид *Hedyle glandulifera* Kowalevsky, 1901 по обозначению Thiele, 1934, S.1004) (syn. *Stellaspina* Rankin, 1979); *Sabulincolidae* Rankin, 1979: *Sabulincola* Rankin, 1979; *Unellidae* Rankin, 1979: *Unella* Marcus, 1953; *Pontohedylidae* nom.nov. (pro *Mancohedylidae* Ran - kin, 1979): *Pontohedyle* Golikov et Starobogatov, 1972 [syn. *Mancohedyle* (Salvini-Plawen, 1973 sine design. spec. typ.) Rankin, 1979], *Gastrohedyle* Rankin, 1979, *Maraunibina* Rankin, 1979 ; *Asperspinidae* Rankin, 1979: *Asperspina* Rankin, 1979, *Antennella* Rankin, 1979, *Anademaria* Rankin, 1979. *Ganitoidea*. *Ganitidae* Rankin, 1979: *Ganitus* Marcus, 1953, *Paraganitus* Challis, 1968. *Livornielloidea*. *Livorniellidae* Rankin, 1979: *Livorniella* Ran - kin, 1979.

Подотр. *Asochlidioides* Odhner, 1939. Половая система диа - улическая, разделяющаяся у конца протока гонады на замкнутые мужской и женский протоки. Оба половых отверстия расположены на правой стороне головы рядом друг с другом. Пенис без дополни - тельных желез. Сердце состоит из предсердия и желудочка. Пище - варительная система с обособленным желудком и непарным пищева - рительным цекумом, несущим значительное число пальцевидных же - лезистых придатков. Комиссура, соединяющая висцеронариетальные ганглии, одиночная, педалная комиссура парная. Одно семейство. *Asochlidiidae* Odhner, 1937: *Asochlidium* Strubell, 1892.

Подотр. *Palliohedylidae* subordo n. Половая система диаули - ческая, разделяющаяся у конца протока гонады на замкнутые муж - ской и женский протоки (ход последнего не прослежен). Мужской проток с дополнительной железой. Пенис лишен дополнительных же -

органов в переднее положение. Наиболее значительный сдвиг испытывает мантийный комплекс *Doridida*, у которых он не распадается (сохраняется ктений), но сдвигается на правую сторону, затем переходит в терминальное положение и наконец оказывается (в онто- и филогенезе) на спинной поверхности тела. Эти изменения затрагивают одновременно многие внутренние органы и знаменуют формирование одной из вершин эволюционной билатеральности у брюхоногих моллюсков.

Основные тенденции в эволюции *Succineidae* (Pulmonata)

И.М.ЛИХАРЕВ, А.А.ШИЛЕЙКО

(Зоологический институт АН СССР, Ленинград; Институт океанологии АН СССР, Москва)

The main pathways in the evolution of *Succineidae*  
(Pulmonata)

I.M.Likharev, A.A.Schileyko

Система *Succineidae* ныне еще не может считаться хорошо разработанной. В разное время было предложено около 30 названий родового ранга, основанных на признаках разного порядка и значения, связанных преимущественно с внешним строением полового аппарата и в меньшей степени со строением раковины. До сих пор не предложено цельной картины семейства, где признаки родов и подродов были бы приведены в какое-то соответствие для создания сравнимых диагнозов. Отсутствуют также соображения по возможным путям эволюции этих моллюсков. Ниже делается попытка проанализировать основные тенденции в эволюции янтарок и наметить пути построения естественной системы семейства, составляющего отр. *Succineida* надотр. *Stylommatophora*.

Как и у многих групп соседнего отр. *Geophila* (Лихарев, Виктор, 1979; Шилейко, 1979), у янтарок прослеживаются две главные эволюционные тенденции: 1) постепенная редукция раковины и связанные с этим трансформации в строении мягкого тела и 2) видоизменение как мужского, так и женского отделов копулятивного аппарата.

Первая тенденция приводит к уменьшению легочной полости, деторсии органов мантийного комплекса, укорачиванию общего ствола колумеллярного мускула. Иными словами, у янтарок происходят изменения, параллельные тем, которые наблюдаются в других группах легочных моллюсков, где имеет место переход от "улитки" к "слизю".

Проявления второй тенденции более сложны и разнообразны, но более значимы для понимания эволюционных преобразований внутри семейства. В первую очередь подлежат обсуждению два взаимосвязанных вопроса: 1) какое состояние — наличие пеннального чехла или его отсутствие — надо считать первичным состоянием и 2) какой тип строения из известных ныне можно считать наиболее примитивным. Вероятно, первичное состояние — наличие пеннального чехла, а наиболее примитивное строение полового аппарата надо считать то, которое наблюдается у *Succinella*. Здесь чехол крепится по периметру пениса только близ полового атриума, а половой ретрактор с чехлом не связан; пенис внутри оформлен очень просто и лишен специализированных структур.

Какие основания считать, что отсутствие чехла пениса у *Succinella* и близких таксонов вторичное состояние, т.е. результат редукции чехла? Во-первых, характер крепления полового ретрактора к пенису: он крепится не единой лентой, но расщепляется на несколько пучков — свидетельство его былой интеграции с тканями чехла; во-вторых, у *Quicula calcuttensis* Patt. еще сохраняются следы чехла, которые Паттерсон (Patterson, 1971) именует пеннальной оберткой („penial wrap“).

Если принять те отношения, которые имеются у *Succinella*, в качестве исходных, то остальные основные особенности организации полового аппарата других родов янтарок выводятся из этих отношений. Следующий этап развития заключается в становлении связей между половым ретрактором и чехлом пениса (*Succinea*). В результате проксимальная часть пениса располагается между мускульными пучками и способна «продергиваться» сквозь отверстие между мышечными волокнами; поэтому петля, образованная проксимальной частью пениса, не имеет постоянной формы и может то удлиняться, то укорачиваться вплоть до почти полного исчезновения. В последнем случае пенис оказывается погруженным в мешок, образованный чехлом и растягиваемый при натяжении полового ретрактора. Таким путем достигается временная изоляция полости чехла от полости тела моллюска. Следующий этап — полное замыкание чехла в проксимальной части (*Oxyloma*, *Succinoidea*); половой ретрактор крепится только к чехлу, а проксимальная часть пениса, утрачивая связь с ретрактором, скручиваясь, целиком остается в полости чехла.

Что касается редукции чехла, то она может составлять как следующий этап после описанного, так и осуществляться на более ранних этапах.

Для понимания смысла описанных преобразований необходима их

функциональная оценка. Выворачивание пениса осуществляется гидравлически и поддерживается мышечными механизмами пениса, чехла и полового атриума. При открытом сверху чехле давление жидкости гемоцеля передается со стороны переднего синуса, тогда как при замкнутом чехле выворачивание обеспечивается главным образом давлением жидкости, заполняющей полость чехла. Преимущества второго варианта очевидны: если растёт давление в полости тела, оно сжимает и глотку, и пищевод, и полость лёгкого, препятствуя нормальной работе этих органов. При изоляции пениального чехла копуляция протекает, не оказывая значительного влияния на деятельность органов, размещённых в полости тела.

Параллельно совершенствуется процесс передачи спермы. У *Succinella* нет эффективных регуляторов поступления спермы, и нет емкостей, в которых могла бы накапливаться семенная жидкость. Вероятно, изначально семенная жидкость скапливалась в задней части пениальной трубки за счёт временного пережимания и обособления от передней части пениса. У *Succinea s.lat.*, *Oxyloma*, *Catinella*, *Mediappendix*, *Quickia* и некоторых других таксонов появляются различные вместилища спермы — утолщения, мешкообразные или червеобразные придатки на пенисе, функционирующие в качестве «накопительных камер», а в некоторых случаях и как стимуляторы партнера. В роде *Neosuccinea*, по-видимому, стимуляцию выполняет крупный придаточный орган вагины. Наличие таких образований позволяет усовершенствовать механизм копуляции, сокращая время на спаривание.

В итоге филогенеза *Succineaidae* мыслится как сочетание упомянутых тенденций. Первая (становление слизеизвести) является универсальной адаптацией и независимо осуществляется в различных филетических линиях; вторая (перестройка копулятивного аппарата) определяется «поиском» наиболее совершенных механизмов копуляции. Эта задача решается различными способами.

Насколько наши коллекции отражают истинный состав комплексов (на примерах по палеогеновым гастроподам)

О.В.АМИТРОВ

(Палеонтологический институт АН СССР, Москва)

To what degree our collections reflect the real composition of assemblages (the examples with the Paleogene gastropods)

O.V.Amitrov

Для правильности выводов, основанных на анализе фаунистических комплексов, важно, чтобы эти комплексы были представлены в наших коллекциях (и в списках определений) возможно полнее. Можно выделить разные типы полноты (или неполноты) комплексов, но здесь рассматриваются два типа: А) полнота ориктоценова по отношению к тафоценозу (насколько полно фаунистические остатки, имевшиеся в породе при ее формировании, сохранились в ней до наших дней); Б) полнота коллекции (списка) по отношению к ориктоценозу (какая часть форм, присутствующих в породе, определена).

Для выявления степени полноты типа А анализируется характер сохранности фауны. Например, при механической потертости или химическом растворении наружного слоя раковин в комплексе обычно сохраняются лишь формы с крепкой, толстостенной раковиной и выпадают формы с мелкой и тонкой раковиной. Этот вопрос уже подробно разбирался (школа-симпозиум по гастроподам в Душанбе, 1982г.). Здесь подробнее рассмотрим тип Б, поскольку аналогичные проблемы встанут и перед специалистами по современным моллюскам: они, как и палеонтологи, бывают вынуждены по отдельным образцам судить о фаунах больших территорий или акваторий.

В сборах из разных обнажений одной свиты и даже в сборах разных лет из «одной точки» видовой состав моллюсков, а тем более соотношения числа экземпляров тех или иных видов всегда различны; в одном образце никогда не встречаются все виды, известные в данной свите. В отдельных случаях различия комплексов можно объяснить действием какого-то экологического фактора, иногда они объясняются разными условиями и способами сбора фауны или имеют чисто статистические причины: некоторые виды из-за своей редкости попадают в одни образцы и отсутствуют в других. Чаще же различия связаны с реальной, но не объясняемой конкретными причинами и в этом смысле случайной неравномерностью распределения фаунистических остатков в породе. В разных свитах (горизонтах, слоях) степень этой неравномерности очень различна. Ее оценка наряду с оценкой полноты комплексов типа А позволяет делать прогнозы расширения списков фауны при дальнейших сборах.

Unionoidae фауны СССР и их роль как промежуточных хозяев и элиминаторов трематод

М.Н.ЗАТРАВКИН

(Лаборатория гельминтологии АН СССР, Москва)

Unionoidae in the fauna of the USSR and their role as intermediate hosts of Trematoda and as eliminators of cercariae

M.N.Zatrawkin

Со времени выхода в свет монографии В.И.Жадина (1938) «Семейство Unionidae» прошло более 40 лет. За это время резко изменились представления о системе Unionoidae фауны СССР. Было описано много новых видов и родов, уточнены ареалы известных видов. В связи с этим система надсемейства и зоогеографическая характеристика родов и видов представляется следующим образом.

Надсем. Unionoidae Rafinesque, 1820.

Сем. Unionidae Rafinesque, 1820.

Подсем. Psilunioninae Starobogatov, 1970.

Род Potomida Swainson, 1840 (типовой вид - *Unio semirugatus* Lamarck, 1799): *P. armeniaca* (Kobelt, 1912) (1); *P. komarovi* (Boettger, 1880) (2).

Род Eolymnium Praschad, 1919 (типовой вид - *Unio terminalis* Bourguignat, 1836). Подрод Shadininaia Starobogatov subgen. nov. (типовой вид - *Unio byzantius* Drouet, 1881). Eolymnium с вытянутой округленно-прямоугольной раковинкой, мало выступающими макушками и со скульптурой, типичной для рода (описание составлено Я.И. Старобогатовым, ЗИН АН СССР, и публикуется с его разрешения). В СССР 5 видов: *E. byzantium* (Drouet, 1881) (= *Unio sieversi* Drouet, 1881) (3), *E. araxenum* (Drouet, 1881) (4), *E. colchicum* (Drouet, 1881) (5), *E. kutaisianum* (Kobelt, 1912) (6), *E. raddei* (Drouet, 1881) (7).

Род Batavusiana Bourguignat in Locard, 1898 (типовой вид - *Unio musivus* Spengler, 1793 = *U. batavus* Maton et Racket, 1805) представлен двумя подродами. Подрод Crassunio Modell, 1964 (типовой вид - *Mya crassa* Phillipson in Retzius, 1788). Этот подрод представлен 1 видом - *B. crassa* (Phillipson in Retzius, 1788) (8). Подрод Batavusiana s. str. представлен 8 видами: *B. nana* (Lamarck, 1799) (9), *B. fuscula* (Rossmassler, 1836) (10), *B. musiva* (Spengler, 1793) (11), *B. irenjensis* (Kobelt, 1912) (12), *B. mingrelica* (Drouet, 1881) (13), *B. sobrielewskii* (Rosen, 1925) (14), *B. stevenianiformis* (Shadin, 1938) (15), *B. gregorii* (Kobelt, 1912) (16).

Подсем. Unioninae Rafinesque, 1820.

Род *Middendorffinaia* Moskv. et Star., 1973 (ТИПОВОЙ ВИД - *Unio mongolicus* Middendorff, 1851). Подрод *Middendorffinaia* s. str. представлен *M. mongolica* (Middendorff, 1851) (17), *M. arseenjevi* Moskv. et Star., 1973 (18), *M. ussuriensis* Moskv. et Star., 1973 (19). Подрод *Pseudopotomida* Moskv. et Star., 1973 (ТИПОВОЙ ВИД - *Middendorffinaia shadini* Moskv. et Star., 1973) включает: *M. shadini* Moskv. et Star., 1973 (20), *M. dulkeitiana* Moskv. et Star., 1973 (21), *M. weliczkowski* Moskv. et Star., 1973 (22), *M. hassanica* Moskv. et Star., 1973 (23), *M. martensi* Moskv. et Star., 1973 (24). Подрод *Sujfununio* Moskv. et Star., 1973 (ТИПОВОЙ ВИД - *Middendorffinaia sujfunensis* Moskv. et Star. включает 2 вида: *M. sujfunensis* Moskv. et Star., 1973 (25), *M. maihensis* Moskv. et Star., 1973 (26).

Род *Nodularia* Conrad, 1853 (ТИПОВОЙ ВИД - *Unio douglasiae* Griff. et Pidge., 1833) представлен 8 видами: *N. middendorffi* (West, 1897) (27), *N. abbreviata* (West, 1897) (28), *N. amurensis* (Mousson, 1887) (29), *N. schrencki* (West, 1897) (30), *N. flavoviridis* (Naas, 1910) (31), *N. vladivostokensis* Moskv., 1973 (32), *N. sujfunica* Moskv., 1973 (33), *Nodularia* sp.n. (34).

Род *Lanceolaria* Conrad, 1853 (ТИПОВОЙ ВИД - *Unio grayanus* Lea, 1834). Подрод *Pericylindrica* Tomlin, 1930 (ТИПОВОЙ ВИД - *Nodularia cylindrica* Simpson, 1900) включает 4 вида: *L. maacki* Moskv., 1973 (35), *L. ussuriensis* Moskv., 1973 (36), *L. chankensis* Moskv., 1973 (37), *Lanceolaria* sp.n. (38).

Род *Unio* (ТИПОВОЙ ВИД - *Mya pictorum* Linnaeus, 1758). Подрод *Unio* s. str. включает виды: *U. rostratus* Lamarck, 1799 (39), *U. muelleri* Roessmaessler, 1838 (40), *U. kalmykorum* Bogachev, 1924 (41), *U. pictorum* (Linnaeus, 1758) (42), *U. limosus* (Nilsson, 1822) (43). Подрод *Tumidusiana* Bourguignat in Locard, 1898 (ТИПОВОЙ ВИД - *Mya tumida* Phillipson in Retzius, 1788) представлен: *U. conus* Spengler, 1793 (44), *U. tumidus* Phillipson, 1788 (45).

Подсем. Anadontinae Rafinesque, 1820.

Род *Cristaria* Schumacher, 1817 (ТИПОВОЙ ВИД - *Cristaria tuberculata* Schumacher, 1817). В СССР 2 вида: *Cr. herculea* (Middendorff, 1847) (46), *Cr. tuberculata* Schumacher, 1817 (47).

Род *Sinanodonta* Modell, 1944 (ТИПОВОЙ ВИД - *Symphinodonta woodiana* Lea, 1834). Подрод *Sinanodonta* s. str. включает в СССР 7 видов: *S. schrencki* Moskv., 1973 (48), *S. amurensis* Moskv., 1973 (49), *S. likharevi* Moskv., 1973 (50), *S. fukudai* Modell, 1945 (51), *S. puerorum* (Heude, 1877) (52), *S. orbicularis* (Heude, 1877)

(53), *S.gibba* (Benson, 1855) (54). Подрод *Cristariopsis* Moskv., 1973 (типовой вид - *Sinanodonta crassitesta* Moskv., 1973). В СССР I вид - *S.crassitesta* Moskv., 1973 (55). Подрод *Anemina* Naas, 1969 (типовой вид - *Anodon arcaeiformis*, Heude, 1877) включает в СССР 3 вида: *S.shadini* Moskv., 1973 (56), *S.buldowski* Moskv., 1973 (57), *S.fuscoviridis* Moskv., 1973 (58).

Род *Buldowskia* Moskv., 1973 (типовой вид - *Anodonta arcaeiformis sujfunica* Lindholm, 1925) включает 5 видов: *B.sujfunica* (Lindholm, 1925) (59), *B.flavotincta* (Martens, 1905) (60), *B.suputinensis* Moskv., 1973 (61), *B.sujfunensis* (Shadin, 1938) (62), *B.cylindrica* Moskv., 1973 (63).

Род *Amuranodonta* Moskv., 1973 (типовой вид - *Amuranodonta kijanensis* Moskv., 1973) представлен 4 видами: *A.kijaensis* Moskv., 1973 (64), *A.parva* Moskv., 1973 (65), *A.starobogatovi* Moskv., 1973 (66), *Amuranodonta* sp.nov. (67).

Род *Beringiana* Starobogatov gen.nov. (типовой вид - *Anodonta beringiana* Middendorff, 1851). *Anodontinae* с вытянутой четырехугольной раковиной (с округленными углами), замок полностью отсутствует, макушечная скульптура из параллельных продольных валиков (дматюгов рода составлен Я.И. Старобогатовым). Род включает 4 вида: *B.beringiana* (Middendorff, 1851) (68), *B.taranetzi* (Shadin, 1938) (69), *B.youkonensis* (Lea, 1867) (70), *Beringiana* sp. (71).

Род *Anodonta* Lamarck, 1799 (типовой вид - *Mytilus cygnaeus* Linnaeus, 1758) включает 3 вида: *A.stagnalis* (Gmelin, 1791) (72), *A.zellensis* (Gmelin, 1791) (73), *A.cygnea* (Linnaeus, 1758) (74).

Род *Colletopterum* Bourguignat, 1881 (типовой вид - *Colletopterum leturneuri* Bourguignat, 1881 = *Anodonta subcircularis* Clessin, 1873) включает в СССР 7 видов: *C.subcircularis* (Clessin, 1873) (75), *C.minimum* (Millet, 1883) (76), *C.ponderosum* (Pfaiffer, 1855) (77), *C.piscinale* (Nilsson, 1823) (78), *C.cygneum* (Drouet, 1881) (79), *C.seisanensis* (Kobelt, 1912) (80), *Colletopterum* sp. (81).

Подсем. *Pseudanodontinae* Jaesckel, 1962.

Род *Kunashiria* Starobogatov gen.nov. (типовой вид - *Anodonta japonica* Clessin, 1874). *Pseudanodontinae* с овально-четырёхугольной раковиной со слабо поднимающимся спинным краем, макушечная скульптура из концентрически расположенных валиков, согнутых посредине в нечеткий угол, направленный вершиной к макушке, задние и передние концы валиков резко загнуты дорсально

(диагноз рода составлен Я.И.Старобогатовым). Род включает 2 вида: *K.hasonensis* (Ihering, 1893) (82), *K.japonica* (Clessin, 1874) (83).

Род *Pseudanodonta* Bourguignat, 1876 (типовой вид - *Anodonta complanata* Rossmäessler, 1835) включает 4 вида: *P.anatina* (Linnaeus, 1758) (84), *P.complanata* (Rossmäessler, 1835) (85), *P.kletti* (Rossmäessler, 1835) (86), *P.elongata* (Hollondre, 1836) (87).

Сем. *Margaritiferidae* Henderson, 1929.

Подсем. *Margaritiferinae* Henderson, 1929.

Род *Margaritifera* Schumacher, 1816 (типовой вид - *Mya margaritifera* Linnaeus, 1758) включает 1 вид - *M.margaritifera* (Linnaeus, 1758) (88).

Род *Dahurinaia* Starobogatov, 1970 (типовой вид - *Unio dahuricus* Middendorff, 1860) включает 4 вида: *D.dahurica* (Middendorff, 1860) (89), *D.middendorffi* (Rosen, 1926) (90), *D.sujfunensis* Moskv., 1973 (91), *D.laevis* (Naas, 1910) (92).

В зоогеографическом отношении фауна *Unionoidea* СССР очень разнообразна и представлена следующими зоогеографическими группировками: северо-западно-европейская (балтийская) 76, 84, 88 (цифры соответствуют порядковым номерам, стоящим в скобках после названия вида); юго-восточно-европейская 41, европейская 8-12, 40, 42-45, 72-74, 85-87; южнопричерноморская 3, 5-7, 13-16; южносибирско-европейская 77, 78; сирдарьинская 81; амуро-уссурийская 48-50, 64; общеамурская 17, 28-31, 46, 56; приморская 20-26, 32, 33, 51, 55, 59-63, 66, 67, 91; уссурийская 18, 19, 35-37, 47, 57, 58; верхнеамурская 27; нижнеамурская 38, 65, камчатско-алисцинская 68, 70, 71, 90; северосахалинско-камчатско-алисцинская 69; среднесибирская 80; курило-японская 82, 83, 92; араксинская (возможно тигро-евфратская) 1, 2, 4; куринско-амударьинская 79; виды интродуцированные из бассейна Янцзы 52-54.

Среди видов надсемейства лишь некоторые известны как промежуточные хозяева гельминтов. Промежуточными хозяевами *Visceralis polymorphis* являются *Colletopterum piscinalis* и *Unio pictorum* (Стадниченко, 1974). Батуро (Baturо, 1977) выделяет *Unionidae* как промежуточных хозяев *Rhipidocotyle illense*.

Как элиминаторы церкарий трематод *Unionoidea* также слабо изучены. Сударинов и соавторы (1977) отмечают как элиминаторов *Unio pictorum*, *Anodonta cygnea* и *Pseudanodonta complanata*. *Unionoidea* фильтраторы, и в связи с этим, вероятно, большинство из них могут являться элиминаторами личинок трематод. Попадая в моллюска с током воды, личинки гельминтов ослизняются, деформируются и выводятся в воду уже в нежизнеспособном состоянии.

Вопрос об элиминационной роли Unionoidea в отношении личинок и яиц гельминтов нуждается в дальнейших исследованиях.

Состав и распространение семейства Pisidiidae в западно-сибирской части Субарктики

В.Н.ДОЛГИН

(НИИ биологии и биофизики Томского университета)

Species diversity and distribution of the family  
Pisidiidae in the West-Siberian Subarctic

V.N.Dolgin

Сем. Pisidiidae довольно древнее и богато видами, представители которых обитают в разных типах водоемов. В связи с бедностью признаков, что характерно для всех представителей семейства, систематика их до настоящего времени была разработана довольно слабо и считалось общепризнанным, что они обладают необычайно широкими ареалами (Старобогатов, 1970).

Первые попытки ревизии этой группы, сделанные Старобогатовым и Стрелецкой (1967) и продолженные автором и Старобогатовым с 1974 г. наглядно показывают, что это семейство представлено гораздо большим числом видов, чем было известно до настоящего времени, и ареалы этих видов не больше, чем у многих других видов пресноводных моллюсков. Видовой состав семейства пополнился видами новыми для науки, названия которых приводятся в работе, а описание их будет дано в отдельной статье.

В настоящее время сем. Pisidiidae западносибирской части Субарктики представлено 50 видами, относящимися к 3 родам и 12 под родам. Наиболее богаты видами под роды *Casertiana* (7), *Cingulipisidium* (7), *ArcteuGLESA* (8) и *CycloCALYX* (6). Под род *Pseudeupera* представлен 5 видами, *Hiberneuglesa*, *Pulchelleuglesa* (диагнозы см. в конце) и род *Neopisidium* - по 4 вида, *Henslowiana* - 2 и *Tetragonocyclas* - 1 видом.

Наибольшее число видов приходится на южную часть (нижний Иртыш и Обь до Полярного круга), где обитает 44 вида. Из этого состава до 65° с.ш. распространены *Euglesa talievi*, *E.belogorica* sp. n., *E.tenuicardo*, *E.ferroensis*, *E.splendens*, *E.cingulata* sp. n., *E.olkhonica* sp. n., *E.tobolica* sp.n., *E.parvula*, *E.portentosa*, *E.subhibernica*, *E.bodamica* sp. n., *E.rotundicostata*, *E.subcostata* sp. n., *Neopisidium alpinum*, *N.odhneri*. Все перечисленные виды в своем обитании приурочены преимущественно к пойменным озерам, реже встречаются в курьях, затоках и в протоках

с замедленным течением. Плотность этих видов небольшая, и встречаются они не в каждом водоеме.

Севернее, до Полярного круга, проникают *E. henslowiana*, *E. casertana*, *E. globularis*, *E. obensis* sp. n., *E. sibirica*, *M. conventus*, *M. johannseni* sp. n. Эти виды встречаются в озерах, старицах, протоках и в небольших речках. Плотность большинства видов в водоемах небольшая.

В Заполярье, до 68° с.ш. (линая часть Ямальского и Тазовский полуостров) распространены *Pisidium amplicum*, *E. suesica*, *E. rivularis*, *E. jamalensis* sp. n., *E. subtruncata*, *E. nitida*, *E. pulchella*, *E. tetragona*, *E. lapponica*, *E. cor*, *E. gumerova*, *E. ruut*. Обитание этих видов приурочено в основном к озерам, где они встречаются в большинстве, и лишь некоторые из них населяют речки с замедленным течением. Плотность большинства видов достигает 20-40 экз./м<sup>2</sup>.

На Крайнем севере, до берегов Карского моря, распространены *Lacustrina dilatata*, *E. tolli* sp. n., *E. mucronata*, *E. depressinotida* sp. n., *E. liljeborgi*, *E. nordenskjoldi*, *E. gydanensis* sp. n., *E. novikovi* sp. n., *E. valdeni*, *E. juribeica* sp. n., *E. obtusalis*, *E. scholtzi*, *E. polaris* sp. n. Все виды здесь имеют сравнительно большую плотность (40-80 экз./м<sup>2</sup>), часть из них обитает только в озерах и протоках, а многие встречаются в небольших речках, вытекающих из озер. Судя по плотности и встречаемости этих видов, центр их ареала проходит по Субарктике. В более южных районах их плотность и встречаемость значительно меньше, а такие виды, как *E. tolli* sp. n., *E. jamalensis* sp. n., *E. nordenskjoldi*, *E. gydanensis* sp. n., *E. juribeica* sp. n., *E. polaris* sp. n., южнее Полярного круга пока не найдены.

Состав зоогеографических групп семейства и их распределение в западносибирской части Субарктики весьма своеобразны. До Полярного круга наблюдается преобладание видов европейско-сибирской принадлежности - 2I (47.7%) и сибирской - I6 (36.4%), а евразийской и голарктической составляют небольшой процент. Основной фауны моллюсков этого района являются виды подродов *Casertiana*, *Cingulipisidium*, *Hiberneuglesa*, *Pulchelleuglesa* и рода *Neopisidium*.

За Полярным кругом видовой состав значительно обедняется и представлен 25 видами. Видов европейско-сибирской принадлежности в Заполярье проникает почти на половину меньше - II (44%), сибирские представлены 9 видами (36%) и значительную часть составляют евразийские виды - 4 (16%). Из всего семейства здесь наиболее полно представлены виды подродов *Arcteuglesa* и *Cyclacalux*

и в меньшей мере подрода *Savertiana*. Виды этих подродов имеют сравнительно большую плотность и встречаются в большинстве водоемов.

В целом видовой состав подсемейств *Pisidiinae* и *Euglesinae* западносибирской части Субарктики хорошо отражает пограничное положение этого региона в пределах Сибирской подобласти Палеарктики. Помимо I (2%) голарктического вида и 6 (12%) широкопалеарктических здесь несколько преобладают сибирские виды - 22 (44%) над европейско-сибирскими - 21 вид (42%).

*Hiberneuglesa* Starobogatov subg. n. (типовой вид *Pisidium hibernicum* Westerlund, 1894). Раковина вздутая, тонко исчерченная, с выступающими макушками. Кардинальный зуб правой створки не расширен, слабо изогнут. Кардинальные зубы левой створки маленькие, слабо изогнуты.

*Pulchelleuglesa* Starobogatov subg. n. (типовой вид *Pisidium pulchellum* Jenyns, 1845). Раковина блестящая, с густыми ребрышками. Кардинальный зуб правой створки изогнут и раздвоен на заднем конце. Кардинальные зубы левой створки слабо изогнуты и почти параллельны друг другу.

Диагнозы подродов составлены Я.М.Старобогатовым.

Специфичность моллюсков к заражению личинками трематод как метод систематики лимнейд

Н.Д.КРУГЛОВ

(Смоленский педагогический институт)

Specifity of molluscs to the infection by trematode larvae, as a tool of the molluscan taxonomy

N.D.Kruglov

Жизненный цикл трематод всегда протекает при участии моллюсков. Как правило, большинство трематод обладают узкой специфичностью в выборе моллюсков в качестве промежуточных хозяев. Нами, вслед за А.М.Сазановым (1979), предпринята попытка широкого использования в систематике лимнейд специфичности моллюсков к заражению личинками трематод. В этих целях проведено экспериментальное заражение мирацидием *Fasciola hepatica* 9 видов лимнейд, относящихся к 4 под родам: *Lymnaea stagnalis* и *L. fragilis* (под род *Lymnaea*); *L. corvus* и *L. guertiniana* (под род *Corvusiana*); *L. fontinalis* и *L. ampullacea* (под род *Peregriana*); *L. atra*, *L. palustris* и *L. transsylvanica* (под род *Stagnicola*).

Для эксперимента специально отобрали виды, недавно выделенные

в результате ревизии сборных видов (подроды *Lymnaea* и *Corvuviana*), а также виды трудно различимые по анатомии (подрод *Stagnicola*). Одновременно стремились определить относительную специфичность моллюсков к заражению личинками фасциолы в зависимости от возраста и систематического положения. Моллюсков всех подродов заражали в возрасте 1-8, 10-15, 17, 20, 23-25, 28 сут по двум методикам: 2-3 мирацидия на одного моллюска любого возраста и в условиях массового выхода мирацидия с экспозицией 5 мин. Возраст моллюсков определялся с точностью до 1 сут, содержание моллюсков в лаборатории проводилось по нашей методике (Круглов, 1980). Всего в эксперименте использовано 2668 моллюсков. Контролем служили *L. truncatula*, зараженные мирацидиями из одинаковых серий яиц фасциолы.

Подрод *Corvuviana*. Подвергнуто заражению мирацидием фасциолы 717 экз. *L. corvus*. В возрасте 1-2 сут из 201 моллюска заразились 20 (10%). Спороцисты в моллюсках отмечены на 7-е сутки, редии на 22-30-е сутки, церкарии на 99-120-е сутки и адолескарии на 113-120-е сутки. В контрольных *L. truncatula* партеногония завершалась через 45-50 сут. В возрасте 3-5 сут из 212 моллюсков 6 оказались зараженными (около 3%). Спороцисты в них отмечены на 7-е сутки, редии на 22-е сутки, церкарии на 94-е сутки, адолескарии на 120-е сутки. В возрасте 7-8 сут из 230 моллюсков 6 оказались зараженными (2.6%). Спороцисты и редии отмечены примерно в те же сроки, а церкарии к 112 дням с момента заражения не развились вовсе. В возрасте 10 сут и старше заражение моллюсков вообще не происходило.

Подвергнуто заражению мирацидием фасциолы 298 экз. *L. guertiana*. В возрасте 1-2 сут из 96 моллюсков заразились 8 (8.3%). Редии отмечены на 24-35-е сутки, церкарии на 80-е сутки, адолескариев не было получено. В возрасте 3-5 сут из 144 моллюсков заразились 6 (4.16%). Редии отмечены на 30-43-е сутки, церкарии на 80-е сутки, адолескарии не отмечены на 112-е сутки. Моллюски в возрасте 7 сут и старше не заражались личинками фасциолы.

Подрод *Lymnaea*. Подвергнуто заражению мирацидием фасциолы 407 экз. *L. fragilis*. В возрасте 1-4 сут из 140 моллюсков 7 оказались зараженными (5%). Спороцисты и редии развились на 24-е сутки. Через 50 сут с момента заражения редии полностью дегенерировали. Моллюски в возрасте 5 сут и старше личинками фасциолы не заражались.

Подвергнуто заражению 149 экз. *L. stagnalis* в возрасте 1-28

на. Из вышесказанного следует, что количество зубцов едва ли может служить надежным диагностическим признаком. Лишь у некоторых родов радула имеет стабильные признаки: у всех представителей подсем. *Volutopsinae* латеральные зубы всегда имеют 2 зубца, однако похожая радула встречается и у *Neptuneinae* - *Golikovia fukuae* (Kuroda).

Существенное значение, на мой взгляд, имеют две характеристики радулы: относительная ширина радулы (отношение ширины радулы, в мм, к высоте раковины, в мм, -  $P_1$ ) и степень налегания поперечных рядов зубов радулы друг на друга (отношение длины участка радулы с 10 рядами зубов к его ширине -  $P_2$ ). Подобный анализ проведен для подсем. *Volutopsinae*. Для рода *Volutopsis*  $P_1$ : от 1.47 (*V. norvegicus*) до 1.89 (*V. fragilis*),  $P_2$ : от 1.47 (*V. norvegicus*) до 1.77 (*V. fragilis*); для *Lusivolutopsis*  $P_1$ : от 0.49 (*L. limatus*) до 0.81 (*L. middendorffii*),  $P_2$ : от 2.05 (*L. middendorffii*) до 3.09 (*L. limatus*); для *Nabevolutopsis*  $P_1$ : от 0.74 (*N. hirasei*) до 0.77 (*N. attenuatus*),  $P_2$ : от 1.80 (*N. attenuatus*) до 2.08 (*N. hirasei*). Таким образом, сочетание обоих показателей значительно различается для всех трех родов. Показатели довольно стабильны у вида, хотя и несколько меняются с возрастом: так, у молодого экземпляра *L. middendorffii* с высотой раковины 27.5 мм  $P_1$  - 0.74,  $P_2$  - 1.57, а для особей с высотой раковины 64-87 мм  $P_1$  - 0.79-0.81,  $P_2$  - 2.05-2.24.

Отдельные данные имеются и по роду *Neptunea*:  $P_1$  и  $P_2$  для *N. antiqua* - 1.18 и 1.95 соответственно, для *N. gulbini* - около 1.41 и 1.89, для *N. jagudinae* - приблизительно 1.61 и 1.95. Здесь отчетливо различие по  $P_1$  и большое сходство по  $P_2$ .

Подобный анализ может оказаться полезным при диагностике других родов и видов Висцинидае. При изображении радулы следует приводить не менее двух поперечных рядов зубов, чтобы было видно налегание их друг на друга.

Значимость признаков в диагностике моллюсков рода *Oenopota*  
(*Gastropoda*, *Turridae*)

И.П.БОГДАНОВ

(Московский университет)

Significance of characters for identification of molluscs of  
the genus *Oenopota* (*Gastropoda*, *Turridae*)

I.P.Bogdanov

Каждому, кому приходилось иметь дело с определением моллюсков рода *Oenopota*, известна трудоемкость этой работы. Учитывая трудности определения видов по раковине, многие авторы начиная с конца прошлого столетия вводят еще один систематический признак — морфологию зубов радулы. Они же отмечают у некоторых видов большой диапазон изменчивости строения зубов радулы, что, вероятно, и заставило последующих исследователей отказаться от использования этого органа для диагностики видов.

Некоторые авторы обращали внимание на систематическую ценность крышечки. Мнения их были различны: речь шла либо об использовании этого признака только на уровне родов, либо подсемейств. Только Фриле (1886) приводит рисунки крышечки отдельных видов энот (*pyramidalis*, *cinerea*, *rugulata*, *trevelyana*, *scalaroides* и др.).

В середине 60-х годов нашего столетия выходит несколько работ Смита по анатомии некоторых видов *Turridae*, среди которых рассматриваются *Oenopota trevelyana* и *O. turricula*. Автор указывает на некоторые различия в пищеварительной, половой и кровеносной системах. В связи с тем, что эти различия можно наблюдать только на ультрамикроскопическом уровне, их вряд ли можно применить в прикладной систематике.

При ревизии моллюсков энот из Охотского моря нами была проверена систематическая ценность следующих признаков: морфология зубов радулы и крышечки. Удалось проследить ярко выраженную стабильность морфологии зубов радулы для большинства видов, в то время как только у *O. rugulata* и *O. nobilis* этот признак имел довольно широкий диапазон изменчивости. Благодаря хорошо иллюстрированным работам Сарса (1878), Веррилла (1882) и Фриле (1886) удалось сравнить рисунки зубов радул из морей Атлантики с препаратом радул энот их Охотского моря. Оказалось, что ведущую роль играет базальная часть зуба, в то время как «лезвие» у многих видов имеет сходную форму.

Отмечено качественное межвидовое различие формы крышечки при внутривидовом постоянстве этого признака. Особое внимание при этом уделялось линии, соединяющей ядро с дистальным концом кры-

сут. Во всех возрастных группах не отмечено развития личинок фасциолы.

Подрод *Peregriana*. Подвергнуто заражению 142 экз. *L. fontinalis* в возрасте 6-18 сут. Развитие личинок фасциолы отмечено только у моллюсков 6-дневного возраста (5.5%). Редии отмечены на 23-е сутки с момента заражения. Церкарии в моллюсках этого возраста наблюдать не удалось.

Подвергнуто заражению 121 экз. *L. ampullacea*. В возрасте 1-2 сут из 36 моллюсков заразились 12 (33%), в возрасте 3-4 сут из 15 моллюсков заразились 2 (13.3%), в возрасте 7-8 сут из 70 моллюсков заразились 6 (8.5%). Редии и церкарии во всех возрастных группах отмечены на 50-55-е сутки, адолескарии - на 63-и.

Подрод *Stagnicola*. Подвергнуто заражению 3 вида данного подрода. *L. transylvanica* в возрасте 1-8 сут не заразились личинками фасциолы (исследовано 76 экз.).

*L. atra*. Подвергнуто заражению 520 экз. В возрасте 1-16 сут моллюски заражались от 2 до 11% (исследовано 454 экз.). В этих возрастных группах редии отмечены через 28-30 сут, церкарии и адолескарии через 64 сут. Моллюски старше 16 сут личинками фасциолы не заражались.

*L. palustris*. Подвергнуто заражению 243 экз. В возрасте 1-8 сут заражалось от 3 до 8.3% моллюсков (исследовано 199 экз.). В этих возрастных группах редии отмечены на 33-и сутки, церкарии на 49-е сутки, адолескарии на 93-и сутки. Моллюски старше 8 сут личинками фасциолы не заражались.

Из приведенных выше данных видно, что моллюски разных подродов не одинаково заражаются личинками *F. hepatica*. Высокий процент зараженности у представителей подродов *Peregriana*, *Stagnicola* и *Corvusiana*. Значительно ниже у представителей подрода *Lymnaea*. Партеногония *F. hepatica* полностью завершается у отдельных представителей первых трех подродов. Однако темпы партеногонии фасциолы даже у представителей этих подродов неодинаковы: в подродах *Peregriana* и *Stagnicola* партеногония завершается на 50-64-е сутки, а в подроде *Corvusiana* на 113-120-е сутки с момента заражения.

В каждом подроде наблюдаются заметные различия в специфичности моллюсков к заражению личинками *F. hepatica* на видовом уровне. Например, в подроде *Lymnaea* у *L. fragilis* мы наблюдали развитие паразита до стадии редий, тогда как *L. stagnalis* не заражались вовсе. В подроде *Corvusiana* наиболее успешно заражались *L. corvus* (1-8-дневного возраста), тогда как *L. guertliana* оказались восприимчивы к заражению только в 1-5-дневном

щечки и проходящей через апикальные точки линий ее нарастания. Был предложен термин "ось нарастания крышечки".

У эноты отмечена межвидовая изменчивость формы пропульсаторного органа ядовитой железы (в других работах "мускульный мешок"), который представляет мускульное образование отделившегося от пищевода и замкнувшегося в трубку секреторного участка - ядовитой железы. Последняя является, очевидно, новообразованием у *Toxoglossa*. Недостаточность материала не позволяет пока говорить о стабильности формы этого органа для каждого вида, но в пределах рода этот признак варьирует очень сильно. Поэтому пока можно только предполагать значимость этого признака для видовой диагностики.

Применяя в совокупности три перечисленных признака (морфология пропульсаторного органа ядовитой железы, крышечки и зубов радулы), удалось объединить отдельные виды в группы, очень сходные с под родами Барта (1941), при выделении которых одним из основных признаков Барта считал морфологию эмбриональной раковины. К сожалению, метод Барта ограничен сохранностью эмбриональной раковины, которая, как правило, у взрослого животного либо обломана, либо сильно окатана.

Полиморфизм окраски раковины моллюсков: параметрическая система

С.О.СЕРГИЕВСКИЙ

(Зоологический институт АН СССР, Ленинград)

Shell-colour polymorphism of molluscs: parametric system

S.O.Sergievsky

Полиморфные моллюски - классический объект экологической генетики. С популяционной точки зрения изучено значительное число видов, но конкретные данные о характере наследования полиморфизма окраски раковины имеются для немногих видов. Достаточно подробно изучена генетика окраски у некоторых наземных *Pulmonata*: *Succinea*, *Partula*, *Limnicolaria*, *Bradybaena*, в меньшей степени изучены *Helix aspersa*, *Ariantia arbustorum*, *Chondrus bideus*, отдельные данные имеются по переднежаберным *Clithon oualanienis*, *Theodoxus fluviatilis*, *Littorina saxatilis*, из двустворчатых - по *Mutilus edulis*. Цель данной работы - построение единой системы полиморфизма окраски раковины, базирующейся на представлении о принципиально возможных механизмах функциональной активности пигментных клеток - хроматофоров и выяснение степе-

ни наследственной обусловленности отдельных этапов преобразования окраски.

В наиболее общем виде раковина может быть представлена как спирально свернутый конус, нарастание которого происходит по внешнему краю. По мере роста раковины происходит ее пигментация, которая обеспечивается хроматофорами, находящимися в раковинно-образующем крае мантии. Возможны следующие принципиальные схемы функциональной активности хроматофоров и их взаимодействия между собой.

1) Хроматофоры отсутствуют либо неактивны - раковина депигментирована. Если неактивна часть хроматофоров, то в окраске раковины имеются депигментированные участки в виде продольных полос.

2) Хроматофоры активны и все работают в одном и постоянном пигментном режиме - раковина монотонно окрашена в один цвет. Возможно образование нескольких цветовых форм, соответствующих разным пигментам. Наиболее распространенные типы окраски: фиолетово-черная (вероятно, меланиновые пигменты), коричневая, розовая, оранжевая, желтая (вероятно, каротиноидные пигменты).

3) Все хроматофоры работают в постоянном режиме, но различаются по синтезируемым пигментам - окраска в виде чередующихся продольных полос разной пигментации и ширины. При наличии интеграции между соседними хроматофорами возможно объединение хроматофоров одного типа в комплексы - окраска в этом случае в виде широких продольных полос, число и положение которых определяется количеством и положением соответствующих интеграционных групп.

4) Все хроматофоры работают в переменном режиме, синтез пигмента периодически либо прекращается, либо меняется на синтез другого пигмента, - окраска в виде регулярно чередующихся пятен разного цвета. Возможны разные типы синхронизации работы хроматофоров в параллельных рядах: а) неустойчивая синхронизация - окраска в виде беспорядочно расположенных пятен; б) однофазная синхронизация, одновременное переключение всех хроматофоров на другой пигментный режим, - окраска в виде вертикальных полос разной пигментации; в) противофазная синхронизация, переключение хроматофоров одной группы на другой пигментный режим соответствует выключению этого режима в соседней группе, - окраска в виде "шахматного" поля; г) смещенная синхронизация, переключение на другой пигментный режим в соседних группах с некоторым "запозданием", - окраска в виде зигзагообразных или ломаных линий.

возрасте. В подроде *Stagnicola* хорошо заражались в широком возрастном диапазоне *L. atra* - от I до 16 сут, несколько хуже *L. palustris* - в возрасте I-8 сут, а *L. transsylvanica* не заражался вовсе. Из представителей подрода *Peregrina* наиболее высокий процент заражения отмечен для *L. ampullacea*. У этого вида темпы партеногонии почти совпадают с темпами у облигатного промежуточного хозяина фасциолы. Напротив, у другого вида этого подрода - *L. fontinalis* темпы партеногонии замедляются и ее завершения не происходит.

Таким образом, результаты изучения специфичности 9 видов моллюсков к заражению мирацидиями *F. hepatica* дополнительно свидетельствуют в пользу самостоятельности данных видов и обоснованности выделения рассмотренных подродов сем. *Lymnaeidae*.

Изменчивость радулы и ее таксономическая ценность для  
*Buccinidae* (*Gastropoda*, *Pectinibranchia*)

Ю.И.КАНТОР

(Институт эволюционной морфологии и экологии животных  
АН СССР, Москва)

The variability of radula and its taxonomical validity for  
*Buccinidae* (*Gastropoda*, *Pectinibranchia*)

Yu.I.Kantor

Строение радулы имеет большое значение для систематики большинства семейств брюхоногих моллюсков. В то же время радула практически не применяется для диагностики родов и видов бужинид, поскольку, с одной стороны, она весьма сходна у разных родов (так, наиболее часто у представителей подсем. *Neptuneinae* латеральные и центральные зубы имеют по 3 зубца), с другой стороны, внутривидовая изменчивость часто превышает межвидовую (например, у родов *Neptunea* и *Buccinum*, по наблюдениям А.Н.Голикова). Наибольшей изменчивости подвержена форма зубов и количество зубцов. Так, у *Neptunea antiqua* (L.) мною отмечено расщепление зубца на латеральном зубе и превращение, таким образом, четырехзубцового зуба в пятизубцовый на одной и той же радуле. У эмбрионов *N.s.f. denselirata* радула подвержена чрезвычайно большой изменчивости - форма зубов и зубцов неоднократно меняется на протяжении радулы, у одного и того же экземпляра латеральные зубы имеют по 3-4, центральные - по 2-3 зубца. У эмбриона *Volutorius porvegicus* (Gmelin) количество зубцов на центральном зубе меняется от 3 до 6, в то время как латеральные зубы имеют по 2 зуб-

В пределах одной особи возможно сочетание разных пигментных типов и механизмов функциональной активности хроматофоров - в результате образуется сложная окраска раковины, сочетающая несколько пигментов и разные типы их распределения: как в виде полос, так и в виде пятен. Усложнение окраски возможно за счет различий в микроструктуре раковины, скульптурных образованиях, кальцинации поверхностных слоев и т.д. Все основные этапы преобразования окраски - пигментный спектр, режимы работы хроматофоров, характер интеграции и синхронизации их функциональной активности - наследственно обусловлены, что выявляется при сравнительном анализе генетики окраски у разных видов. Обычно большая часть локусов, ответственных за разные признаки окраски, тесно сцеплена между собой, формируя единый суперген. Общая функциональная система полиморфизма окраски раковины заставляет предполагать ее наследственную обусловленность у моллюсков, не изучавшихся генетически.

Согласно предложенной схеме, окраска может быть описана рядом параметров: пигментным спектром, характером режима работы хроматофоров, типами синхронизации их функциональной активности, количеством и расположением интеграционных групп. В случае независимой комбинаторики основных параметров образуются сложные периодические системы полиморфизма. Так, у *Littorina obtusata* реализуются практически все мыслимые комбинации основных параметров окраски, и в популяциях встречается несколько десятков фенотипов. Появление "запретных" комбинаций (связанное в основном с неравновесием по сцеплению) приводит к вырожденности комбинативной системы полиморфизма, стремящейся к жестко закрепленной мономорфности отдельных комбинаций признаков окраски. Например, система полиморфизма *Littorina saxatilis* в значительной степени вырождена, и в беломорских популяциях встречается только ограниченное число из потенциально возможных фенотипов.

Единая функциональная система обеспечения изменчивости окраски раковины обуславливает появление и развитие параллельных рядов форм у разных видов. С этой точки зрения представляет большой интерес сравнительное изучение окраски раковины у возможно большего числа объектов разного систематического положения.

Популяционно-физиологический анализ полиморфизма окраски раковины *Littorina obtusata* (L.) (Gastropoda, Prosobranchia)  
С.О.СЕРГИЕВСКИЙ, В.Я.БЕРГЕР  
(Зоологический институт АН СССР, Ленинград)  
Population-physiological analysis of the shell-colour polymorphism of *Littorina obtusata* (L.) (Gastropoda, Prosobranchia)  
S.O.Sergievsky, V.Ja.Berger

Изучение внутривидового полиморфизма - одна из центральных задач современной теории микроэволюции. При этом особую ценность приобретают исследования, в которых изучение полиморфизма проводится на нескольких уровнях: непосредственное сравнение различных морф по их физиологическим и биологическим особенностям - на уровне особей, и анализ временной и пространственной изменчивости полиморфизма - на популяционном уровне. Именно такой комплексный подход позволяет делать наиболее обоснованные заключения об адаптивном значении полиморфизма.

*Littorina obtusata* (L.) - очень удобный объект для популяционных исследований: численность достигает 1-3 тыс. экз./м<sup>2</sup>, планктонные стадии в развитии отсутствуют, подвижность взрослых особей весьма ограничена. Полиморфизм окраски раковины довольно сложен - из беломорских популяций нами описано несколько десятков фенотипов, большинство из которых представляет результат комбинативного сочетания трех альтернативных признаков, представленных несколькими вариантами (фенами). В данной работе в ходе изучения популяционной организации *L. obtusata* анализировалась микрогеографическая изменчивость полиморфизма этого вида в районе губы Чупа (Кандалакшский залив Белого моря). Получены данные по фенотипическому составу 27 популяций (около 10 000 экз.), расположенных преимущественно в горловой части губы Чупа и в районе эстуария р. Кереть. Все обследованные популяции полиморфны по основным признакам окраски раковины, однако соотношение отдельных фенотипов оказалось существенно различным. В целом в популяциях, расположенных в районе эстуария и подвергавшихся периодическому воздействию опреснения, наблюдается значительное снижение степени полиморфности, выражающееся в исчезновении одних и снижении до минимума концентрации других фенотипов. В эстуарном районе резко возрастает концентрация преимущественно одного фенотипа (по принятой системе обозначения - ПНЦ<sub>0</sub>) - до 45-55%, тогда как в популяциях из мест обитания с нормальной соленостью концентрация этого фенотипа не превышает 5-10%.

Анализ скорости потери солей и выживаемости моллюсков в условиях длительного опреснения выявил статистически достоверные различия между особями разных фенотипов. Характер различия между фенотипами по этим показателям сходен для эстуарных и нормальных популяций, причем фенотип ПНП<sub>0</sub> характеризуется минимальной скоростью потери солей и максимальной выживаемостью в условиях опреснения. В целом моллюски из эстуарной популяции по исследованным показателям более приспособлены к воздействию опреснения, чем из мест обитания с нормальной соленостью.

Существование физиологических и иных различий между морфами у полиморфных видов является скорее правилом, нежели исключением, и объясняется в основном плейотропией и сцеплением. В данном случае разные фены окраски маркируют определенные физиологические различия между особями, касающиеся их отношения к солености. В соответствии с этими различиями происходит изменение баланса полиморфизма в эстуарных популяциях: снижается концентрация фенотипов, имеющих «плохие» характеристики приспособления к пониженной солености, и резко возрастает доля других фенотипов (преимущественно ПНП<sub>0</sub>), высокоадаптированных к действию опреснения. Таким образом, полиморфизм окраски раковины этого вида связан с системой популяционных адаптаций к изменению условий существования (в данном случае к условиям эстуария).

Комплексный подход к анализу зараженности популяций

*Littorina obtusata* (L.) (Gastropoda, Prosobranchia)

парентитами трематод

С.О.СЕРГИЕВСКИЙ

(Зоологический институт АН СССР, Ленинград)

Combined analysis of invasion of *Littorina obtusata* (L.)

(Gastropoda, Prosobranchia) populations by the trematodes

parthenitae

S.O.Sergievsy

Рассмотрение взаимодействий в системе паразит-хозяин должно базироваться на популяционной основе, включающей анализ как экологических, так и генетико-эволюционных аспектов.

В ходе изучения популяционной организации полиморфного литорального моллюска *Littorina obtusata* (L.) в Белом море нами проводилось комплексное обследование экологической и фенотипической структуры популяций в сочетании с паразитологическим анализом.

Данные предварительных исследований показали, что полиморфизм окраски этого вида адаптивен, полифункционален и поддерживается в популяциях за счет комплексного взаимодействия разных форм отбора. Анализ зараженности проводился путем вскрытия моллюсков с учетом фенотипа, пола и размера моллюска, вида и стадии развития паразита. В 1980-1981 гг. было вскрыто более 5000 особей, преимущественно из мест с высокой зараженностью - в районе губы Чупа и о.Ряжкова (Кандалакшский залив). Обнаружены партениты 9 видов трематод; основное заражение дают виды рода *Microphallus*.

Между моллюсками разных фенотипов существуют четкие и стабильные различия в экстенсивности инвазии, обусловленные в основном различиями в зараженности *Microphallus*, причем характер этих различий сохраняется для разных популяций в пределах одного района и для разных районов, а также во времени.

Наблюдается закономерная возрастная динамика зараженности, имеющая различный характер для разных видов трематод: экстенсивность заражения партенитами *Microphallus* достигает максимума в средних возрастных классах, а затем опять резко снижается; для других видов характерно увеличение экстенсивности инвазии именно в старших возрастных группах. Различия в возрастной динамике объясняются, вероятно, конкурентными взаимодействиями паразитов. Зараженность самок всегда выше зараженности самцов, причем характер возрастной динамики зараженности различен для разных полов. Соотношение полов в популяциях также динамично: в первых возрастных группах преобладают самки, затем увеличивается доля самцов (может достигать 50%), а в последних возрастных группах самцов очень мало - не более 10-15%.

Соотношение фенотипов в популяциях с возрастом меняется; в ряде случаев удается четко связать возрастную динамику встречаемости фенотипов с различиями в экстенсивности инвазии: встречаемость максимально зараженных фенотипов с возрастом уменьшается, а минимально зараженных - увеличивается. Это свидетельствует о том, что паразиты могут обеспечивать дифференциальную смертность особей разных фенотипов.

Экстенсивность инвазии различна для разных частей одной популяции, занимающей разные горизонты литорали: в верхних горизонтах зараженность выше. Возрастная динамика зараженности также зависит от горизонта. С изменением горизонта происходит закономерное изменение общей численности, соотношения полов, возрастных групп и фенотипического состава популяций. В пределах одного горизонта наблюдается неравномерное распределение моллюсков разных возрастных групп и фенотипов по типам субстрата.

У зараженных моллюсков меняется поведение: во время отлива они выползают на поверхность фукоидов. С точки зрения паразитов такое изменение поведения очень выгодно: оставшиеся на поверхности моллюски имеют значительно больше шансов быть съеденными окончательным хозяином.

Примененный комплексный подход к анализу зараженности с учетом особенностей экологической и фенотипической структуры популяций моллюсков позволяет установить, что зараженность — это сложный динамичный процесс, в котором динамика популяций разных видов трематод определяется: 1) взаимодействием популяций разных видов паразитов (конкурентное исключение); 2) демографической структурой популяции хозяев, которая сама по себе динамична и включает динамику полов и возрастного состава; 3) экологической структурой популяции хозяина: зональным и топическим распределением; 4) фенотипической структурой популяции хозяина — дифференциальной зараженностью фенотипов, их соотношением в популяции, возрастной динамикой, зональным и субстратным распределением. Эти закономерности являются только частью более общей картины, включающей еще взаимодействия с популяциями других видов моллюсков (на стадии партенит) и с популяциями ряда видов дефинитивных хозяев (на стадии мариты). Важно подчеркнуть, что указанные выше закономерности есть результат именно взаимодействия, включающего как влияние паразита на особенности популяционной организации и динамики моллюсков, так и наоборот.

Индустриальный меланизм у сетчатого слизня как тератологический синдром

Я.С.ШАПИРО, Э.И.СЛЕПЯН

(Ленинградский сельскохозяйственный институт; Зоологический институт АН СССР, Ленинград)

The industrial melanism of *Deroceras reticulatum*

(Müller) as teratological syndrome

Ja.S.Shapiro, E.I.Slepyan

Слизень *Deroceras reticulatum* (Müll.) (Geophila, Agriolimnaciidae) — антропохорный вид, широко распространенный на сельскохозяйственных землях, в селах и городах северо-западных и центральных областей европейской части СССР. При сильном антропогенном прессе, благодаря экологической пластичности, он нередко оказывается единственным представителем моллюсков в наземных биотопах. Это определяет его важное потенциальное значение как

вида - индикатора загрязненности среды и свидетельствует о целесообразности изучения его реакции на воздействие загрязнителей. Между тем до настоящего времени изучение *D. reticulatum* в антропогенном ландшафте не было связано с задачами биологического мониторинга.

Изложенное послужило основанием сравнительного исследования сетчатого слизня, обитающего на территории Ленинграда и его пригородной зоны в радиусе до 50 км. Было установлено, что окраска слизней, оцениваемая с помощью шкалы цветов Бондарцева (1954) и системы международных единиц цветности, указанных ниже в скобках, неодинакова. Фоновый цвет и цвет пятен покровов слизня могут быть черными (0.02), темно-красноватыми (17.0-2/6), темно-коричневыми (3.3-2/10), буровато-коричневыми (19.0-2/6), песочными (19.0-12/8). В целом обнаружено 25 типов интегральной окраски слизней, 9 из них - меланические. Возникновение интегральной окраски связано с фоновым цветом, цветом пятен и площадью последних относительно площади поверхности тела. Анализ популяций слизня показал, что на территории Ленинграда относительное количество слизней с меланической окраской (59.1%) значительно и достоверно выше, чем в пригородах (менее 5%). На территории города наибольшее количество меланических особей (80-100%) обнаружено в популяциях, обитающих вблизи промышленных предприятий, тогда как в жилых районах их количество не превышает 30%. В лесопарковой зоне города оно уменьшается до 12-15%. Относительное обилие слизней с типичной окраской на территории города не превышает 6%, тогда как в пригородной зоне оно достигает 70%. Окраска переходная от типичной к меланической наблюдается у слизней на территории города и пригородов с одинаковой частотой.

Предварительные экспериментальные данные не выявили наследуемости меланизма. Все потомство меланических родителей, выращенное вдали от промышленных районов, имело типичную для вида окраску.

Между меланическими и типичными по окраске слизнями одной возрастной группы наблюдаются различия. Масса ( $m$ ) и объем ( $V$ ) половозрелых меланических слизней приблизительно в 1.5 раза меньше, чем типично окрашенных:

$$\begin{aligned} m_{\text{мел}} &= 290.5 \pm 30.1 \text{ мг}, \quad m_{\text{тип}} = 434.4 \pm 47.3 \text{ мг} & (t > t_{05}); \\ V_{\text{мел}} &= 0.22 \pm 0.02 \text{ см}^3, \quad V_{\text{тип}} = 0.31 \pm 0.04 \text{ см}^3 & (t > t_{05}). \end{aligned}$$

Раковина взрослого слизня в норме представляет собой слегка выпуклую, неправильно овальную пластинку, периостракум которой подстилается сплошным известковым слоем. Именно такая раковина

рокой случайной изменчивости плодовитости, однако в определенных условиях можно выявить и генетическую природу ее индивидуальной изменчивости. У ценных для народного хозяйства видов моллюсков этот признак можно использовать для искусственного отбора и разведения наиболее плодовитых особей.

Биотопическая и географическая изменчивость полиморфной структуры популяций *Bradybaena fruticum* (Müll.)

И.М.ХОХУТКИН, А.И.ЛАЗАРЕВА

(Институт экологии растений и животных УНЦ АН СССР, Свердловск)

Biological and geographical variability of polymorphic population structure of *Bradybaena fruticum* (Müll.)

I.M.Khokhutkin, A.I.Lazareva

Полиморфные виды моллюсков чрезвычайно удобные объекты для решения ряда вопросов, связанных с исследованием микроэволюционных процессов. Полиморфизм европейского вида *Br. fruticum* изучался неоднократно в связи с сезонными, хронографическими и отчасти биотопическими закономерностями. Установлен моногенный характер наследования признаков окраски „опоясанности“, причем однотонная морфа гомозиготна по рецессивному аллелю; бесполосая морфа доминирует (Хохуткин, 1979). Цель настоящей работы – рассмотрение биотопической и географической изменчивости вида.

Использован как собственный (19 483 экз.), так и коллекционный материал, главным образом из Зоологического института АН СССР (1398 экз.), а также литературные данные. Исследования проводились в 1965–1981 гг. Наиболее удобный способ выражения данных – в частотах рецессивного гена ( $q$ ).

Многолетние исследования колоний (г.Сарапул, Удмуртская АССР и г.Талица, Свердловская обл.) выявляют картину динамически стабильных популяционных систем. В сарапульской популяции  $q$  колеблется от 0 до 0.6, в талицкой – от 0.2 до 0.8. Значительное перекрытие частот не изменяет достоверных различий двух популяций по наиболее частым значениям для каждой из них – 0.4 и 0.5 соответственно. В других популяциях вида из Удмуртии и Татарии значения  $q$  колеблется от 0.4 до 0.8, из Свердловской и Курганской обл. – от 0.1 до 0.7. Таким образом, только длительные наблюдения позволяют сделать заключение о „географическом“ характере изменчивости, маскируемой биотопической изменчивостью.

Общая картина соотношения частот морф по биотопам следующая: хвойный лес - 0.58; смешанный лес - 0.42; лиственный лес - 0.55; широколиственный лес - 0.48; биотопы, подвергнутые резким антропогенным воздействиям (насыпи, скашиваемые луга), - 0.60. Следовательно, наибольшая частота  $\varphi$  проявляется в биотопах, менее благоприятных для обитания вида.

Частота  $\varphi$  изменяется по ареалу вида следующим образом. В пределах от 10 до 20° восточной долготы происходит увеличение ее с 0.3 до 0.6, затем довольно равномерное уменьшение с шагом в 10° до 0.4, а с 50 до 60° она вновь увеличивается до 0.55. По широте мы не наблюдаем таких колебаний ( $\varphi$  0.42-0.45). Таким образом, в направлении с запада на восток выявляется клинальная изменчивость. По Майру (1968), когда ареал вида непрерывен, частоты генов обычно изменяются клинально, и клины морф параллельны климатическим градиентам.

В целом можно сказать, что у изученного вида достаточно четко выявляется как биотопическая, так и географическая форма изменчивости. Судить же о причинах их в настоящее время затруднительно из-за неоднородности материала, а главным образом из-за отсутствия прямых данных о селективной ценности морф.

#### Изменение эпителия моллюсков в онтогенезе

Ф.М.СОКОЛИНА

(Казанский университет)

The changing of epithelium of molluscs in ontogeny

F.M.Sokolina

Было высказано предположение (Mattes, 1949) о том, что специфичность промежуточного хозяина для личинок трематод определяет эпителий моллюсков, высота его клеток. Несмотря на то что это оказалось не единственной причиной специфичности, исследование эпителия моллюсков остается интересным вопросом для решения проблемы.

Целью наших опытов было сравнительное изучение высоты клеток эпителия моллюсков сем. *Lymnaeidae* равного возраста. Исследован эпителий 9 видов моллюсков: *Lymnaea stagnalis* (Linné, 1758), *L. ovata* (Drap., 1805), *L. palustris* (Muller, 1774), *L. peregra* (Muller, 1774), *L. turricula* Held, 1836, *L. transylvanica* Kim., 1884, *L. truncatula* (Muller, 1774). Чтобы доказать, что эпителий только один из факторов, определяющих специфичность, мы изучили эпителий двух видов сем. *Physidae*: *Physa fontinalis* (Linné,

обнаружена у большинства исследованных слизней с типичной окраской. У меланических экземпляров известковый слой часто присутствует лишь в эмбриональной зоне раковины (нуклеус), тогда как дефинитивная часть (спатула) либо совсем лишена его, либо известкована очень слабо. Нами принята 4-балльная шкала (балл указан в скобках) для оценки развития минерального слоя раковины: известкован лишь нуклеус (1), известкован весь периостракум при наибольшей толщине раковины до 50 мкм (2), до 50-100 мкм (3) и более 100 мкм (4). Развитие раковины в баллах у меланических слизней -  $1.85$ ; у типичных по окраске -  $3.05$  ( $p \leq 0.05$ ).

При раздражении моллюск выделяет в норме густую молочно-белую слизь, вязкость и интенсивность окраски которой определяется присутствием в ней белковосвязанного кальция (Runham, Hunter, 1970). Меланические слизи отличаются от типичных более водянистой слизью с менее интенсивной окраской. Содержание сухого остатка в слизи меланических экземпляров  $7.2 \pm 0.15$ , в слизи типичных -  $12.3 \pm 0.25\%$  ( $p \leq 0.05$ ).

Соотношение между генетической и случайной изменчивостью плодовитости *Lymnaea fragilis* (L.) из двух водоемов

Ленинградской области

И.Н.ДРЕГОЛЬСКАЯ

(Институт цитологии АН СССР, Ленинград)

Genetic and random variation of the fertility of *Lymnaea fragilis* (L.) from two ponds of Leningrad region

I.N.Dregolskaya

Плодовитость моллюсков исследовалась, как правило, либо для получения усредненной характеристики по этому признаку той или иной таксономической группы, либо - в пределах одного вида - для установления зависимости плодовитости от размера (возраста) особи.

Цель настоящей работы - изучение генетической изменчивости плодовитости моллюсков на примере вида *Lymnaea fragilis* (L.).

Исходные формы *L.fragilis* были взяты в начале лета из двух прудов окрестностей Ленинграда; от моллюсков были получены кладки (синкапсулы). 33 случайно выбранные кладки дали начало лабораторной культуре 33 "линий". Из каждой исходной кладки было взято для культивирования по несколько молодых прудовиков. В пределах одной линии моллюски содержались или поодиночке и, достигнув половозрелости, размножались путем самооплодотворения;

1758) и *Aplexa hypnorum* (Linné, 1758), которые никогда не отмечались в литературе как промежуточные хозяева фасциолы.

Проводились измерения клеток эпителия на гистологических препаратах, окрашенных по Маллори и гематоксилин-эозином. Моллюски фиксировались в возрасте от 1 до 10 дней ежедневно, на 20-й и 30-й дни, в 3- и 7-месячном возрасте.

Полученные результаты показали, что эпителий разных видов моллюсков изменяется с возрастом по-разному. При выходе из кладок эпителий моллюсков имеет высоту от 2 до 4 мкм. К 3-месячному возрасту эпителий исследованных моллюсков достигает своей предельной высоты, характерной для данного вида. Размеры их варьируют от 12 до 19 мкм.

Клетки эпителия тела моллюска имеют различную высоту в зависимости от вида моллюска и места расположения эпителия. Высота эпителия ряда моллюсков варьирует от 6 до 17 мкм (*L.truncatula*, *L.turricula*, *L.transsylvanica*, *Physa fontinalis*, *Aplexa hypnorum*) и от 15 до 19 мкм (*L.stagnalis*, *L.ovata*, *L.palustris*, *L.peregra*). Высота клеток эпителия подошвы очень велика. Она имеет размеры у взрослых форм от 27 (*L.palustris*) до 41 (*L.ovata*) и даже 56 мкм (*L.stagnalis*). Клетки, находящиеся на стигме ноги моллюска, где эпителий свободной поверхности ноги переходит в эпителий подошвы, имеют промежуточные размеры клеток.

Эти данные имеют особый интерес для специалистов-паразитологов, изучающих вопросы специфичности промежуточных хозяев трематод.

Изменчивость морфологических признаков *Dreissena polymorpha* (Pallas) в различных участках ее ареала

П.И.АНТОНОВ

(Куйбышевская станция Института биологии внутренних вод АН СССР, Тольятти)

The variability of morphological features of *Dreissena polymorpha* (Pallas) in the different parts of its distribution area

P.I.Antonov

Материал собирался нами с 1979 по 1981 г. в системе Волги: в нижнем течении (у Астрахани), в Куйбышевском водохранилище, в районе строящегося Чебоксарского водохранилища, в Рыбинском водохранилище. Материал из Воронежского водохранилища (сбор 1978 г.) был любезно предоставлен нам Т.В.Скляровой; а из оз. Шкадер (Скадерского) в Югославии был передан нам А.Яивкович.

Сроки сборов материала во всех районах, кроме трассы Чебоксарского водохранилища, одинаковые (первая декада июня). По трассе Чебоксарского водохранилища сбор производился в первой декаде августа, что сказалось только на величине прироста.

Произведено определение следующих морфологических признаков раковины: длина по морфологической оси, длина по зоне нарастания колец, прирост по зоне нарастания колец, ширина и толщина, апикальный угол (угол наклона переднего края раковины по отношению к нижнему), угол между двумя половинами нижнего края в районе носика (угол носика). Определен возраст и общий вес моллюсков, фиксированных 4%-ным формалином. Подсчитано количество полос на раковине в пределах кольца второго года жизни. Учтен характер окраски и особенности рисунка раковины. Все эти примеры были сделаны на моллюсках с длинной раковины по морфологической оси от 14.0 до 18.0 мм - наиболее массовом материале. Из каждого района было исследовано по 60 экз. моллюсков.

В наших исследованиях для определения различий морфологических признаков дрейссены из разных мест обитания мы приняли уровень значимости  $P = 0.05$ . Исходя из этого мы видим, что, естественно, различий в средней длине по морфологической оси и длине по зоне нарастания колец не наблюдается: первая колеблется в пределах от  $15.52 \pm 0.20$  до  $16.46 \pm 0.28$  мм, вторая - от  $18.63 \pm 0.65$  до  $19.90 \pm 0.34$  мм.

В отношении величины прироста особняком стоит дрейссена, собранная у Астрахани (нижневолжская). У нее самый высокий средний прирост -  $4.78 \pm 0.61$  мм, тогда как у всех остальных он не превышает 1.5 мм. Здесь мы не брали в расчет данные по дрейссене из района Чебоксарского водохранилища, так как сбор материала был произведен в августе и прирост закономерно был выше, чем в остальных районах. Наименьший средний прирост наблюдается у дрейссены из Рыбинского водохранилища (верхневолжской) -  $0.64 \pm 0.16$  мм, из Куйбышевского водохранилища (средневолжский) он составляет величину  $0.89 \pm 0.55$  мм. Дрейссена из Воронежского водохранилища и из Скадерского озера (у первой средний прирост  $1.47 \pm 0.08$ , у второй -  $1.41 \pm 0.12$  мм) по этому признаку весьма отлична от верхне- и нижневолжской дрейссены. На этот признак, вероятно, оказывают влияние температурные условия существования, от которых зависят сроки вегетации (начала роста) животных, а также условия кормности. Подобная картина распределения наблюдается и в отношении возраста моллюсков. Средний возраст нижневолжской дрейссены составляет  $1.42 \pm 0.06$  года, из Скадерского озера  $2.86 \pm 0.07$  года, из всех остальных районов средний возраст ко -

или парами и имели возможность копулировать и оплодотворяться перекрестно. Учет кладок и яиц проводился в течение нескольких месяцев — с октября по январь. За этот период моллюсками-одиночками из разных "линий" было отложено от 3 до 31 кладки. Плодовитость линии оценивалась по среднему количеству яиц в одной синкапсуле (учитывались лишь яйца, из которых выходила жизнеспособная молодь).

Первой задачей работы было сравнение по среднестатистическим параметрам плодовитости *L. fragilis*, собранных летом из двух прудов. Среднее количество яиц в синкапсуле у моллюсков I пруда оказалоь равным  $82.6 \pm 6.3$ , II —  $65.4 \pm 5.3$ , эта разница статистически оправдана. По размаху же изменчивости ( $\sigma^2$ ) достоверные различия между этими моллюсками не были найдены. Применение для сравнения двух вариационных рядов  $\Lambda$ -критерия Колмогорова-Смирнова показало отсутствие реальных различий по плодовитости между прудовиками из обоих водоемов. Этот вывод был подтвержден позднее и на потомках, которые размножались в лаборатории в осенне-зимнее время. Среднее количество яиц в синкапсулах у особей, происходивших от моллюсков I пруда, составляло  $28.5 \pm 1.4$ , II —  $26.4 \pm 1.2$  (разница недостоверна), дисперсии были также равны. Отсутствие достоверных различий по среднестатистическим показателям плодовитости между моллюсками из двух прудов позволило при последующем математическом анализе данных рассматривать их как одну совокупность.

Вторая задача работы состояла в выяснении вопроса о том, в какой мере индивидуальная изменчивость плодовитости определяется генетическими причинами. С этой целью определялся коэффициент корреляции между плодовитостью родительского поколения (исходные кладки) и плодовитостью потомков (усредненное количество яиц в кладке каждой "линии"). Для 28 сравниваемых пар он оказался равным +0.45 и достоверным. Другой подход к выяснению степени генетической изменчивости плодовитости состоял в сопоставлении методом дисперсионного анализа межлинейной (генетической) и внутрелинейной (случайной) изменчивости количества яиц в кладке потомков. Экспериментальный материал был сгруппирован в две серии: в I каждую из 23 "линий" представляли кладки одной пары моллюсков, во II каждая из 18 "линий" была представлена кладками одной самооплодотворяющейся особи. В I серии межлинейная дисперсия достоверно не отличалась от случайной. Во II серии межлинейная дисперсия была в 3.6 раза выше случайной, разница статистически оправдана.

Представленные результаты свидетельствуют о чрезвычайно ши-

леблется от  $2.21 \pm 0.12$  до  $2.50 \pm 0.07$  года. Средний вес нижеволжской дрейссены наиболее высок -  $554.00 \pm 23.40$  мг. Наименьшим весом обладают моллюски из Воронежского водохранилища -  $337.33 \pm 8.72$  мг. У всех остальных он колеблется от  $454.40 \pm 13.31$  до  $441.71 \pm 21.45$  мг.

Самая широкая раковина свойственна верхневолжской дрейссене -  $9.19 \pm 0.20$  мм, более узкая дрейссене из Воронежского водохранилища -  $7.71 \pm 0.07$  мм. Среднее значение ширины раковины для дрейссены из других мест обитания колеблется от  $8.30 \pm 0.55$  мм (средневолжская) до  $8.96 \pm 0.23$  мм (скадерская). Наибольшая средняя толщина раковины характерна для нижеволжской дрейссены -  $8.94 \pm 0.23$  мм. Воронежская дрейссена и в этом плане обладает наименьшими значениями -  $6.83 \pm 0.07$  мм. Здесь необходимо обратить внимание на соотношение ширины и толщины. По всей вероятности, этот фактор более значимый, чем абсолютное значение указанных признаков. Имеется в виду превалирование того или иного признака над другим. Мы сравнивали два варианта: ширина больше толщины и ширина равна или меньше толщины. При таких соотношениях получается следующая картина. У нижеволжских моллюсков и с трассы Чебоксарского водохранилища преобладают особи с толщиной больше ширины (66.7 и 61.8%). Во всех остальных исследованных районах преобладает соотношение - ширина больше толщины. Вероятнее всего, на этот признак оказывают влияние условия гидродинамического режима вод. При больших скоростях течения преобладают особи с толщиной раковины, большей ее ширины. Это подтверждается данными измерений и апикальных углов, которые соответствуют для дрейссены нижеволжской  $56.40 \pm 1.38^\circ$ , с чебоксарской трассы -  $58.60 \pm 0.82^\circ$ , для дрейссены из остальных мест обитания он не выходит за пределы ниже  $60^\circ$  и колеблется в среднем от  $60.20 \pm 1.31$  до  $63.40 \pm 0.68^\circ$ .

Большие различия наблюдаются и в угле носика, который характеризуется следующими средними величинами: у нижеволжской -  $113.03 \pm 0.02^\circ$ , средневолжской -  $115.03 \pm 0.53^\circ$ , чебоксарской и рыбинской -  $124.32 \pm 1.90$  и  $126.39 \pm 1.93^\circ$  соответственно, из Воронежского водохранилища и Скадерского озера -  $110.50 \pm 0.57$  и  $98.19 \pm 0.64^\circ$  соответственно. Это, по нашему мнению, вызвано различиями в гидродинамике условий существования.

Условия обитания накладывают определенный отпечаток на характер цвета и рисунка полос на раковине. При более быстрых скоростях течения количество полос в пределах одного годового кольца меньше, чем при отсутствии течения. У нижеволжской и дрейссены с чебоксарской трассы их средняя величина колеблется от  $3.79 \pm 0.25$  до  $4.30 \pm 0.44$  шт. В остальных районах число их близко к 6.

Особняком стоит дрейссена Скадерского озера, где число полос  $3.78 \pm 0.11$  шт. и близко к таковому у особей, обитающих при значительном течении. По характеру рисунка полос выделяются моллюски из нижнего течения Волги, где преобладают полосы, близкие к плавным. В водах с более замедленным течением преобладают особи с зигзагообразными полосами.

Спонтанная полиплоидия у байкальских моллюсков рода

*Benedictia* (Gastropoda, Prosobranchia)

Е.С.ЛОБЕРЕЖНЫЙ, Т.А.ДЗУБАН, Р.М.ОСТРОВСКАЯ

(Иркутский университет)

Spontaneous polyploidy in Baikal endemic molluscs of the

genus *Benedictia* (Gastropoda, Prosobranchia)

Е.С.Лобережный, Т.А.Дзубан, Р.М.Островская

Очевидным является факт, что байкальские моллюски в общей системе мягкотелых составляют своеобразную фауну, которая, будучи изолированной в огромном уникальном водоеме, имеет свои экологическую пластичность, ярко выраженный полиморфизм и эндемизм, гигантизм в некоторых группах и т.д. К этим особенностям можно отнести и обнаруженную нами у моллюсков рода *Benedictia* спонтанную полиплоидию.

Диплоидное число хромосом у моллюсков *B. limnaeoides* равно 34. Однако, среди 117 проанализированных цитологически самцов 7 содержали триплоидный ( $3n = 51$ ), а 10 - тетраплоидный ( $4n = 68$ ) набор хромосом в сперматогонияльных клетках. Обнаружены также 4 самки с набором из 51 хромосомы. Таким образом, моллюскам *B. limnaeoides* присущ полиплоидный ряд из 34, 51 и 68 хромосом, что является редким для раздельнополых животных случаем спонтанной полиплоидии.

Измерение размеров ядер сперматогониев показало, что ядра триплоидных особей на 34%, а тетраплоидных - на 60% крупнее таковых диплоидных особей, что соответствует известному факту увеличения размеров клеток у полиплоидных особей по сравнению с диплоидными.

Нами обнаружено, что сперматозоиды тетраплоидных моллюсков имеют утолщенную шейку в сравнении со сперматозоидами диплоидных особей. Это различие, по-видимому, можно использовать как "макспресс-маркер" для выявления полиплоидных особей при анализе собранного материала.

Существенным подтверждением выявленной спонтанной полиплоидии

является обнаружение в популяции *B. limnaeoides* полиплоидного мейоза. При наличии в нормальном мейозе у моллюсков этого вида 17 бивалентов в полиплоидном мейозе обнаружены также и варьирующее число уни-, три- и квадриналентов и сложные ассоциации хромосом. Эти многочисленные и нерегулярные нарушения мейоза позволяют предполагать, что обнаруженная полиплоидия по механизму возникновения представляет собой автополиплоидию. Это подтверждается также тем, что популяции, в которых обнаружены полиплоиды, образованы исключительно моллюсками вида *B. limnaeoides*.

Полиплоидные особи выявлены в трех весьма удаленных друг от друга точках Байкала (бухты Песчаная, Большие Коты и район г. Байкальска), что свидетельствует о их независимом возникновении и существовании сходных факторов их образования в экологически различающихся зонах.

Отметим, что спонтанная полиплоидия в роде *Benedictia* еще более усложняет систематику этой группы, так как полиплоидные особи морфологически не отличаются от диплоидных, давших им начало.

**Карнологическое исследование 10 видов байкальских эндемичных моллюсков (Gastropoda, Prosobranchia)**

**Е.С. ПОБЕРЕЗНЫЙ, Н.К. ПЕТРЕНКО, Р.М. ОСТРОВСКАЯ**  
(Иркутский университет)

**Caryological study of the 10 Baikal endemic mollusc species (Gastropoda, Prosobranchia)**

**E.S. Poberezhny, N.K. Petrenko, R.M. Ostrovskaya**

В последнее время в малакологии намечается тенденция к привлечению различных методов для выяснения систематических статусов групп моллюсков и их филогенетических связей. Для решения этих вопросов необходим комплексный подход, который с использованием таких критериев, как анатомогистологический, цитогенетический и экологический, позволил бы привести в систему теоретические знания и их последующее практическое применение. Карнологическое исследование в этом смысле является одним из критериев оценки правильности морфологического построения в систематике байкальских моллюсков.

Карнологически исследовано 10 видов. В основу приготовления препаратов мейотических и митотических хромосом положен метод А.П. Дыбана с некоторыми модификациями. Объектами исследования служили половозрелые самцы и самки 4 родов: *Valvata*, *Benedictia*, *Kobeltosochlea*, *Baicalia*. Морфология хромосом определялась по

номенклатуре Левана. При анализе кариотипов использовали метафазные пластинки с близким индексом спирализации (до 7%), в результате анализа хромосом моллюсков родов *Benedictia* и *Valvata* построены поликардиограммы.

Кариотипы двух видов рода *Valvata*, который является единственной гермафродитной группой среди байкальских переднежаберных моллюсков, представлены 20 хромосомами в диплоидном и 10 бивалентами в гаплоидном наборе. Хромосомы моллюсков этих двух видов самые крупные из всех исследованных видов байкальских моллюсков. Их размеры составляют 3.5-7.6 мкм. Все хромосомы по морфологии метацентрические, за исключением одной пары, хромосомы которой субметацентрические. Максимальное число хиазм на бивалент в мейозе - 2. Хромосомные наборы двух видов отличаются друг от друга по размеру субметацентрических хромосом и расположению вторичных перетяжек в разных парах хромосом. Таким образом, различия между двумя исследованными видами вальватид на морфологическом уровне подтверждаются и на уровне их кариотипов.

При сравнительном изучении хромосомных наборов *Benedictia baicalensis* и *limnaeoides* установлено, что диплоидное число хромосом у обоих видов равно 34, а гаплоидное число (при анализе бивалентов в аrofазе I мейоза) равно 17. Максимальное число хиазм на бивалент равно 3. Хромосомы этих моллюсков мета- и субметацентрические, и лишь одна хромосома акроцентрическая (X-хромосома). Между этими двумя видами бенедиктиид нет различий ни по числу, ни по морфологии хромосом. Это обнаруживается и при поликардиограммном анализе: при наложении поликардиограмм моллюсков двух видов выделенные 4 группы хромосом полностью перекрываются. Следовательно, весьма трудно различимые морфологически, *B. baicalensis* и *B. limnaeoides* не имеют и заметных кариотипических различий. Кроме того, между ними нет различий и на биохимическом уровне при анализе спектра мисогенов и эстераз при электрофорезе в ПААГ. Все это позволяет думать, что данные формы представляют собой устойчивые экологические расы одного и того же вида.

Моллюски *Kobeltosochlea martensiana* имеют диплоидное число хромосом, равное 34, и гаплоидное число, равное соответственно 17. Хромосомы этого вида по морфологии сходны с хромосомами рода *Benedictia*.

Изучена морфология и число хромосом у 5 видов моллюсков рода *Baicalia*: *B. florii*, *B. ciliata*, *B. turritiformis*, *B. bithyniopsis*, *B. carinata*. Число хромосом в митозе у этих видов равно 28, а число бивалентов в мейозе - 14. Число хиазм на бивалент варьиру-

ет в зависимости от размера хромосом от 1 до 5.

На основании полученных результатов обсуждаются возможности использования сравнительного кариологического метода в систематике байкальских моллюсков.

Использование байкальских эндемичных моллюсков как объекта цитогенетического мониторинга

Р.М.ОСТРОВСКАЯ, Е.С.ПОБЕРЕЖНЫЙ, Н.А.ПЕТРЕНКО

(Иркутский университет)

The use of Baikal endemic molluscs as an object for cytogenetic monitoring

R.M.Ostrovskaya, E.S.Poberezhny, N.A.Petrenko

Опасность загрязнения Байкала промышленными отходами целлюлозно-бумажного производства обуславливает необходимость исследования их биологических эффектов, в особенности выявления генетического действия данного антропогенного фактора.

Исследование мутагенности промышленных стоков целлюлозно-бумажного производства проводилось на модельных объектах, таких как дрозофила (*Drosophila melanogaster*), дрожжи (*Saccharomyces cerevisiae*), генетика которых хорошо изучена; и на некоторых гидробионтах (рыбы, дафнии), но лишь в условиях эксперимента. Однако для установления генетических последствий воздействия данного антропогенного фактора на экосистему Байкала необходимо проведение не только модельных, но и "натурных" экспериментов, т.е. исследований популяций организмов, естественно обитающих в районах действия антропогенных факторов и хронически подвергающихся воздействию веществ, загрязняющих водную среду.

Такое исследование проводится нами в течение нескольких лет на байкальских моллюсках. Моллюски представляют собой экологически значимую группу животных и в последнее время активно используются при исследовании генетических последствий загрязнения морей.

Использовали два эндемичных вида моллюсков - *Benedictia baicalensis* и *Valvata piligera*, удобных для цитогенетических исследований и широко распространенных в Байкале, что позволяет проводить мониторинг не только во времени, но и в пространстве. Исследовали частоту хромосомных мутаций в анафазе митоза (*B.baicalensis*) и в диакинезе - метафазе I мейоза (*V.piligera*) в сперматогенезе у моллюсков из популяций, подверженных воздействию промышленных стоков Байкальского целлюлозно-бумажного комби-

ната (БЦБК), в сравнении с таковой у моллюсков из ряда популяций Южного Байкала, находящихся вне воздействия промстоков (чистая зона).

При анализе материалов сборов 1978-1980 гг. установлена существенно повышенная (в 7-12 раз у *B.baicalensis* и в 3-5 раз у *V.piligera*) частота хромосомных нарушений у моллюсков, обитающих в районе сброса промстоков БЦБК, по сравнению с максимальным обнаруженным уровнем спонтанных мутаций. У моллюсков из зоны загрязнения наряду с количественными неизменно обнаруживаются и качественные особенности хромосомного мутагенеза, что выражается в появлении в их клетках с заметной частотой aberrаций типа транслокаций, практически отсутствующих у моллюсков из чистой зоны. Протекание мутационного процесса у первых выявляет также постоянно обнаруживающаяся высокая гетерогенность популяций по частоте хромосомных мутаций у отдельных особей.

Известно, что интенсивность мутационного процесса зависит от возраста организмов. Для исключения возможной связи повышенной мутабельности моллюсков из района сброса промстоков с возрастным фактором проанализировали частоту хромосомных нарушений в различных размерных группах *B.baicalensis*, ориентируясь на такой конхологический признак, как ширина раковины, которая варьировала у исследованных моллюсков от 7 до 15 мм. При этом предполагали, что линейные размеры раковины в какой-то степени коррелируют с возрастом моллюсков. Предварительные результаты, показывающие отсутствие достоверных различий в частоте хромосомных нарушений у животных в различных размерных группах, позволяют думать, что повышенная мутабельность моллюсков, подверженных хроническому воздействию промстоков БЦБК, не связана с особой возрастной структурой этих популяций.

Хромосомный полиморфизм черноморской мидии (*Mytilus galloprovincialis* Lam.)

К.В.БУЛАТОВ

(Институт биологии южных морей АН УССР, Севастополь)

Chromosomal polymorphism in *Mytilus galloprovincialis* Lam.

K.V.Bulatov

Целью работы является изучение хромосомного полиморфизма черноморской мидии на организменном, популяционном и видовом уровнях, а также на разных стадиях онтогенеза. Эти исследования могут помочь характеризовать популяционную структуру вида и необ-

ходими для селекционных и гибридизационных работ.

В Черном море мидии образуют в основном 2 типа поселений: сублиторальные обрастания твердых субстратов и более глубокие (40-60 м) «биоценозы мидиевого ила». Моллюски для исследования отбирались из указанных биотопов в окрестностях г. Севастополя. Всего цитологически обработано 100 взрослых мидий. От половозрелых особей получали яйца и личинок. Просмотрено 120 препаратов яиц и личинок. Из ооцитов, эмбрионов и из различных тканей взрослых животных (гонады, мантия, жабры, нога, желудок) готовили временные и постоянные цитологические препараты. Лучшие пластинки фотографировались и кариотипировались. Классификацию хромосом проводили по Левану с соавторами (Levan et al., 1964).

Гаплоидное число хромосом у мидии  $n=14$ , диплоидное  $2n=28$ . Мейотические пластинки содержат крестообразные, палочковидные, гетероморфные и круглые биваленты. Средняя частота хиазм на бивалент близка к 1. Наиболее часто встречающиеся митотические клетки содержат 6 пар метацентриков, 6 пар субметацентриков и 2 пары субтелоцентриков. Количество хромосом в группах может варьировать, что, по-видимому, обусловлено перичентрическими инверсиями. Наблюдались клетки с гипо- и гиперпloidным числом хромосом. Различий в морфологии хромосом отдельных органов не обнаружено. В целом уровень хромосомного полиморфизма у взрослых иловых мидий выше, чем у скаловых, что, предположительно, можно объяснить более стабильными условиями среды в иловых биоценозах.

По числу хромосом *M. galloprovincialis* не отличается от *M. edulis* и *M. californianus* (Ahmed, Sparks, 1970). Однако имеются определенные морфологические различия. Например, у *M. edulis* и *M. californianus* стандартные пластинки содержат 3 пары субтелоцентриков. Мензел (1968) приводит диплоидное число хромосом у *M. edulis* - 24.

Таким образом, у черноморской мидии обнаружен хромосомный полиморфизм на внутри- и межпопуляционном уровнях. Кариосистематические исследования разных видов митилид, по-видимому, позволяют уточнить филогенетические связи видов в сем. *Mytilidae*.

Морфологическая характеристика хромосом некоторых промысловых моллюсков

Г.И.ВИКТОРОВСКАЯ

(Тихоокеанский научно-исследовательский институт  
рыбного хозяйства и океанографии, Владивосток)

Morphological characteristics of chromosomes of some  
commercial molluscs

G.I.Victorovskaya

Исследованы диплоидные наборы хромосом метафазных пластинок и составлен кариотип из гомологичных хромосом тихоокеанской устрицы *Crassostrea gigas*. Число хромосом *Cr.gigas* равно 20. Гомологичные хромосомы устрицы состоят из 6 пар метацентриков и из 4 пар акроцентриков или телоцентриков. На исследованных препаратах встречалось большое количество полиплоидных клеток. Изучены кариотипы 3 видов мидий: *Grenomytilus grayanus*, *Mytilus edulis* и *M.coruscus*. Диплоидное число хромосом этих видов равно 28. Их морфология различается по количеству мета-, субмета- и акроцентриков. *M.edulis* имеет 3 пары акроцентриков, 8 пар метацентриков и 3 пары субметацентриков. *Cr.grayanus* отличается от *M.edulis* 4 парами акроцентриков, 6 парами метацентриков и 4 парами субметацентриков. *M.coruscus* характеризуется 3 парами акроцентриков, 5 парами метацентриков и 6 парами субметацентриков. У всех трех видов сем. *Mytilidae* встречались полиплоидные клетки, состоящие из диплоидов, триплоидов и тетраплоидов. Мы исследовали также хромосомы приморского гребешка *Ratinorostea jessoensis*. Число хромосом этого вида равно 32. Морфология хромосом *R.jessoensis* характеризуется 8 парами метацентриков и 8 парами акро- или телоцентриков. На исследованных препаратах *R.jessoensis* также встречались полиплоидные клетки. Для всех изученных видов характерны клетки на стадии мейоза.

Полученные данные позволяют выявлять аномалии в развитии, судить о природе различий продуктивных характеристик различных рас двустворок в связи с их воспроизводством.

Изменчивость некоторых среднеазиатских видов *Bradybaenidae*  
Т.С.РЫМЗАНОВ  
(Институт зоологии АН КазССР, Алма-Ата)  
*Variability of some species Bradybaenidae of Central Asia*  
T.S.Rymzhanov

Для брадибенид из всех форм полиморфизма наиболее обычной является географическая изменчивость, которая проявляется как в морфологических, так и в физиологических признаках. В зависимости от климатических факторов, характера биотопа и высоты над уровнем моря географической изменчивости могут быть подвержены от одного до нескольких признаков. Так, популяции *Bradybaena lantsi* Джунгарского и Заилийского хребтов между собой отличаются только окраской. Джунгарские популяции окрашены светлее. Популяции того же вида в Киргизском хребте отличаются кубаревидной и кубаревидно-шаровидной раковиной, высоким завитком, выпуклыми оборотами и темной окраской.

Помимо указанных признаков раковины, географической изменчивости подвержены скульптура, число оборотов и размеры раковины. Примером этому служит распространение *Br.stoliczkae*, которая представлена в хр.Терской (ущелья Барскаун, Каджисай, Аксай и др.) типичными экземплярами. Формы, распространенные южнее (Нарынская обл.), отличаются меньшими размерами, малым числом оборотов и резко выраженными ребрами на поверхности дефинитивных оборотов (ущелья около перевала Долон) или только меньшими размерами (ущ.Алыш около г.Нарын).

В отношении изменчивости от высоты над уровнем моря представляют интерес скальные и осыпные популяции *Br.tzvetkovi*. У популяций, обитающих на высоте 1200-1800 м над ур.м. в относительно ксеротермных условиях хребтов Кунгей (ущ.Долинка) и Заилийский (ущелья Иссык, Тургенъ), раковины очень сходны. В то же время другие популяции из того же хр. Кунгей (окр.оз.Кульсай) и хр. Терской (ущ.Тургенъ-Аксу), которые живут выше (2000-2600 м над ур.м.), резко отличаются от предыдущих популяций наличием углов, кия, базально-колумеллярного зуба и широким пупком.

Биотопическая изменчивость наиболее обычна на границе ареала видов. В этом плане показательны популяции *Br.almaatina* Заилийского хребта (ущ.Джандосова) и хр. Кунгей (ущ.Торайгыр). Популяции, обитающие в осыпях, резко отличаются формой, скульптурой и размерами раковин от кустарниковых популяций, обитающих всего в нескольких стах метров от первых.

Что касается географической изменчивости клинального характе-

ра, то отметим, что клины среды брадибен широко распространены и встречаются у большинства видов, обитающих одновременно на двух и более хребтах (иногда это явление имеет место и внутри одного хребта). Клинальная изменчивость охватывает такие признаки, как форма, окраска, скульптура и размеры раковины. Климатические факторы (сухость, высокая температура) нередко нарушают постепенность изменения. В случае проявления этих факторов в усиленной степени (чрезмерная сухость) постепенность клина резко обрывается.

С нарастанием высоты увеличивается количество особей, подверженных полиморфизму. Завиток раковины у некоторых видов становится более высоким, обороты выпуклыми, размеры уменьшаются (при сокращении обычного для вида числа оборотов) и достигают наименьших размеров в субальпийском (при условии, если вид не поднимается в альпийский пояс) или в альпийском поясах.

Многолетнее изучение образа жизни *Ponsadenia duplocincta* показало неравномерность полиморфизма на всем протяжении своего ареала. Морфы с 4 темными лентами на всех хребтах доминируют. Морфы без темных лент или с белой лентой обитают совместно среди кустов, произрастающих в теплых (низких) поясах на высоте 800-2000 м над ур.м. Более теплолюбивые популяции этих морф по поймам рек Или и Чилик спускаются в степную и пустынную зоны, где также живут среди кустов.

Морфы с одной темной лентой приурочены к более влажным местам, как дно ущелий на высотах 1700-2600 м над ур.м., а также поймам рек и ручьев. Отдельные особи после дождей мигрируют на склоны.

Понижение температуры и повышение влажности способствуют усилению пигментации. Поэтому наиболее сильно пигментированные популяции живут в субальпийском и альпийском поясах. Усилению пигментации благоприятствуют и обратные показатели, т.е. повышенная температура и сухость, и как результат у всех ксерофильных видов область мантии сильно пигментирована.

Заканчивая обзор видов по изменчивости, следует отметить, что почти все основные морфологические признаки раковины (форма, окраска, скульптура, размеры), используемые для различия видов, в той или иной степени подвержены биотопической, географической и клинальной изменчивости. Форма, окраска и размеры раковины изменяются и в высотном направлении. Наиболее стабильными признаками раковины в пределах вида являются: скульптура эмбриональных оборотов, так как она формируется внутри яйца и, следовательно, меньше подвержена воздействию внешних условий. Кроме того, достаточно стабильно общее число оборотов раковины.

Об уровне электрофоретического сходства между миогенами некоторых видов наземных моллюсков из рода *Bradybaena*  
О.П.КОДОЛОВА, Б.М.ЛОГВИНЕНКО  
(Московский университет)

The electrophoretic similarity level between the myogens of some species of the genus of terrestrial molluscs *Bradybaena*  
O.P.Kodolova, B.M.Logvinenko

Таксономическое положение ряда форм моллюсков сем. *Bradybaenidae* до сих пор остается спорным. По-видимому, применение только морфологических методов для решения спорных вопросов систематики этого семейства недостаточно, и поэтому желательно привлечение других методов исследования. С целью выяснения возможности использования сравнительного электрофоретического анализа спектров мышечных водорастворимых белков (миогенов) для систематики сем. *Bradybaenidae* было проведено электрофоретическое исследование некоторых представителей рода *Bradybaena*, полученных из нескольких участков Заилийского Алатау. По морфологическим признакам раковины и гениталий моллюски делились на 4 группы, которые, по определению И.М.Лихарева, соответствуют следующим видам: *Bradybaena plectotropis* (Martens), *B.atschukini* (Lindhölm), *B.phaeozona* (Martens), *B.almaatina* (Skwartzow). По мнению Матёкина (1972), данные виды следует рассматривать как полувиды вида *B.plectotropis*.

Фракционирование белков проводили в блоках полиакриламидного геля при разных концентрациях акриламида (7.0, 7.5, 8.0, 8.5, 9.0, 10.0%). Спектры миогенов всех исследованных видов сравнивали между собой только внутри одного блока. При сравнении спектров рассчитывали индексы сходства (в %). Для каждой сравниваемой пары рассчитывали средние коэффициенты сходства и ошибку репрезентативности.

В полученных спектрах наблюдали от 27 до 38 фракций. Достоверных различий между средним числом фракций у разных видов не обнаружено. Наибольшие средние индексы сходства получены при сравнении спектров миогенов *B.plectotropis*-*B.atschukini* и *B.phaeozona*-*B.almaatina*. При статистическом сравнении средних индексов сходства удалось выделить две группы, достоверно различающиеся между собой. В I группу входили индексы сходства между следующими парами видов: *B.plectotropis*-*B.atschukini* и *B.phaeozona*-*B.almaatina*, во II - индексы сходства остальных пар: *B.plectotropis*-*B.phaeozona*, *B.plectotropis*-*B.almaatina*, *B.atschuki-*

ni-B.phaeozona, B.stschukini-B.almaatina . Внутри этих групп достоверных различий между средними индексами сходства не обнаружено. По имеющимся данным, индексы сходства I группы (54.90-52.80) характерны для видов одного рода, индексы сходства II группы (35.30-36.50) - для видов разных родов.

Таким образом, наши данные позволяют утверждать, что таксономическая структура сем. *Bradybaenidae* нуждается в дальнейшем исследовании, с привлечением новейших методов систематики.

Сравнительный анализ общих белков различных органов и тканей моллюсков *Unionidae* европейской части СССР

Б.М.ЛОГВИНЕНКО, В.А.ИОНОВА

(Московский университет)

Comparative analysis of the common proteins of different organs and tissues of molluscs of *Unionidae* from the European USSR

B.M.Logvinenko, V.A.Ionova

Методом электрофореза в полиакриламидном геле были исследованы общие белки различных органов и тканей (белая мышца замыкателя, желтая мышца замыкателя, край мантии, мантия, жабры, печень, гонада) 5 видов моллюсков сем. *Unionidae*: *Unio pictorum* (L.), *U.tumidus* Philipsson, *Crassiana crassa* (Philipsson), *Anodonta cygnea* (L.), *A.piscinalis* Milsson. Сравнивали электрофоретические спектры белков различных органов и тканей внутри одного вида, спектры белков идентичных органов и тканей между видами. Рассчитывали индексы электрофоретического сходства (число сходных фракций белка к среднему числу фракций двух сравниваемых спектров). Для надежности результатов каждый вариант электрофореза проводили при одних и тех же условиях не менее 5 раз. Для всех пар сравнений рассчитывали средние индексы сходства и общепринятые статистические показатели. По средним индексам судили о уровне сходства белков между видами и между разными органами и тканями.

По уровню сходства спектров общих белков органы и ткани распадаются между собой на группы. Одну группу составляют мышцы замыкателя (белая и желтая), ткань ноги и край мантии, другую - мантия и жабры, третью - печень и гонады. Сходство между тканями внутри этих групп достоверно выше, чем сходство между тканями разных групп. В целом сходство по общим белкам между органами и тканями одного вида превышает 80%.

Индексы сходства спектров белков идентичных органов и тканей разных видов разделяются на две группы (средние индексы 62.4-66.2 и 39.6-51.0). В одну группу входят индексы сходства между парами видов *U. pictorum-U. tumidus* и *A. cygneus-A. piscinalis*, в другую - все остальные, независимо от сравниваемых тканей. Те же уровни сходства получены при сравнении спектров общих белков, выделенных из гомогената всего тела.

Таким образом, при сравнении видов моллюсков по электрофоретическим спектрам можно пользоваться любыми идентичными органами и тканями, а в случае необходимости - гомогенатами всего тела, что важно при изучении мелких форм.

Опыт исследования внутривидового полиморфизма наземных моллюсков и реальность геолого-географических экстраполяций полученных результатов

П.В.МАТЕКИН, Л.В.ПАХОРУКОВА, Н.Г.УГОЛКОВА, В.М.МАКЕЕВА,  
М.А.ШИРОКОВА

(Московский университет)

**Study of polymorphism in population of terrestrial molluscs and extrapolation of the results to geomorphology and geography**

P.V.Matekin, L.V.Pachorukova, N.G.Ugolkova, V.M.Makeeva,  
M.A.Shirokova

Определение "генетических расстояний" между популяциями наземных моллюсков, вычисленных как усредненное генотипическое различие между ними по исследованным полиморфным локусам, позволяет найти то количество времени ("эволюционное время"), за которое может произойти установленная степень дивергенции между популяциями.

Но само становление генотипически оригинальных популяций связано с возникновением таких геоморфологических структур ландшафта, которые стойко препятствуют смыканию колоний улиток. Следовательно, "эволюционное время" дает возможность судить и о времени становления или продолжительности присутствия геоморфологических изолирующих структур ландшафта. В этом и состоит реальность экстраполяции данных популяционной генетики на геоморфологию.

Экстраполяция данных популяционной генетики возможна и на физическую географию. Для такой экстраполяции необходимо установить характерное для ландшафта в целом, со всеми его фитоценоза-

ми, направление естественного отбора. Это удается сделать путем сравнения частот аллелей в разных популяциях и путем анализа их динамики в возрастных группах одной популяции. Поддающееся расчету соотношение между дрейфом генов и естественным отбором позволяет оценить необходимую для экстраполяции роль этих факторов динамики генотипической структуры популяций.

Определение "генетических расстояний" и "эволюционного времени" для популяций *Bradybaena plectotropis* из Тянь-Шаня показало сильные различия между парами популяций из разных ушей и из разных хребтов. Это позволяет судить о разной давности геоморфологических процессов.

Определение направления естественного отбора в подмосковных популяциях *Br. fruticum* показало, что идет процесс осветления ландшафта. Это сказывается даже на популяциях, обитающих в значительных по площади лесах.

Перспективы исследования популяционной структуры видов моллюсков для паразитологии

П.В.МАТЁКИН

(Московский университет)

The research of population structure of some species of molluscs in application to parasitology

P.V.Matekin

При исследовании эпизоотологии паразитарных заболеваний отмечается очаговость распространения гельминтозов или количественная неравномерность зараженности как промежуточных, так и окончательных хозяев в пределах их ареалов.

Не отрицая актуальности экологического содержания проблемы очаговости, следует обратить внимание и на ее популяционный аспект. К настоящему времени имеются литературные данные и данные, полученные нами, о неодинаковой зараженности индивидов и внутривидовых популяций моллюсков личинками гельминтов, что связано с различиями в генотипах моллюсков. Доминирование в популяции индивидов с теми или иными аллелями ферментных белков коррелирует с той или иной степенью зараженности популяции.

Таким образом, популяционное структурирование вида — образование при его расселении устойчивых генотипически оригинальных совокупностей индивидов — вносит в проблему очаговости гельминтозов генотипический аспект, который чрезвычайно богат возможностями получения практически важных результатов.

Генотипический анализ некоторых форм наземных моллюсков  
Тянь-Шаня

Л.В.ПАХОРУКОВА

(Московский университет)

Genotypical analysis of some forms of terrestrial molluscs  
from Tian-Shan

L.V.Pachorukova

Накопление данных о систематическом положении различающихся по раковинам форм наземных моллюсков Тянь-Шаня связано с использованием трех равноценных и дополняющих друг друга методов: конхологического, анатомического и генетического.

Конхологический метод позволяет установить само разнообразие фауны моллюсков. Анатомический метод дает возможность упорядочить это разнообразие в отношении границ внутривидовой изменчивости конхологических признаков и позволяет более четко судить о межвидовых различиях в нормах реакций на изменение абиотических условий среды обитания.

Генетический метод, выявляющий генотипическую структуру видов, позволяет еще более строго судить о границах изменчивости видовых признаков. С помощью этого метода можно обнаружить мономорфные признаки вида, на значение которых для систематики указывал Ч.Дарвин.

Однако непосредственное отыскание мономорфных признаков среди внешних признаков раковины почти невозможно. Задача существенно упрощается при использовании метода электрофореза белков, фракции которых маркируют полиморфные и мономорфные локусы генотипического аппарата индивидов.

Используя этот метод на обширном материале, охватывающем весь Тянь-Шань, проверены данные А.Ф.Иваньковой и М.Бадави в отношении *Bradybaena plectotropis*. Подтверждена широчайшая внутривидовая изменчивость вида и подтверждены его границы, принимаемые П.В.Матёкиным и А.А.Шилейко. *Br.tzvetkovi*, дифференциальные анатомические признаки которого пока не ясны, по фракциям белков представляет собой самостоятельный вид. Подтверждена видовая идентичность правых и левых *Br.lantsi*, которые, видимо, длительное время между собой не скрещиваются. Электрофоретическое исследование янтарок (*Succinea*) показало, что форма "*martensiana*", по конхологическим и анатомическим признакам отнесенная П.В.Матёкиным к *S.altaiensis*, по фракциям белков представляет собой самостоятельный вид.

Раковинные брюхоногие и двустворчатые моллюски Белого моря и их экологические особенности

А.Н.ГОЛИКОВ, О.А.СКАРЛАТО, В.В.ФЕДЯКОВ

(Зоологический институт АН СССР, Ленинград)

Shell-bearing gastropods and bivalves of the White Sea and their ecological peculiarities

A.N.Golikov, O.A.Scarlato, V.V.Pedyakov

В результате ревизии фауны раковинных брюхоногих и двустворчатых моллюсков Белого моря было установлено, что она состоит из 116 видов, относящихся к 74 родам, 49 семействам, 22 отрядам и 4 подклассам. Обедненность малакофауны Белого моря, связанная, вероятно, со своеобразием гидрологического режима, проявляется главным образом на видовом (у некоторых групп в Белое море проникает лишь половина видов от числа обитающих в соседних участках Баренцева моря) и в меньшей степени на родовом уровнях. Степень дивергенции брюхоногих и двустворчатых моллюсков в Белом море сопоставима, хотя на каждом таксономическом уровне брюхоногих моллюсков почти в 2 раза больше, чем двустворчатых.

Пониженные солености и значительные колебания температуры в Белом море создают условия для внутривидового адаптивного морфогенеза. Последний проявляется у большинства видов в уменьшении абсолютных размеров, а у некоторых из них и относительной поверхности тела по сравнению с баренцевоморскими популяциями, что способствует большей экономности обмена. В наибольшей мере эти изменения выражены у относительно стенобионтных видов всех биогеографических групп.

Более половины обнаруженных видов обитает на обычных в Белом море заиленных грунтах, где преобладают облигатные поселенцы, представляющие главным образом арктическую и бореально-арктическую биогеографические группы. Смешанные грунты почти не имеют свойственного только им населения. На каменистых и скалистых грунтах и на слоевищах макрофитов специфичными обитателями оказываются около трети встречаемых на этих субстратах видов, представляющих главным образом амфибореальную и атлантически-бореальную биогеографические группы.

Горизонтальное и вертикальное распределение моллюсков в Белом море в наибольшей степени определяется условиями происхождения и связанной с ними термотатией видов. Наименьшая доля холодолюбивых арктических видов в составе малакофауны Белого моря обнаружена в Онежском заливе, отличающемся высокой динамикой вод и заметным летним прогревом на значительную глубину. Границы верти-

кального распределения видов различных биогеографических групп зависят от положения водных масс и их слоев, т.е. от глубины нахождения термоклина в периоды стратификации вод. Число видов моллюсков возрастает до глубин 25-50 м (где малакофауна отличается и максимальной оригинальностью), а затем довольно быстро снижается. Наибольшие различия в видовом составе соседних участков дна наблюдаются на глубинах около 5 и 40-50 м. Дифференциация видов по глубинам у брюхоногих моллюсков выражена значительно сильнее, чем у двустворчатых. На глубинах до 2.5-5 м по числу видов и их роли в биоценозах преобладают атлантические бореальные и амфибореальные виды, заселяющие поверхностный слой опресненных вод. Глубже бореально-арктических видов значительно больше, чем видов других биогеографических категорий и, за исключением лишь самых больших глубин, они оказываются наиболее значимыми среди моллюсков и по биоэнергетическим показателям. На глубинах более 5 м в составе малакофауны появляются арктические виды, которых на глубине около 35 м становится больше, чем бореальных. Последние полностью исчезают из состава фауны на глубине около 100 м. Смена преобладания специализированных биогеографических групп на глубине около 35 м может служить индикатором перехода преимущественно бореальной водной массы к арктической. Особенности вертикального распределения отдельных видов хорошо согласуются с их температурным оптимумом и резистентностью к высоким природным температурам.

Встречаемость и относительная степень обилия максимальны в большинстве случаев у наиболее эврибионтных бореальных и бореально-арктических видов, оказываясь везде сравнительно низкими у арктических видов (исключение составляет широко распространенный на больших глубинах вид *Portlandia arctica*). В то же время степень агрегированности у арктических видов может быть довольно высокой.

Распределение редких видов моллюсков в Белом море  
В.В.ФЕДЯКОВ, А.Д.НАУМОВ  
(Зоологический институт АН СССР, Ленинград)  
Distribution of rare molluscs in the White Sea  
V.V.Fedyakov, A.D.Naumov

В коллекциях ЗИН АН СССР насчитывается 29 видов моллюсков, встречаемых не более чем в десяти точках Белого моря. Рассмотрено распределение этих редких форм.

12 видов (*Ranunculus arctica*, *Turritellopsis acicula*, *Solarisella varicosa*, *Mohrensternia interrupta*, *Velutina plicatilis*, *Marseniina glabra*, *Eumetula costulata*, *Asturis rosacea*, *Oenopota harpularioides*, *Oe. simplex*, *Oe. pingelii*, *Diaphana minuta*) встречаются рассеянно по всей акватории моря. Среди них соотношение видов различного происхождения хорошо отражает биогеографический состав всей малакофауны Белого моря. Половина этой группы редких видов, а именно *T. acicula*, *S. varicosa*, *V. plicatilis*, *A. rosacea*, *Oe. simplex* и *Oe. pingelii* отмечены, в частности, в районе Соловецких островов. Кроме того, только на этой акватории встречены *Montacuta maltzani*, *Ganassa laevigata*, *Margarites vahli* и *Oenopota gigantea*. Все они имеют бореально-арктическое распространение. Таким образом, на мелководьях в районе Соловецких о-вов наблюдается известная концентрация редких для Белого моря видов моллюсков. Причинами этого, по-видимому, является отсутствие летней стратификации вод. Отметим, что данная акватория принадлежит к наиболее продуктивным участкам Белого моря.

Остальные 12 редких видов имеют в основном арктическое происхождение. Из них 11 концентрируются в трех местах: в Кандалакшском заливе - на акватории, ограниченной Средними лудами и губами Порзей и Лирь; в бассейне - по Терскому побережью в районе Варзуга-Камкаранцы; на границе Двинского залива и Горла. Во всех этих точках и только в них в большом количестве встречены *Cryonella minuta* и *Onoba jeffreysi*. *Menestho truncatula* отмечена в первом и третьем из этих районов, а *Boreoscala groenlandica* - во втором и третьем. Кроме того, возле Порзей губы найдены *Oenopota impressa*, *Yoldiella fraterna* и *Hemiacilis glabra*; на Терском берегу - *Cryonella wyvillithomsoni* и *Onoba verrilli*; на границе Двинского залива и Горла - *Yoldiella intermedia*, *Lyonisella abyssiicola* и *Asteonina umbellalis*. Все они представлены 1-5 экз. Биогеографический состав редких видов моллюсков в этих местах резко отличается от такового других районов Белого моря. В названных трех районах имеет место подъем холодных и со-

леких глубинных вод, что наряду с усиленной аерацией может объяснить концентрацию редких арктических видов.

Интересна находка *Buccinum maltzani* в юго-восточной части Двинского залива (7 проб, 76 экз.). Этот арктический вид распространен у Лабрадора и Восточной Гренландии, у Шпицбергена и от восточной части Баренцева моря до моря Бофорта (Голиков, 1980). Причины обитания *B. maltzani* в этой части Двинского залива пока не ясны.

Зонально-географическая и вертикальная структура фауны

*Bivalvia* северо-западной части Японского моря

Л.В.РОМЕЙКО, Г.М.КАМЕНЕВ

(Институт биологии моря ДВНЦ АН СССР, Владивосток)

Zonal-geographic pattern and stratification of the *Bivalvia* fauna of north-western Japan Sea

L.V.Romeyko, G.M.Kameney

В 1974–1980 гг. экспедициями ИБМ на шельфе северо-западной части Японского моря собран обширный материал по двустворчатым моллюскам. Обработано около 3000 проб с 400 станций, распределенных по всему шельфу указанного района от литорали до 400 м. В результате исследования около 14 000 экз. моллюсков установлено 117 видов и подвидов *Bivalvia*, относящихся к 64 родам, 35 семействам и 7 отрядам. В качестве новых для Японского моря указано 15 видов и подвидов, а у 33 уточнены границы ареалов.

В целом в изученном районе преобладает относительно тепловодный комплекс видов – 46,2% от общего числа видов (I – тропическо-субтропический, 20 – субтропических по происхождению, 33 – низкобореальных). Доли эвритермного широкобореального комплекса видов – 28,2% от общего числа видов (33 – широко распространенных бореальных) и относительно холодноводного – 25,6% от общего числа видов (8 – высокобореальных, 21 – бореально-арктических, I – арктический) почти равны.

Исследованный район относится к Североприморскому округу Северояпонской провинции, и только фауна вод, омывающих юго-западный берег Сахалина, включается в состав Монеронского округа Южносахалинской провинции. Сложный гидрологический режим района, по-видимому, существенно влияет на распределение фауны двустворчатых моллюсков. Так, ряд тихоокеанских приазиатских тропическо-субтропических и субтропических видов впервые обнаружен севернее и в большем диапазоне глубин, чем это указано Скарлато (1981).

Вероятно, воды теплой ветви Цусимского течения, проходящего вдоль восточной части Татарского пролива, способствуют более северному распространению тепловодных форм. Напротив, появлению в северной части Татарского пролива высокобореальной, бореально-арктической и арктической фауны, ранее встреченной только у берегов юго-восточной Камчатки, Шантарских островах, Курилах и западной части Чукотского моря, способствует холодное Приморское течение.

При изучении *Bivalvia* в данном районе для ряда видов и подвидов расширены границы вертикального распределения. Представители фауны двусторчатых моллюсков северо-западной части Японского моря отнесены к следующим батиметрическим группам, отражающим их вертикальную структуру ( в % от общего числа видов).

Литорально-верхнесублиторальные виды (2 - субтропических, 2 - низкобореальных, 3 - широкобореальных) - 6.0.

Литорально-сублиторальные виды (1 - субтропическо-низкобореальный, 1 - широкобореальный, 1 - высокобореальный, 1 - бореально-арктический) - 3.4.

Верхнесублиторальные виды (1 - тропическо-субтропический, 3 - субтропических, 2 - субтропическо-низкобореальных, 3 - низкобореальных) - 7.7.

Сублиторальные виды (1 - субтропический, 1 - субтропическо-низкобореальный, 1 - субтропическо-бореальный, 10 - низкобореальных, 5 - широкобореальных, 1 - высокобореальный, 1 - арктический) - 17.1.

Сублиторально-элиторальные виды (2 - субтропических, 3 - субтропическо-низкобореальных, 16 - низкобореальных, 14 - широкобореальных, 4 - высокобореальных, 16 - бореально-арктических) - 47.0.

Сублиторально-батимальные виды (1 - субтропическо-низкобореальный, 1 - низкобореальный, 7 - широкобореальных, 4 - бореально-арктических) - 11.1.

Сублиторально-абиссальные виды (1 - бореально-арктический) - 0.8.

Элиторальные виды (1 - субтропическо-низкобореальный, 2 - широкобореальных) - 2.6.

Элиторально-батимальные виды (2 - субтропическо-бореальных, 2 - широкобореальных, 1 - высокобореальный) - 4.3.

Среди эврибатных сублиторально-батимальных видов преобладают виды с широким ареалом. Из них 84.6% видов имеют широкобореальный или бореально-арктический тип ареала.

Фауна и распределение двустворчатых моллюсков в северной и западной частях Охотского моря

Г.Н.ВОЛОВА

(Дальневосточный университет, Владивосток)

The fauna and distribution of the Bivalvia in the northern and western regions of the Okhotsk Sea

G.N.Volova

По материалам экспедиций ТИНРО 1974-1979 гг. характеризуется фауна двустворчатых моллюсков шельфа северной части Охотского моря и восточного Сахалина в диапазоне глубин 10-400 м. Выявлено 94 вида, относящихся к 49 родам и 29 семействам. Впервые отмечены для исследуемого района 8 видов, для 31 вида уточнены границы ареалов.

Распределение температуры по глубинам определяет некоторую неоднородность биогеографического состава фауны в исследуемом районе. Из числа видов, обитающих до глубины 150 м, широко распространенные бореальные составляют 42%, бореально-арктические - 40%, высокобореальные - 14%, низкобореальные - 4%. Глубже 150 м несколько больше половины составляют широко распространенные бореальные виды (54%), 14% - бореально-арктические, а высокобореальные, низкобореальные и субтропическо-бореальные составляют каждые по 8%. Виды, заселяющие в равной мере верхнюю и нижнюю зону шельфа, представлены в основном бореально-арктическими видами (86%) и лишь 14% составляют широко распространенные бореальные.

Суровый гидрологический режим вод Охотского моря в исследованном районе до глубины 150 м создает возможность существования здесь холодноводного комплекса видов при малом количестве низкобореальных и полном отсутствии субтропических видов. Глубже 150 м соотношение различных биогеографических групп несколько меняется: снижается число высокобореальных и бореально-арктических видов, появляются низкобореальные и субтропические. Виды, обитающие в широком диапазоне глубин от 10-30 до 250-300 м, представлены в основном эврибионтным бореально-арктическим комплексом.

Изменение биогеографической структуры наблюдается и при продвижении из северных участков моря на юг вдоль восточного Сахалина до зал. Анива.

Рассмотрены три района: Северный, включающий акваторию от мыса Толстой на запад до района Шантарских островов, восточный Сахалин и зал. Терпения.

В пределах Северного района летом поверхностный слой воды прогревается на небольшую глубину, его подстилают холодные охото-

морские воды, часто с очень низкой отрицательной температурой. В пределах этого района обитает 52 вида двустворчатых моллюсков, из которых 42% составляют бореально-арктические виды, 41% - широко распространенные бореальные. В целом фауну следует рассматривать как холодолюбивую. У восточного Сахалина обнаружено 53 вида двустворчатых моллюсков, из которых 40% составляют бореально-арктические виды, несколько увеличивается число широко распространенных бореальных (48%), снижается процент высокобореальных (11%), появляются низкобореальные (4%) и субтропические виды (2%). Фауна двустворчатых моллюсков остается в целом холодноводной, хотя отмечено присутствие тепловодных видов, относящихся к низкобореальным и субтропическобореальным биогеографическим комплексам.

В зал. Терпения, по неполным данным, обитает 39 видов, среди которых 53% бореально-арктические, 86% - широко распространенные бореальные, 3% - высокобореальные, 5% - низкобореальные, 3% - субтропические. Несмотря на более южное положение в зал. Терпения, так же как и в северной части моря и у восточного Сахалина, основу фауны составляет холодноводный комплекс видов, однако число тепловодных, низкобореальных и субтропическо-бореальных видов здесь несколько больше.

Двустворчатые моллюски семейств *Muculidae* и *Muculanidae* в верхнекайнозойских отложениях Юга СССР

А.А.ВОРОНИНА

(Московский университет)

*Bivalvia of the families Muculidae and Muculanidae in the Upper Cenozoic of the South USSR*

A.A.Voronina

Моллюски семейств *Muculidae* и *Muculanidae* широко распространены в отложениях палеогена, нижнего и среднего миоцена Юга СССР; позже единственный представитель сем. *Muculidae* - *Mucula* (*Mucula*) *nucleus* появляется лишь в четвертичных отложениях Черного моря.

Сем. *Muculidae* в олигоцен-среднемиоценовых отложениях Юга СССР представлено 2 родами: *Mucula* Lam., 1799 (подроды *Mucula* s.str. и *Lamellimucula* Schenck, 1944) и *Leionucula* Quenst., 1930; 7 известными видами: *Mucula* (N.) *nucleus*, M. (L.) *sulcifera*, M. (L.) *costa*, M. (L.) *chasteli*, M. (L.) *jeffreysi*, *Leionucula* *laevigata*, *L. burdigalica* и одним новым видом рода *Mucula* (*Lamellimucula*).

Сем. *Musculanidae* представлено 4 родами: *Musculana* Mink, 1807 (подроды *Saccella* Woodr, 1925 и *Jupiteria* Bell., 1875), *Lembulus* Risso, 1826, *Portlandia* Mörch, 1857 [подроды *Portlandia* n. str.(?) и *Joldiella* Veff. et Bush, 1897], *Joldia* Möll, 1842; 14 известными видами: *Musculana*(*S.*)*crispata* [подвиды *M.*(*S.*)*crispata crispata* и *M.*(*S.*)*crispata ukrainica*], *M.*(*S.*)*karaschokiensis*, *M.*(*S.*)*gracilis*, *M.*(*S.*)*fragilis*, *M.*(*S.*)*subfragilis*, *M.*(*S.*)*tenuivalva*, *M.*(*S.*)*deltoides*, *M.*(*J.*)*tenuicincta*, *M.*(*J.*)*nana*, *Portlandia* (*P.*)(?)*deshayesiana*, *P.*(*Y.*) *Chadumica*, *Lembulus* *pellia*, *Joldia* *glaberrima*, *J.khnabadensis* и одним новым видом рода *Musculana* (*Jupiteria*).

Большинство видов семейств *Musculidae* и *Musculanidae* хорошо диагностируются, обладают определенной стратиграфической приуроченностью и широко распространены, что делает их ценными для стратиграфического расчленения и сопоставления олигоцен-среднемиоценовых отложений Кавказа СССР.

Для нижнего олигоцена характерны *Muscula*(*Lamellinuscula*) *sulcifera*, *M.*(*L.*)*chasteli*, *Musculana* (*Saccella*) *crispata*, *M.*(*S.*)*karaschokiensis*, *M.*(*Jupiteria*) *nana* и *M.*(*J.*)*tenuicincta*, найденные в алевритовых и глинистых отложениях Крыма, Украины, Закавказья, Предкавказья, Мангышлака и Устюрта, а *Portlandia*(*Joldiella*) *chadumica* и *P.*(*Portlandia*)(?)*deshayesiana* в глинистых отложениях тех же регионов. В глинистых отложениях Северного Приаралья и Устюрта, Заунгузских Каракумов найден *Joldia khnabadensis*, а в алевритово-глинистых породах каратубанской свиты новый вид рода *Musculana* (*Jupiteria*).

Широко распространены в алевритово-глинистых отложениях нижнего и верхнего олигоцена *Leionuscula laevigata* и *Muscula*(*Lamellinuscula*) *compta*, причем последний чаще приурочен к отложениям верхнего олигоцена.

Для верхнеолигоценных, преимущественно глинистых, отложений Закаспия и Ергеней характерно наличие *Musculana*(*Saccella*) *gracilis* и *Joldia glaberrima*. В верхнеолигоцен-нижемиоценовых песчаных отложениях упилихского горизонта найдены первые *Muscula*(*Muscula*) *nucleus* и *Leionuscula burdigalica*. Своеобразный комплекс развит в глинистых и алевритово-песчаных фациях сакараула Грузии, где наряду с известными из более древних отложений *Musculana*(*Saccella*) *gracilis*, *Portlandia*(*Portlandia*) (?)*deshayesiana*, *Muscula* (*Muscula*) *nucleus*, *Leionuscula burdigalica* отмечены миоценовые *Muscula*(*Lamellinuscula*) *jeffreysi* и новый вид того же рода.

В песчано-глинистых отложениях тархана и чокрака Крымско-Кав-

казской области встречаются *Muscula*(*Muscula*) *nucleus*, *Musculana* (*Saccella*) *fragilis*, *M.*(*S.*)*subfragilis*, *M.*(*S.*)*tenuivalva* и *Lam-bulus pella*.

Для песчаных отложений бадения Западной Украины характерно присутствие многочисленных *Muscula*(*Muscula*) *nucleus*, *Musculana* (*Saccella*) *fragilis*, *M.*(*S.*)*deltoides*.

Присутствие относительно стеногалинных моллюсков семейств *Musculidae* и *Musculanidae* указывает обычно на условия, близкие к морским. При этом следует отметить, что в олигоценовых отложениях вид *Muscula*(*Lamellinuscula*)*compta* часто присутствует в резко обедненных солоноватоводных комплексах.

Наибольшего многообразия представители этих семейств достигли в олигоцене и начале миоцена, позже, в связи с изменением солености, их состав резко обедняется и, наконец, после баденского времени они на большей части территории исчезают.

Раковинные брюхоногие моллюски северной части Японского моря

В.В.ГУЛЬБИН, М.В.МАЛУТИНА

(Институт биологии моря ДВНЦ АН СССР, Владивосток)

The gastropods from the north part of Japan Sea

V.V.Gulbin, M.V.Malutina

За период с 1974 по 1980 г. в северной части Японского моря (от мысов Поворотного и Крыльона на север до прол. Невельского) было собрано около 5 тыс. проб макробентоса от литорали до глубины 400 м. Сбор проб до глубины 40 м проводился водолазным методом, свыше 40 м - дночерпателем «Океан-50», тралом Сигсби и ножевой драгой. Всего было собрано около 25 тыс. экз. брюхоногих моллюсков, относящихся к 5 подклассам, 17 отрядам, 47 семействам, 71 роду и более чем 160 видам. Из них около 1/4 видов впервые отмечены в Японском море, а 6 видов являются новыми для науки.

В целом фауну моллюсков исследованного района можно охарактеризовать как относительно теплолюбивую, низкобореальную: 9% в ней составляют субтропические - низкобореальные виды, 41% - низкобореальные, 33% - широкобореальные, 4.5% - высокобореальные и 12.5% - бореально-арктические.

Принимая во внимание малакофауну и ее биогеографическую структуру, в северной части Японского моря можно выделять 5 фаунистических районов: I) среднее Приморье (от мыса Поворотного до б.

песка или из заиленного песка, поросшего мангровыми куотарниками, где встречаются некоторые виды рода *Cerithium*, *Melagraphe scabra* и др. (всего здесь обнаружено 8 видов).

В нижнем горизонте скалисто-каменистой литорали и на сублиторальной камне обнаружен 31 вид брюхоногих моллюсков, в среднем горизонте - 29, верхнем - 9. Наиболее бедны в видовом отношении илесто-песчаные грунты: в нижнем горизонте обнаружено 4 вида, в среднем - 6, верхнем - 7. Прибойные песчаные грунты лишены моллюсков.

Становление фауны брюхоногих моллюсков рода *Neptunea* Röding, 1798 (*Gastropoda*, *Buccinidae*)

В.Н.ГОРЯЧЕВ

(Зоологический музей Московского университета)

The formation of the fauna of the genus

*Neptunea* Röding, 1798 (*Gastropoda*, *Buccinidae*)

V.N.Goryachev

Нептуней часто встречаются в кайнозойских морских отложениях Северной Пацифики и Северной Атлантики и указываются в числе наиболее характерных видов для стратиграфических подразделений верхнего кайнозоя.

В настоящее время отсутствует единый взгляд на систему современных и вымерших бучинид, в том числе и нептуней, из-за разных подходов к материалу палеонтологов и неонтологов. Анализ признаков, применяемых в таксономии *Buccinidae*, показал необходимость их комплексного рассмотрения. Так, радула и крышечка могут служить над родовым признаком, хотя у некоторых подсемейств (*Ancistrolepidinae* и *Neptuneinae*) они практически неотличимы. Большая часть родов семейства имеет единый тип строения дистальной части пениса, лишь у родов *Callioncha* и *Sulcosinus* оно иное, а у представителей рода *Neptunea* обнаружены 4 типа придаточных образований у отверстия семяпровода. В то же время определение до вида по типу складчатости на конце пениса невозможно. Этот признак следует рассматривать как надвидовой детерминант в данной группе. Скульптура раковины крайне разнообразна даже внутри отдельных видов - генетически далекие виды могут иметь сходную скульптуру раковины. Однако в большинстве случаев скульптура раковины выступает как видовой и подвидовой признак.

Разграничив области применения признаков, предлагается род *Neptunea* делить на ветви (подроды) на основании типа скульпту-

ры дистальной части пениса, а внутри каждой ветви (подрода) виды объединять в группы на основе сходства диапазона изменчивости скульптуры раковины, говорящего об их родстве.

Анализируя широкий диапазон изменчивости скульптуры раковины нептуней и возникновение сходно скульптурированных форм, удалось обнаружить у современных видов корреляцию между определенным типом половой системы самца, скульптурой раковины и характером яйцевых кладок. Корреляции, обнаруженные у 29 современных видов нептуней экстраполированы на 14 ископаемых видов. В результате четко определены места ископаемых видов в системе рода *Neptunea*, что дало возможность проследить историю становления рода (каждой ветви или подрода в отдельности) во времени и пространстве. В итоге род *Neptunea* разделен на 6 подродов и 14 групп, объединяющих 43 вида. На основе типов половой системы самцов выделены 4 ветви (подрода) (*Neptunea* s.s., *polycostata*, *intersculpta*, *convexa*); кроме того, внутри одной ветви (*polycostata*) на основе уклоняющегося характера скульптуры раковины выделено еще 2 подрода - *Barbitonia* Dall и *Golikovia* Habe et Ito.

Первые достоверные представители рода известны из эоцена южной Японии и относятся к подроду *Neptunea* s.s. Внешний вид дает основание считать, что их самыми ближайшими предками являются представители вымершего рода *Trombidina* и ныне живущего *Ancistrolepis*.

В течение олигоцена из места возникновения рода (о.Кюсю) распространение видов шло на север. В конце олигоцена нептуней известны из отложений Южного и Северного Сахалина. В среднем миоцене-плиоцене здесь образуется центр видообразования нептуней. На Камчатке первые находки нептуней датируются концом олигоцена (свита мыса Тонс), а с миоцена-раннего плиоцена здесь начинается интенсивное формообразование и образуется камчатский центр видообразования нептуней. У берегов Северной Америки в зал.Аляска они появились в среднем миоцене, вскоре здесь началось формообразование, аналогичное камчатскому, и сформировался оregonский центр видообразования нептуней. На Северных Курильских островах нептуней обнаружены в верхнем плиоцене (океанская свита). На Чукотке известны с начала плейстоцена (крестовская и валькатленская свиты). Наиболее ранние находки нептуней в Атлантике датируются верхним плиоценом (вестгьёрские слои северной Исландии). С этого времени здесь начинается формообразование и можно выделить три центра видообразования нептуней - новозотландский, кельтско-лузитанский и североскандинавский.

Виды ветви *intersculpta* известны с позднего олигоцена (се-

Терней), 2) северное Приморье (от бухты Терней до прол. Невельского), 3) северо-западный Сахалин (от прол. Невельского до мыса Ламанон), 4) средний Сахалин (от мыса Ламанона до мыса Лопатина), 5) юго-западный Сахалин (от мыса Лопатина до мыса Крильон). Несмотря на некоторое отличие в видовом составе фауны этих районов мы склонны относить их к единой биогеографической провинции.

По вертикали брюхоногие моллюски распределены следующим образом. На литорали обитает 36 видов (из них на долю субтропическо-низкобореальных видов приходится 14%, низкобореальных - 50%, широкобореальных - 33%, бореально-арктических - 3%). В верхней сублиторали общее число видов возрастает и на глубине 20-50 м достигает максимума - 90 видов (8% субтропическо-низкобореальных, 54% низкобореальных, а высокобореальных и бореально-арктических - по 14%). В этом диапазоне глубин происходит интенсивная смена фаун - сумма исчезающих и появляющихся видов составляет около 55% от их общего числа на этой глубине. Глубже изобаты 50 м общее число видов постепенно уменьшается до 30 на глубине 200-400 м. При этом на глубинах 100-200 м наблюдается второй пик интенсивности смены фаун. В биогеографическом отношении в нижней сублиторали преобладают широкобореальные и бореально-арктические элементы, составляющие соответственно 39 и 31%. В верхней батии на глубинах 200-400 м холодолюбивые виды уже явно преобладают над теплолюбивыми, составляя 37% от всей фауны этих глубин.

В различных фаунистических районах (см. выше) характер вертикального распределения моллюсков отличается, и по характеру распределения теплолюбивого комплекса видов можно судить о расположении холодного слоя воды. Так, в 1-м и 4-м районах он расположен на глубинах 100-200 м, во 2-м и 3-м - на глубинах 50-100 м, в 5-м - их, по-видимому, два - на глубинах 5-15 и свыше 50 м.

По грунтам моллюски распределены следующим образом: скалисто-каменистые грунты - 103 вида (69% от общего числа видов), гравийно-галечные с примесью песка и ракушки - 63 вида (42%), песчаные - 83 вида (56%), илисто-песчаные - 45 видов (31%), илистые - 32 вида (22%). Большинство видов не имеют строгой приуроченности к определенному типу грунта и могут обитать на самых разнообразных субстратах.

ро-восток Хоккайдо и пильский разрез севера Сахалина). В настоящее время они не вышли за пределы прибрежных вод Японо-Курильской гряды и ограничили в распространении Японским и Охотским морями. Виды номинативного подрода обнаружены впервые в эоценовых отложениях севера о-ва Кюсю (свита доси). В течение последующего времени они распространялись к северу и к востоку вплоть до Берингова моря и зал. Аляска, а во второй половине позднего плиоцена проникли в Атлантику вокруг Северной Америки. В настоящее время они распространены по всему ареалу рода. Виды подрода *Golikovia* отмечены в середине раннего миоцена в зал. Аляска; вероятно, они проникли туда с Азиатского побережья. В настоящее время они распространены от зал. Аляска до Калифорнии и у берегов Центральной и Южной Японии. Виды ветви *polycostata* впервые обнаружены в нижнем плиоцене на Камчатке (устылимитаваямская свита). В настоящее время их распространение ограничено на севере верхним краем шельфа Берингова моря, на юго-западе - Японским морем и юго-востоке - побережьем Калифорнии. Виды подрода *Varbitonia* впервые найдены в плейстоценовых отложениях Японии (префектура Тиба). В настоящее время распространены от Восточно-Китайского моря до южной части Охотского моря. Виды ветви *conchexa* представлены одним современным видом, обитающим у Северных Курильских островов.

Колебания климата и распространение *Iothia fulva* (Müller)  
(Gastropoda, Lepetidae)

Ю.И. ГАЛКИН

(Зоологический институт АН СССР, Ленинград)

Distribution of *Iothia fulva* (Müller) (Gastropoda, Lepetidae)  
in view of fluctuations of the climate

Yu.I. Galkin

Колебания климата относятся к числу основных факторов, определяющих многолетние изменения ареалов и численности морских животных. Но у животных различной зоогеографической принадлежности эти процессы происходят неодинаково. В настоящем сообщении, на примере *Iothia fulva*, рассматриваются многолетние изменения в распространении североатлантических низкобореальных моллюсков.

*I. fulva* - небольшой моллюск с колпачковидной раковиной, длина которой не превышает 9-10 мм, обитающий на глубинах 20-350 м (преимущественно 150-300 м) на каменистых грунтах или илах с камнем и галькой и питающийся, видимо, детритом. Характер размноже-

ния *I. fulva* неизвестен, но, по-видимому, она имеет планктонную личинку. Этот вид был известен от Варангер-фиорда на севере, встречался далее у берегов Норвегии, Швеции, Шотландии, Ирландии и Исландии; таким образом, он относится к североатлантическим приевропейским низкобореальным формам.

Обработка коллекций Зоологического института АН СССР, содержащих сборы с 12 станций (10 моллюсков, пойманных живыми, и 7 пустых раковин), показала, что уже в 1899 и 1900 гг. *I. fulva* была встречена в 20-40-мильной зоне у берегов Мурмана, до 38° в.д., т.е. на 150 миль восточнее, чем это было известно. Сборы в последующие периоды показали значительное расширение ареала *I. fulva* к северу, связанное с процессом «потепления Арктики». В 1931 и 1935 гг. она была отмечена в районе о. Медвежьего, в 1957 и 1969 гг. — у Шпицбергена, в 1958 г. — в открытом море, в 130 милях от берегов Мурмана, и, наконец, в 1954, 1955 и 1958 гг. еще три находки были сделаны около Мурманского побережья. Глубины ее обитания составляли 128-242 м.

Анализ расположения участков существования моллюсков и времени их появления в новых районах показал тесную связь с изменениями климата и, соответственно, гидрологического режима. Станции, на которых была отмечена *I. fulva*, находились в местах, где проходили течения, несущие атлантические воды. Определение возраста позволило установить, что моллюски, пойманные у о. Медвежьего, Шпицбергена и Мурмана, принадлежали к поколениям тех лет (1920-1922, 1927, 1945, 1948-1951 и 1961 гг.), когда явления, связанные с потеплением (повышение температуры, увеличение скорости течений и объема вносимых ими вод) были, как правило, выражены особенно сильно. Кроме того, характер расширения ареала, наблюдавшийся у *I. fulva*, был свойствен, очевидно, и другим видам, принадлежавшим к североатлантическим низкобореальным видам. В том же 1931 г. западнее о. Медвежьего был встречен бриховый моллюск *Callioetoma occidentale*, также относящийся к этой зоогеографической группе, а в 1935, 1936, 1955 и 1968 гг. отмечалось его перемещение в сторону открытого моря в мурманских водах.

Пополнение популяции *I. fulva*, обитающей у берегов Мурмана, может происходить, видимо, и за счет особей, живущих в этом районе. Гораздо сложнее объяснить появление этого моллюска у о. Медвежьего и далее на север, вдоль побережья Шпицбергена. Наименьшее расстояние между местами находок *I. fulva* у северо-западной Норвегии и около о. Медвежьего составляет 200-250 миль. Преодоление этого пространства взрослыми моллюсками путем переползания

Брихоногие моллюски литорали южной части Вьетнама

В.В.ГУЛЬБИН, ЧАН ДИН НАМ

(Институт биологии моря ДВНЦ АН СССР, Владивосток; Институт морских исследований, Ня-Чанг, СРВ)

The gastropods of the intertidal zone of the southern Viet-Nam

V.V.Gulbin, Teang Din Nam

Совместными экспедициями Института биологии моря ДВНЦ АН СССР и Института морских исследований (г.Ня-Чанг, СРВ) в 1980-1981 гг. проведена гидробиологическая съемка литорали южной части Вьетнама. Обследован район от мыса Муй-Динь ( $11^{\circ}22'$  с.ш.,  $109^{\circ}1'$  в.д.) на север до бухты Вунг-Ро ( $12^{\circ}52'$  с.ш.,  $109^{\circ}27'$  в.д.). Выполнено 24 стандартных разреза, взято около 150 качественных и количественных проб макробентоса.

В исследованном районе обнаружено 135 видов брихоногих моллюсков, относящихся к 5 подклассам, 18 отрядам, 39 семействам и 69 родам. Большинство таксонов оказались монотипическими. Так, из 39 семейств 26 представлены одним родом с 1-3 видами, а из 69 родов - 41 монотипический. Наиболее разнообразно представлены семейства *Muricidae* (всего 21 вид, из них род *Drupa* представлен 6 видами, *Thais* - 5, *Morula* - 4, *Jorax*, *Drupella*, *Drupina*, *Clicoreus*, *Purpura*, *Mancinella* - по 1 виду), *Conidae* (10 видов из рода *Conus*), *Cerithiidae* (14 видов: из рода *Cerithium* - 10 видов, *Rhinoclavis* - 3, *Clypeosomus* - 1), *Meritidae* (8 видов, из них 7 относятся к роду *Merita*), *Cypraeidae* (7 видов).

В количественном отношении на литорали преобладают виды сем. *Cerithiidae*: *Clypeosomus moniliferus* создает максимальную плотность поселения - до 3 тыс. экз./м<sup>2</sup> (при биомассе 874 г/м<sup>2</sup>) в среднем горизонте литорали; *Rhinoclavis asper* - 800 экз./м<sup>2</sup> (90 г/м<sup>2</sup>) в нижнем горизонте; *Cerithium breviculus* - 440 экз./м<sup>2</sup> (170 г/м<sup>2</sup>) на границе верхнего и среднего горизонтов. Относительно большие скопления создают в верхнем горизонте литорали моллюски *Teostarius novaezealandiae* (*Iditorinidae*) - до 300 экз./м<sup>2</sup> при биомассе 20 г/м<sup>2</sup>. Для большинства видов брихоногих моллюсков литорали южной части Вьетнама не характерны массовые поселения.

В видовом отношении наиболее богато заселены нижний (31 вид) и средний (16 видов) горизонты литорали, сложенной из колоний отмерших кораллов: сложной расчлененный рельеф создает здесь благоприятные условия для обитания большинства видов брихоногих моллюсков. Верхний горизонт этого биоэкономического типа литорали сложен, как правило, из лишнего моллюсков крупного кораллового

по дну исключено, так как между этими районами расположен участок Западного желоба с глубинами более 400 м, крайне низкой биомассой (5-15 г/м<sup>2</sup>) и илистыми грунтами без примеси камней и гальки, которые необходимы для обитания *I. fulva*.

По характеру распространения очевидно, что *I. fulva* была перемещена к о. Медвежьему течениями. Но в этом случае могли или дрейфовать на водорослях, кусках дерева и других предметах взрослые и молодые сформировавшиеся особи, или свободно переноситься планктонные личинки. Первым путем на сотни и тысячи миль перемещаются многие морские беспозвоночные, но они принадлежат прежде всего к видам, живущим на водорослях и морских травах на литорали и в самой верхней сублиторали, тогда как *I. fulva* встречается на глубинах более 20 м, предпочитая 150-300 м. По всей вероятности, следует остановиться на предположении, что этот моллюск имеет планктонную личинку, с помощью которой он и смог преодолеть расстояние до о. Медвежьего, а затем продвигнуться далее на север. Но это допущение противоречит тому, что нияние *Gastropoda* - *Prosobranchia*, к числу которых относится *I. fulva*, имеют планктонную личинку с очень коротким (порядка нескольких дней) сроком пребывания в планктоне. На преодоление же расстояния до о. Медвежьего, в соответствии со скоростями течений, требуется от 20-25 до 30-35 суток, если не более. Однако работами Торсона (Thorson, 1946) показано, что время планктонной жизни донных беспозвоночных может значительно (в несколько раз) удлиниться при понижении температуры, недостатке пищи и отсутствии субстрата для оседания. Эти обстоятельства, по-видимому, и позволили *I. fulva* всего за 25 лет, с 1921 по 1945 гг., продвинуться к северу на 550 миль (с 71° по 80° с.ш.), увеличив свой ареал по широте в 1.5 раза.

Плиоценовые и зоплейстоценовые комплексы моллюсков окраинных бассейнов Северотихоокеанской области: их распространение и эволюция

Ю.Б.ГЛАДЕНКОВ

(Геологический институт АН СССР, Москва)

Pliocene-Zopleistocene mollusca assemblages of some basins of the North Pacific: distribution and evolution

Yu.B.Gladenkov

Изучение плиоценовых и четвертичных морских толщ Северо-Восточной Азии (Япония, Сахалин, Камчатка, Чукотка) и северо-западных районов Америки (штаты Аляска, Вашингтон, Орегон, Калифорния) дало возможность более обоснованно, чем раньше, расшифровать биоценозы прошлого и представить палеогеографическую обстановку конца кайнозоя. В каждом из перечисленных районов сейчас достаточно уверенно выделены плиоценовые и раннечетвертичные комплексы моллюсков, стратиграфическая позиция которых контролируется зональными комплексами кремнистого и известковистого планктона, а также палеомагнитными и радиологическими реперами. Плиоценовая ассоциация моллюсков характеризуется на Камчатке, Сахалине и в северной Японии *Fortipecten takahashi*, *Anadara trilineata trilineata*. В южных районах Японии она замещается более тепловодным комплексом с *Suchium suchianae* и др., а в ее западной части - относительно холодолюбивым комплексом с *Anadara amacula elongata*, *Astarte borealis*, *Venericardia ferruginea*.

На восточной Камчатке верхняя часть плиоценового горизонта содержит комплекс с *Astarte deversa* и пр., который сходен с верхнеплиоценовым комплексом хорошо известных берингийских слоев Аляски. Как в камчатском районе, так и на Аляске над плиоценовыми залегают зоплейстоценовые слои, содержащие ассоциации, близкие современным, но включающие отдельные вымершие формы. Стратиграфически выше располагаются слои нижнего плейстоцена с *Portlandia arctica*.

Анализ ископаемых комплексов позволяет сделать ряд палеогеографических и стратиграфических выводов: выявить закономерность смены комплексов в геологическом прошлом, в частности уточнить снижение процента вымерших форм от миоцена к плиоцену и плейстоцену; выяснить особенности распространения разных типов древних биоценозов; построить кривую климатических флуктуаций для неоген-зоплейстоценового времени; расшифровать влияние на формирование комплексов разных провинций как специфики осадконакопления, так и миграций климатических зон и океанических течений.

Многие из этих заключений подтверждены сейчас материалами глубоководного бурения и данными по другим районам Голарктики. Все это, вместе взятое, позволяет переходить к реальной корреляции геологических событий, что еще в недалеком прошлом считалось провизорным. Геологическая практика будущего, как показывает международный опыт последних десятилетий, все больше будет нуждаться в детальных (инфразональных) подразделениях, и в их обосновании экостратиграфическая методика с включением в нее палеогеографии и палеоэкологии будет играть все более значительную роль. В этих исследованиях анализу ископаемых комплексов моллюсков может принадлежать одно из ведущих мест.

Распределение моллюсковых танатоценозов и исходных комплексов (современных сообществ) Среднего Каспия

Е.К.ЗАМИЛАТСКАЯ

(Московский университет)

The distribution of the molluscan thanatocoenoses and the initial complexes (the recent communities) in the Middle Caspian Sea

E.C.Zamilatskaya

С целью проверки применимости актуопалеонтологического принципа реконструкции палеобиоценозов и экологической обстановки прошлого по ископаемым остаткам морских донных животных были построены карты распределения исходных моллюсковых комплексов (таксоценозов) и танатоценозов по материалам, любезно предоставленным А.А.Абдулмеджидовым (9 съемок Дагестанского отделения КаспНИРХ 1973-1977 гг. - 383 пробы со 155 станций) и Н.Н.Романовой (2 съемки 1976 г. КаспНИРХ и ВНИРО - 163 пробы со 122 станций).

Для исходных комплексов живых моллюсков были составлены карты распределения, объединяющие многолетние данные, с учетом повторяемости доминирования (отдельно по численности и биомассе) того или иного вида на стандартных станциях съемок в разные годы и сезоны. Танатоценозы были выделены по аналогии с современными биоценозами по "руководящим" видам (Воробьев, 1949), но только по численности. Постанционное соответствие распределений танатоценозов и исходных комплексов живых моллюсков (по численности) оценивалось по статистическому критерию знаков (Урбах, 1964). Гипотеза совпадения распределений на 5%-ном уровне значимости не отвергается.

Наилучшее соответствие в распределении обнаружено для танатоценозов и исходных комплексов дрейссены как у западного, так и восточного побережья Среднего Каспия. Зона танатоценоза абры (у западного побережья) по сравнению с исходным комплексом незначительно сокращена. В отличие от танатоценоза доминирование абры в исходном комплексе не является постоянным, на первое место может выходить и церастодерма. Небольшие по площади и постоянные прибрежные таксоцены митилястера и церастодермы у западного побережья хорошо отражаются в соответствующих танатоценозах, хотя участие (доля) абры в этих танатоценозах несколько выше, чем в исходных комплексах. Вдоль восточного побережья на малых глубинах (до 25-30 м) и жестких грунтах выделяется сплошной полосой сообщество митилястера (по численности). На карте танатоценозов этот комплекс хорошо отражается только в северных районах, до мыса Песчаного. Выявленные на средних глубинах (35-70 м) западного шельфа Среднего Каспия временные зоны преобладания по численности и биомассе дидакны (*Didacna barbotdemargyi*, *D. protracta*, *D. longipes*) в схеме распределения танатоценозов не отражаются. В соответствующих районах преобладает по численности дрейссена (*Dreissena rostriformis* и *Dr. polymorpha*). Однако у восточного побережья (к югу от мыса Песчаного) выделяется танатоценоз *Didacna protracta* + *Dreissena rostriformis* вместо исходного комплекса *Dr. rostriformis* + *Mytilaster lineatus*. Доминирование глубоководной дидакны (*D. profundicola*) в верхней части склона, начиная с 90-100 м, в танатоценозе намного более выражено, чем ее участие в исходных комплексах. Хотя живые представители этого вида относительно редки, и поселения их, по-видимому, разрозненными, накопление раковин этого вида в верхнем слое донного осадка происходит, очевидно, в течение длительного времени, и раковины хорошо сохраняются. Области распространения танатоценоза абры (и частично митилястера у восточного побережья) и более глубоководного танатоценоза *Dreissena rostriformis* в целом хорошо очерчивают границы верхней (от 0 до 25-30 м) и нижней (до 90-100 м) сублиторалей, выделяемых и по распространению живых сообществ.

Сравнение танатоценозов и исходных комплексов живых организмов в Каспийском море показывает, что для внутренних бассейнов этого типа актуопалеонтологический принцип восстановления биофаций является вполне пригодным. Наиболее достоверные результаты реконструкций в бассейнах с аналогичными условиями можно ожидать для средних и больших глубин шельфовой зоны и, возможно, для склона.

Солоноватоводные фауны моллюсков ранних этапов развития  
Восточного Паратетиса

С.В.ПОПОВ

(Палеонтологический институт АН СССР, Москва)

The brackish-water malacofauna of the early stages of the  
East Paratethys development

S.V.Popov

Восточный Паратетис обособился в начале олигоцена, что привело к своеобразным условиям осадконакопления в Майкопском море и эндемизму его фауны. Первое замыкание этого бассейна произошло в середине олигоцена - в соленовское время и привело к резкому обеднению фауны. В соленовском бассейне были распространены представители немногих эвригалльных родов двустворчатых моллюсков - *Lenticorbula*, *Lentidium*, *Congeria*, *Cerastoderma*, а также сформировавшиеся в этом бассейне соленатоводные кардииды (роды *Korobkoviella* и *Merklinicardium*), род *Janschinella* (сем. *Mylidae*) и эндемичное для Паратетиса сем. *Rzehakiidae* (роды *Rzehakia*, *Ergenica* и *Urbnisia*). Эта фауна начала формироваться в лагунных частях предшествующего морского бассейна, и некоторые виды, характерные для соленовских отложений, изредка встречаются в осадках окраинных частей более древнего водоема (виды рода *Janschinella*, *Lenticorbula sokolovi*). Достаточно представительные комплексы соленовской фауны найдены в Закавказье, Предкавказье, Осетии, в Южной Украине, Устьрте и в Туркмении.

Последующее осадконакопление в майкопском бассейне происходило в условиях морского водоема, но сопровождалось сильным сероводородным заражением. Поэтому фаунистически охарактеризованные осадки верхнего олигоцена и нижнего миоцена встречаются очень редко. Уникальной является область Картлийской депрессии Грузии, где весь разрез представлен мелководными фациями и содержит остатки моллюсков. Восстанавливая историю развития бассейна в этом районе, а также в других частях по микрофауне и редким находкам моллюсков, можно заключить, что в конце своего существования майкопский бассейн вновь испытал замыкание и опреснение. В конце раннего миоцена - в коцахурское время, морская тепловодная фауна сакараула в Закавказье резко сменяется эндемичной, соленатоводной фауной, в которой преобладают кардииды (роды *Cerastoderma*, *Eoprosodacna*), *Rzehakia socialis*, встречаются *Congeria*, *Ro-*

lymesoda, Lenticorbula, Siliqua, из гастропод Melanopsis incassata, Theodoxus cyrtocelis. Хотя в целом происхождение этой фауны неясно, некоторые виды (в том числе специфичные солоноватоводные) являются общими для коцахура и замкнутых бассейнов верхнего отложения Центрального Паратетиса, что свидетельствует об одновременности их существования и возникновения эпизодических связей между ними.

После этого этапа в Восточном Паратетисе довольно резко и повсеместно изменяются условия осадконакопления: немые бескарбонатные, ярозитизированные «майкопские глины» замещаются мергелистыми отложениями тархана с разнообразной морской фауной.

Малакологические подтверждения значительного подъема уровня Черного моря в голоцене

В.В.ПОЛИЩУК

(Отделение географии МГУ АН УССР, Киев)

Malacological evidence of a significant rise of the Black Sea during Holocene

V.V.Polischuk

Ранее (Полищук, 1978, 1979, 1980) нами была выдвинута концепция о значительном, однако весьма кратковременном подъеме уровня Черного моря в позднем голоцене. Непродолжительность такого подъема была причиной малочисленности остатков морских организмов, в том числе и раковин моллюсков на заливаемых территориях. Все же находки их были не настолько редкими, чтобы не обратить на себя внимания, о чем свидетельствует ряд публикаций периодически появлявшихся в печати.

Взаимосвязь распространения раковин современных морских моллюсков на континентальных участках с недавним значительным подъемом уровня Черного моря на основании изучения ракушечников пересыпей Одесских лиманов убедительно обосновал И.И.Пузанов (1962). Им было установлено, что по составу летучих веществ в раковинах моллюски одних и тех же видов пересыпей не отличаются от современных, живущих сейчас в Черном море, в то время как при сравнении с аналогичными формами более древних отложений разница весьма значительна.

Проводя гидробиологические исследования на киевоукраинских реках мы обратили внимание, что в бентосных пробах из рек и особенно в качественных сборах, проводимых при помощи трала Ильина, в значительных количествах попадаются пустые раковины пред-

ставляющие как ныне живущих в реках моллюсков, так и наземных - сейчас обитающих на водосборах, а также морских и солоноватоводных, которые теперь в этих местах не живут, но обитают в Черном море и его лиманах.

Примером могут служить сборы на нижнем Дунае на участке от устья реки Прут до г.Вилково. Здесь были обнаружены раковины моллюсков: наземных - *Helicella* sp., *Zenobiella rubiginosa*, *Vallonia costata*, *V. pulchella*, *Vertigo* sp.; пресноводных - *Theodoxus fluviatilis*, *Th. transversalis*, *Pagotia esperi*, *P. acicularis*, *Lithoglyphus naticoides*, *Valvata naticina*, *V. piscinalis*, *Planorbis planorbis*, *Bithynia tentaculata*, *Unio*, *Sphaerium*, *Pisidium*; понто-каспийских - *Hypanis pontica*, *Turricaspiaca*, *caesia lineata*; морских моллюсков - *Cerastoderma lamarcki*, *Parvicardium exiguum*, *Abra ovata*, *Hydrobia ventrosa*, *Mohrensteria lineolata*, *Rissoa splendida*, *Bittium reticulatum*, *Tritia reticulata*.

Аналогичная фауна была обнаружена и на нижнем Днестре начиная от района впадения р. Реут; в Южном Буге - от впадения р.Синицы и на Днепре - от плотины Каховской ГЭС. В Южном Буге, где ракушечниковые грунты довольно обильны, при общем доминировании остатков моллюсков пресноводного и лиманного комплексов в составе морских форм наравне с *Cerastoderma lamarcki*, *Tritia reticulata*, *Hydrobia ventrosa* встречаются и створки *Mytilus galloprovincialis*.

Бросается в глаза в основном прекрасная сохранность, несцементированность, неокатанность и сохранение окраски раковин этих моллюсков, что свидетельствует об их молодости и весьма недавнем существовании на территории Причерноморской низменности, возможно только при недавнем значительном подъеме уровня Черного моря.

История формирования пресноводной малакофауны мезокайнозой  
Г.Г.МАРТИНСОН, Н.В.ТОЛСТИКОВА

(Институт озероведения АН СССР, Ленинград)

The history of fresh-water malacofauna of Mesozoenozoic  
G.G.Martinson, N.V.Tolstikova

Пресноводная малакофауна по сравнению с морской изучена значительно слабее. Остатки раковин пресноводных моллюсков встречаются главным образом в регионах длительного континентального режима и реже в районах неоднократных морских ингрессий. Первые представители пресноводных двустворчатых моллюсков известны с

верхнего палеозоя, а присутствие пресноводных гастропод этого возраста до сих пор проблематично. Последние четко фиксируются с ранней юры преимущественно на территории древней Ангарида.

На рубеже палеозоя и мезозоя отмечается существенное обновление родового состава двустворчатых моллюсков и усиление их видообразования. В мезозое появляется около 95% новых родов по сравнению с ранее существовавшими. Из них доминирующими среди двустворчатых моллюсков в раннем мезозое являются представители семейств *Utschameliellidae*, *Pseudocardiniidae*, *Sibiroconchidae*, а в позднем мезозое — *Margaritiferidae*, *Trigonioididae*, *Pseudohyriidae*, реже *Unionidae*. Среди гастропод преобладают представители отр. *Entomostoma*. Большинство семейств и родов-доминантов, возникших в начале мезозоя, прекратили свое существование к концу этой эры.

На смену тригониоидидам в начале палеогена распространились и заняли господствующее положение представители надсем. *Unionoidea*, встречаемые на всех континентах: *Amblesimidae* (Северная Америка, восток и юг Азии, Африка, юг Европы), *Lamprosimidae* (Северная и Центральная Америка), *Hyriidae* (Южная Америка, Южная Африка, Австралия и Южная Азия), *Unionidae* (Европа, Азия, восток и юг Африки, Северная Америка).

Среди гастропод доминируют легочные моллюски, но наряду с ними широко распространенными были переднежаберные из отрядов *Architaenioglossa*, *Ectobranchia* и *Discopoda*. В противоположность перечисленной малакофауне переднежаберные гастроподы из отр. *Entomostoma* и наяды из сем. *Margaritiferidae* заметно замедлили свое развитие. Всеветное распространение легочных гастропод и наяд объясняется, по-видимому, их древним происхождением (ранний мезозой) и обитанием на обширных территориях еще до распада древних континентов Ангарида и Гондваны.

В течение кайнозойской эры развитие двустворчатых моллюсков и гастропод протекало неравномерно. В палеогене число вновь появившихся родов у двустворок незначительное — 10–15%, а у гастропод — около 20%. В миоцене происходит существенное обновление родов как среди двустворок, так и гастропод. Появляются новые роды (около 25%), причем обновление состава гастропод намечается уже к концу олигоцена. Число унаследованных родов колеблется от 60 до 70%. В позднем неогене развитие двустворок и гастропод несколько различается. Если первые в плиоцене продолжают существовать относительно стабильно, то процент появления у них новых родов несколько уменьшается, а число унаследованных родов возрастает, тогда как среди гастропод в плиоцене отмечается сущест-

существования экологически различающихся моллюсков.

Для донных ценозов русла Припяти и ее крупных притоков, где характерны песчаные и илисто-песчаные биотопы, обычны *Theodoxus fluviatilis*, *Viviparus viviparus*, *Unio pictorum*, *U. tumidus*, *Cras-siana irenjensis*, *Anodonta cygnea*, *A. zellensis*, *Pseudanodonta rosemaessleri*, *P. complanata*, *Sphaerium rivicola*, *S. corneum*, *Plisidium personatum*, *P. auripum*, *P. henslowianum*.

Среди зарослей высшей растительности этих рек в число доминантов входят *Planorbis planorbis*, *Planorbarius corneus*, *Anisus vortex*, *A. contortus*, *Radix auricularia*, *R. ovata*.

Более характерны для Припятского Полесья мелкие, медленно текущие, сильно заросшие высшей водной растительностью речки, где фон малакофауны составляют *Valvata piscinalis*, *V. cristata*, *Bithynia tentaculata*, *Lymnaea stagnalis*, *Radix auricularia lagotis*, *R. ovata*, *R. pereger*, *Galba palustris*, *G. truncatula*, *Amphiperlea glutinosa*, *Physa fontinalis*, *Ph. acuta*, *Planorbis carinatus*, *Planorbarius purpura*, *P. corneus*, *Anisus vortex*, *A. contortus*, *Armiger crista*, *Segmentina nitida*, *Acroloxus lacustris*, *Plisidium amnicum*.

В заливах, озерах и крупных пойменных водоемах среди бентических моллюсков много *Valvata piscinalis*, *V. antiqua*, *Viviparus contectus*, *Unio tumidus* и др.

Заболоченные, периодически заливаемые долины Припяти и ее притоков изобилуют всевозможными временными водоемами и долинными болотами. В пересыхающих водоемах часто встречаются *Succinea oblonga*, *Valvata pulchella*, *Galba truncatula*, *Planorbis planorbis*, *Cyraululus gledleri* и др. В долинных болотах встречаются *Valvata cristata*, *Galba palustris*, *Physa acuta*, *Planorbis planorbis*, *Planorbarius corneus*, *Cyraululus gledleri*, *Segmentina nitida*, *Plisidium obtusale*, *P. casertanum*. В «висячем» болоте на террасе реки Уборть у Олевска отмечены *Planorbis planorbis*, *Planorbarius corneus*, *Plisidium casertanum*, *P. henslowianum inapendiculatum*.

Для болот, расположенных на водоразделах, характерны *Valvata cristata*, *V. pulchella*, *Segmentina nitida*. Такой характерный для Полесья биотоп, как заболоченный лес, населяют как водные, так и амфибийные моллюски, развивающиеся здесь в больших количествах; доминантами и субдоминантами из них являются *Cyraululus gledleri*, *G. albus*, *G. rosemaessleri*, *Anisus spirorbis*, *Segmentina nitida*, *Plisidium amnicum*.

Богата малакофауна и окраинных зон болот, заболоченностей и увлажненных или периодически увлажняемых мест, расположенных в контактной зоне поле(луг)-болото. Здесь на открытых, хорошо

прогретаемых, увлажненных местах в массе развиваются экологически различные моллюски типа *Valvata pulchella*, *Rithynia tentaculata*, *Succinea putris*, *S.oblonga*, *Cochlicopa lubrica*, *Vallonia pulchella*, *Retinella pura*, *Eulota fruticum*, *Limax cinereoniger*, *Lymnaea stagnalis*, *Galba palustris turricula*, *G.truncatula*, *Aplexa hypnorum*, *Planorbis planorbis*, *P.carinatus*, *Anisus spirorbis*, *A.contortus*, *A.vortex*, *Gyraulus roesmaessleri*, *Segmentina nitida*, *Pisidium obtusale*, *P.hibernicum*, *P.milium*.

Из относительно редких для Полесья видов нам удалось обнаружить *Sphaerium esaldianum* в р.Стырь у г.Рожини; *Stassiana fuscula* в р.Уж у с.Народичи и в р.Горынь у Александрии; *Stassiana* на п. в р.Уж у с.Народичи; *Unio limosus* в нижнем бьефе Россоховского водохранилища на р.Уж; *Unio longirostris* в р.Птич у с.Глусска. Весьма интересно, что в средних участках рек Стыри и Горыни, стекающих с Воляно-Подольской возвышенности, на Полесье обитают *Pagotia esperi* и *P.acicularis*.

Современное распространение моллюсков понто-каспийского комплекса в днепровских водохранилищах

Ю.В.ПЛИГИН

(Институт гидробиологии АН УССР, Киев)

Present distribution of molluscs of the Pontic-Caspiian complex in the Dnieper Reservoirs

Yu.V.Pligin

За годы становления каскада днепровских водохранилищ произошли значительные изменения гидрофауны Днепра за счет расширения ареалов представителей понто-каспийской фауны, в частности моллюсков. С одной стороны, этому способствовало проведение комплекса интродукционных мероприятий, направленных на обогащение кормовой базы рыб в создаваемых водохранилищах, а с другой - изменения гидрологического и гидрохимического режима в зарегулированной части Днепра.

Объектами интродукций служили в основном беспозвоночные низовьев Днепра и Днепро-Бугского лимана, имеющих резко отличный от речного гидрологический и гидрохимический режим.

После зарегулирования Днепра в водохранилищах значительно упала скорость течения, уменьшилась цветность. В то же время существенно повысились нижние пороги минерализации, жесткости, концентрации хлоридов днепровской воды. Таким образом, создались условия, сходные с режимом исконных местообитаний интродуцентов.

венное обновление их систематического состава. У гастропод в это время появляется около 49% новых родов, а 27% вымирает.

Плиоценовый рубеж развития моллюсков отражает начальный этап становления современного комплекса малакофауны.

В четвертичное время развитие моллюсков было связано с широким распространением наиболее эврибионтных форм, способных переносить значительные колебания температурного, гидродинамического и гидрохимического режимов, которые изменялись под воздействием активных тектонических процессов и чередованием различных климатических фаз ледникового времени.

Таким образом, в мезозое и кайнозое темп развития двустворок и гастропод был несколько различным. На протяжении мезокайнозоя неуклонно увеличивается роль унаследованных эврибионтных родов, что свидетельствует о хорошей приспособляемости моллюсков к различным условиям внешней среды.

Изучение формирования пресноводных моллюсков в историческом аспекте дает полное представление о темпах и направленности эволюционного процесса и зоогеографическом распространении этой представленной на всех континентах фауны.

Моллюски верхнего Днепра

А.Г. РОЗУМЕНКО

(Отделение географии МГИ АН УССР, Киев)

Molluscs of the upper Dniester

A.G. Rozumenko

При проведении комплексных гидробиологических исследований верхнего течения Днепра был изучен видовой состав моллюсков. Основными биотопами здесь были песчаные, илисто-песчаные, илистые, каменистые (зона Кобелякских порогов) и заросли.

В верховье на каменистом грунте и быстром течении доминировали *Planorbis asperatus* (Poli), *P. supinum* A. Schmidt, *P. pulchellus* Jenyns, *P. henslowianus* (Sheppard), *Viviparus viviparus* (L.).

Среди зарослей встречались *Cyrculus albus* (Müller), *Bithynia tentaculata* (L.), *Lymnaea stagnalis*, *Acroloxus laevis* (L.), *Succinea* sp. Количественное развитие моллюсков на этом участке невелико — 600 экз./м<sup>2</sup> при биомассе 2 г/м<sup>2</sup>. Ниже по течению на слабо загленивших песках количество моллюсков уменьшается до 300 экз./м<sup>2</sup> при биомассе 16 г/м<sup>2</sup>; здесь преобладают *Lithoglyphus naticoides* (PR.) *Sphaerium rivicola* (Lam.). Ниже г. Гускина в реке доминируют каменисто-галечные биотопы с небольшими островка-

Наиболее успешно освоила новые условия *Dreissena bugensis* Andr. За последние 15-20 лет она продвинулась из Запорожского водохранилища до Киевского, потеснив и отчасти вытеснив *D. polyzona* Pall. в районах ее распространения, и сформировала на огромных площадях высокопродуктивные дрейссено-гаммаридные сообщества, биомасса в которых нередко достигает 5-10 кг/м<sup>2</sup> и более. Столь быстрому распространению этого вида способствовали значительная эврибионтность бугской дрейссены, прикрепленный образ жизни взрослых особей и наличие в онтогенезе планктонной личинки, что обуславливает широкие возможности для пассивного расселения.

Менее активно в системе днепровских водохранилищ распространяется *Monodasna colorata* Eichw. После интродукции в 1950-1960 гг. в Каховское и Запорожское водохранилища ее стали регулярно встречать лишь спустя 15-20 лет. Почти через 15 лет после вселения небольшого количества особей монодакны в Кременчугское водохранилище она была обнаружена и здесь. В сборах доминирует молодь (до 200-400 экз./м<sup>2</sup>). Зарегистрирован этот вид и в Днепродзержинском водохранилище (Ворсклянский залив). Как правило, районы наибольшей численности монодакны характеризуются повышенным уровнем минерализации воды.

*Microvelania lineta* Mill., также являвшаяся объектом интродукции, отмечена нами в Каховском водохранилище при весьма небольшой численности (50-200 экз./м<sup>2</sup>). Этот вид приурочен к слабо заиленным пескам зарастающего побережья и распределяется весьма локально. Одной из причин, тормозящих расселение микромелании по акватории водохранилища и ее продвижение на север, является отсутствие в развитии планктонной стадии.

Распространения *Monodasna pontica* Eichw., интродуцированной в конце 50-х годов в Запорожское водохранилище, до настоящего времени не зарегистрировано.

Современный гидрологический и гидрохимический режим Днепра и высокая интенсивность транспортного потока в каскаде водохранилищ способствуют продвижению вверх по реке моллюсков понтотанского комплекса, в особенности прикрепленных форм, а также имеющих в онтогенезе планктонную личинку. В настоящее время тенденция к расширению северных границ ареалов моллюсков понтотанского комплекса является устойчивой и прогрессирующей.

Малакофауна пойменных озер степного Приднепровья

Н.И.ЗАГУБИЖЕНКО

(НИИ биологии Днепропетровского университета)

Bottom-lake malacofauna of the steppe in the Dniiper region

N.I.Zagubizhenko

Нашими исследованиями (1979-1981 гг.) установлено, что малакофауна пойменных озер степного Приднепровья складывается из *Unio tumidus* Phil., *U. pictorum* (L.), *Anodonta piscinalis* Mils., *Sphaerium solidum* (Norm.), *S. sp.*, *Pisidium* sp., *Dreissena bugensis* (Andr.), *D. polymorpha* (Pall.), *Monodacna colorata* (Rich), *Valvata piscinalis* (Müll.), *Bithynia tentaculata* (L.), *Limnaea ovata* (Drap.), *L. stagnalis* (L.), *L. palustris* (Müll.), *L. auricularia* (L.), *Physa acuta* Drap., *Ph. fontinalis* (L.), *Planorbis cornutus* (L.), *Planorbis planorbis* (L.), *Theodoxus fluviatilis* (L.), *Lithoglyphus naticoides* (C.Pfr.).

Наиболее разнообразна фауна моллюсков озер Орехово, Горбово, Соленое и Литвиново - 13-14 таксонов. Широко распространенными и повсеместно встречающимися были *Viviparus viviparus*, *Dr. bugensis*, *L. ovata*, *B. tentaculata*, *Th. fluviatilis*. Реже обнаружены беззубки и горошинки; довольно редко - монодакна.

В количественном отношении малакофауна изучаемых озер развита неравномерно - от 1.2 до 2129.8 г/м<sup>2</sup>. В литорали озер Соленого и Лопатки биомасса бентофауны на 98-100% складывалась за счет моллюсков, составлявших в оз. Орехово от 19 до 85% биомассы как в зарослях макрофитов, так в литорали и профундали. В зарослях кубышки желтой биомасса живородок достигала 189 г/кг сырого веса растений, лунка речная - 10 г/кг. Основу биомассы в количественных пробах образовывали и дрейссена бугская. Последняя с каждым годом все шире расселяется в этих озерах, встречаемость речной дрейссены отмечена нами лишь в 2 из 10 озер - Лопатке и Сомовке (до 20% от количества обоих видов дрейссен), что связано с изменением условий среды (уменьшение скорости течения, возрастающее заиление дна).

Озера Орехово, Литвиново, западный берег оз. Малые Хатки сильно зарастают высшей водной растительностью. Анализируя малакофауну в составе зоофитоса, следует отметить, что наиболее разнообразна она в зарослях роголистника и кубышки (9 видов), роголистника (8 видов), роголистника, кубышки и телореза (7 видов), роголистника и рдестов (7 видов).

Фитоценозы кубышки, ореха водяного и тростника характеризовались монотонностью состава моллюсков, главным образом *L. ovata*.

ми зарослей водных растений. Здесь на открытых участках дна моллюсков немного, но в зарослях водных растений их численность резко увеличивается - до 1300 экз./м<sup>2</sup> с биомассой 28.25 г/м<sup>2</sup>, при доминировании *Radix auricularia* (L.), *Viviparus viviparus*, *Athyria tentaculata* (L.). В районе Могилева в русле реки в значительных количествах начинают встречаться унioniды - *Anodonta piscinalis* Milsson, *A.p.subcircularis* Clessin, *A.p.ponderosa* Pf., *Unio pictorum* (L.), *U.p.longirostris* (Roesem.), *U.tumidus ovalis* (Mtg.). Для прибрежных зарослей здесь характерны *Theodoxus fluviatilis* (L.), *Valvata piscinalis* (Müll.).

В бентосе заливов и пойменных водоемов верхнего Днепра доминируют *Viviparus viviparus*, *V.contextus* (Müll.) *Sphaerium rivicola*, *Placidium amnicum* (Müll.), *Unio tumidus* Phil., *U.pictorum*, которые достигают 600 экз./м<sup>2</sup> при средней биомассе 68 г/м<sup>2</sup>. Среди зарослей здесь развивается *Anisus vortex* (L.), *A.contortus* (L.), *Valvata pulchella* (Stud.) *V.piscinalis*, *Planorbis planorbis* (L.), *Succinea* sp.

В мелких лесных речках, впадающих в Днепр и характеризующихся сильным зарастанием и умеренным течением, наравне с водными встречаются амфибийные и даже наземные моллюски - *Succinea putris* (L.), *Carychium minimum* (Müll.), *Zenobiota rubiginosa* (A.Schm.), *Valota fratium* (Müll.).

В более крупных притоках, в реках Сож, Ухлясть, Воль, Вязьма, количество и биомасса моллюсков варьируют в пределах 100-1000 экз./м<sup>2</sup> при биомассе 3.4-25 г/м<sup>2</sup>. При этом в р.Вязьме отмечались большие скопления *Planorbis purpura* (Müll.).

Видовой состав и особенности биотопического распространения пресноводных моллюсков Припятского Полесья

Л.А.НАУМОВА, А.М.СТАВИНСКАЯ, Л.В.ИГУМНОВА

(Отделение географии МГИ АН УССР, Киев)

Species composition peculiarities and biotopic distribution of fresh-water molluscs of the Pripyat Polesye

Л.А.Наумова, А.М.Ставинская, Л.В.Игумнова

При изучении водоемов Припятского Полесья нами было обнаружено 67 видов моллюсков. Кроме того, здесь найдено *Potamopyrgue jenkinsi* (Полищук, Лярин, 1976), *Lithoglyphus pyramidalis* (Роуэн, 1907).

Район Припятского Полесья отличается сильной заболоченностью и большим числом водоемов, имеющих разнообразные биотопы для

реке - *V.viviparus*.

В зоогеографическом отношении малакофауна этих пойменных озер носит смешанный характер. Сюда входят голарктические и палеарктические виды (35%), европейские (21%), понто-каспийские (18%), средиземноморские (4%).

Пресноводные моллюски в биоценозах рыбопродуктивных водоемов запада Подольской возвышенности

Л.Г.КУЗЬМОВИЧ

(Тернопольский педагогический институт)

The fresh-water molluscs in biocenoses of fish water-pools of the west of Podolia Hill

L.G.Kuzmovich

Пресноводные моллюски играют важную роль в биоценозах рыбопродуктивных водоемов, являясь консументами и редуцентами, а также служат пищей для других организмов. Моллюски входят в состав пищи рыб, земноводных и других позвоночных. Важно значение пластинчатожабрных как биофильтраторов.

Находясь в тесных биоценологических взаимоотношениях, моллюски связаны со всеми компонентами водоемов. Они являются условием существования и завершения жизненных циклов других животных, в частности трематод. На стадиях личинок (глохидиев) перловицевые (*Unionidae*) ведут паразитический образ жизни на рыбах, а сами моллюски служат местом развития мальков (личинки) рыб (горчак).

Моллюски принимают участие в формировании сложных симбиопаразитоценозов. Вовлекаясь в жизненные циклы трематод, служат для последних промежуточными хозяевами.

В более чем 40 видах пресноводных моллюсков встречается до 90 видов партенит и личинок трематод. У *Lymnaeidae* и *Planorbidae* наиболее часто встречаются партениты трематод из семейств *Plageocheilidae*, *Schistosomatidae*, *Strigeidae*, *Sanguinicollidae*, *Diplostomatidae*.

Из паразитов рыб в моллюсках *Lymnaea stagnalis*, *L.palustris*, *L. auricularia* и *L.ovata* распространены партениты рода *Sanguinicola* и *Diplostomum spathaceum*.

Из моллюсков, находящихся у уреза воды, в воде, на дне водоемов и на прибрежной растительности, при достаточном прогревании и освещении в поздневесенний и летний периоды выходят церкарии. Одни из них находят вторых промежуточных хозяев (различные беспозвоночные, рыбы, земноводные, водоплавающие птицы),

а другие инцистируются на растениях. Неспецифические церкарии нападают на рыб, особенно на мальков, вызывая церкариоз. Гибель молоди от церкарий может быть значительной.

У перловицевых выявлены личинки трематод *Viscerhalus polymorphus* (*Anodonta piscinalis*, *Unio pictorum*), *Rhipidocotyle illense* (*A. piscinalis*) и *Phyllodistomum folium* (*A. piscinalis*), паразитирующие у рыб.

Партениты трематод и метацеркарии выявлены у двустворчатых моллюсков семейства шаровок (*Sphaeriidae*). Шаровки чаще выступают как вторые промежуточные хозяева трематод семейств *Echinostomatidae* и реже *Plagiorchiidae*.

Моллюски, зараженные личинками трематод, частично перезимовывают. Поэтому начиная с весны, при установлении благоприятных температурных условий водоемов, они становятся источником инвазии трематодами рыб и других животных. В последующий весенне-летний период происходит нарастание источников инвазии за счет увеличения численности моллюсков, протекания жизненных циклов трематод и циркуляции их в симбиопаразитоценозах различных водоемов.

Циклы трематод замедляются в осенний период и приостанавливаются в зимние месяцы. Связи компонентов симбиопаразитоценоза водоемов также приостанавливаются. Изменение временных и пространственных связей весной не только возобновляется, но и формируется заново. Это объясняется частичной гибелью беспозвоночных, особенно зараженных паразитами, с возможным изменением фаунистического состава основных и промежуточных хозяев, в том числе и моллюсков, в различные сезоны.

Важным условием снижения заболеваемости рыб трематодами является регуляция численности моллюсков и проведение профилактических и хозяйственных мероприятий с целью разрыва жизненных циклов трематод на всех стадиях их развития с учетом изменения экологических условий симбиопаразитоценозов водоемов.

Распределение и динамика численности моллюсков биоценозов  
Дубоссарского водохранилища

Ф.А.ГОНТЯ

(Тираспольский педагогический институт)

Distribution and dynamics of the number of molluscs in the  
biocenoses of the Dubossar Reservoir

F.A.Gontya

Дубоссарское водохранилище расположено в нижней части среднего участка р.Днестр. В морфологическом и гидрологическом отношении водохранилище делится на три основных участка - верхний, средний и нижний. Длина его составляет 128 км, средняя ширина 528 м, средняя глубина 7.19, а максимальная 19.5 м.

В Дубоссарском водохранилище обнаружен 21 вид моллюсков (11 брихоногих и 10 двустворчатых) с преобладанием озерных форм. Верхний участок водохранилища носит речной характер, здесь встречаются каменистые и галечные грунты, на которых распространен литореофильный биоценоз; в состав его входят такие моллюски, как *Theodoxus fluviatilis* (L.), *Th.danubialis* (C.Pfr.), *Lithoglyphus naticoides* (C.Pfr.) и др. Отдельные виды реофильных моллюсков - *Viviparus viviparus duboisianus* (Mouss.), *Lithoglyphus naticoides* и др. - сохранились и в других биоценозах водохранилища, но встречаются значительно реже, чем в русле реки до его образования. В местах со слабозамыленным песком состав моллюсков более разнообразен, и кроме указанных видов встречаются *Sphaeriatrum rivicola* (Lam.), *Euglesa supina* A.Schm., *E.henslowana* Shep., *Unio pictorum* (L.) и др., последний вид немногочислен.

Средний и нижний участки водохранилища характеризуются однотипностью донных отложений минерально-илистого характера, а вдоль пологих берегов образовалась полоса с песчаным грунтом, местами с примесью гальки. Данные участки населены главным образом псаммо- и пелофильными видами моллюсков - *Valvata piscinalis* (Müll.), *Pisidium amicum* (Müll.), *Euglesa henslowana*, *Sphaeriatrum rivicola*, а в самом низовье *Physa fontinalis* (L.), *Acroloxus lacustris* (L.), *Dreissena polymorpha* (Pall.) и др. Численность последнего вида у правого берега (напротив с.Кучиеры) достигает 1242 экз./м<sup>2</sup>, а биомасса 324 г/м<sup>2</sup>; руководящим видом является и *Valvata piscinalis*, численность которого в среднем достигает 467 экз./м<sup>2</sup> (24.5 г/м<sup>2</sup>), а в отдельных случаях его численность достигает 17 тыс. экз./м<sup>2</sup> (Ярошенко ред., 1964). Вдоль всего водохранилища встречаются *Theodoxus fluviatilis* и *Th.danubialis*, численность которых снижается от верхнего участка

(642 экз./м<sup>2</sup>) и нижнему (23 экз./м<sup>2</sup>), что объясняется гидродинамическими изменениями, происходящими на протяжении всего водохранилища. В нижнем участке водохранилища, в частности в Ягорлыкской заводи, возрастает количество стагнофильных видов - *Lymnaea stagnalis* (L.), *L. palustris* (Müll.), *L. truncatula* (Müll.), *Planorbis cornuus* (L.), *Planorbis planorbis* (L.) и др., среди которых большой прудовик занимает доминирующее положение с численностью до 324 экз./м<sup>2</sup> и биомассой 796 г/м<sup>2</sup>. На твердых грунтах большое развитие получает дрейссена, средняя численность которой в заводи составляет 896 экз./м<sup>2</sup>, а биомасса 287 г/м<sup>2</sup>.

Широко распространены в водохранилище представители сем. *Pisidiidae*, которые чаще населяют литоральную зону. Наиболее массовым является *Pisidium amnicum* (Müll.), который на верхнем участке водохранилища составляет 125 экз./м<sup>2</sup> (3.75 г/м<sup>2</sup>), а на среднем - 231 экз./м<sup>2</sup> (6.93 г/м<sup>2</sup>). Плотность пиэидий за последнее время увеличилась и составляет в среднем более 54 экз./м<sup>2</sup>, а биомасса 74 г/м<sup>2</sup> (или 43.5% от биомассы всех моллюсков).

Антропогенные факторы, и в первую очередь загрязнение водохранилища хозяйственно-бытовыми сточными водами и стоками пищевой промышленности, отрицательно сказались на составе и структуре различных биоценозов бентоса. На санитарно-биологическое состояние водохранилища указывает состав и распределение моллюсков - индикаторов сапробности, число которых достигает 16 видов, из них 81% принадлежит к олиго- и бета мезосапробам. В непосредственной близости к местам сброса загрязненных вод встречаются представители альфамезосапробов - *Sphaerium cornuum* и *Sphaeriatrum rivicola*. Число видов донной фауны водохранилища за последние 20 лет сократилось на 49 (Владимиров, 1977), в том числе 11 видов моллюсков. Выпали из состава главным образом лито- и псаммореофилы, которые в годы становления водохранилища сохранялись в небольшом количестве - *Fagotia esperi* (Fér.), *F. acicularis* (Fér.), *Theodoxus fluviatilis*, *Th. danubialis* и др. - в ее верхнем участке. С другой стороны, биоценоз пополнился новыми видами моллюсков - *Physa fontinalis*, *Acroloxus lacustris*, *Dreissena polymorpha* и др., которые нашли оптимальные условия для своего развития, главным образом на нижнем участке водохранилища, что привело к увеличению доли кормовой биопродукции моллюсков, составляющей вместе с олигохетами 93% от всей биомассы зообентоса.

Моллюсков Дубоссарского водохранилища используют в питании различные виды промысловых рыб - рыбец, стерлядь, карась, сазан и др., которые в определенные периоды жизни потребляют их в боль-

ном количестве. По весу к общему индексу наполнения кишечников рыба дрейссена, шаровки и литоглифы составляют более 10.5%, а в речных условиях - до 99.7%. В питании двухлеток караса моллюски составляют летом свыше 4%, а стерляди - более 1.4%.

В водохранилище существуют необходимые условия для вселения новых видов моллюсков, в частности *Unio pontica* Eichw. и *Tuticassaria lineata* Mil., которые в достаточном количестве встречаются в Кучурганском лимане и составили бы дополнение к местной кормовой фауне для рыб.

Пресноводные моллюски Касперовского водохранилища

Г.С.ИВАНЧИК, М.И.ЮРЧИК

(Черновицкий университет)

Fresh-water malacofauna of the Kasperovsk Reservoir

G.S.Ivanchik, M.I.Yurchik

Исследование формирования малакофауны Касперовского водохранилища проводилось с момента его образования (1968 г.). Расположено водохранилище в верхнем течении р.Серет. Затоплена значительная часть каньонообразной долины реки длиной до 18 км. и шириной 200-280 м. Берега водохранилища большей частью крутые, сложены материнскими породами третичных отложений мергелей и известняков, заросшие кустарниковой и древесной растительностью. Глубины в верхнем участке водохранилища составляют 0.8-2.5 м, а в приплотинном возрастают до 16.5 м. Дно в основном покрыто толстым слоем ила и только в прибрежных участках встречаются каменистые и растительные биотопы, занимающие небольшие площади.

Уровень воды в водохранилище претерпевает колебания на протяжении года. Наиболее заметно выражены колебания уровня воды в верхнем участке в осенне-зимний период при интенсивной сработке уровня воды ГЭС. В воде преобладают ионы гидрокарбонатов и кальция, содержание которых составляет соответственно 140-217 и 50-63 мг/л.

Формирование пресноводной малакофауны водохранилища проходило за счет реофильных форм и за счет типичных лимнофилов стоячих водоемов. Однако в первые годы существования водохранилища, вследствие неблагоприятного газового режима, реофильные формы в приплотинном и среднем участках отсутствовали. Реофильные формы сохранились лишь в верхнем участке водохранилища, которые в последующие годы смогли распространиться в нижележащие участки.

В настоящее время пресноводная малакофауна водохранилища

представлена 24 видами, относящимися к 14 родам брюхоногих и двустворчатых моллюсков.

Брюхоногие моллюски представлены 14 видами: *Theodoxus fluviatilis* (L.), *Th.danubialis* (C.Pfeif.), *Valvata piscinalis* (Müll.), *Bithynia tentaculata* (L.), *Lymnaea stagnalis* (L.), *L. auricularia* (L.), *L.ovata* (Drap.), *L.peregra* (Müll.), *L.truncatula* (Müll.), *Acroloxus lacustris* (L.), *Planorbarius corneus* (L.), *Planorbis planorbis* (L.), *Anisus albus* (Müll.), *Anisus acronicus* (Pér.).

В приплотинном и среднем участках водохранилища на илистых, каменистых и растительных биотопах наиболее массового развития достигают *Lymnaea auricularia* (12-175 экз./м<sup>2</sup>), *Lymnaea truncatula* (8-212 экз./м<sup>2</sup>), *Valvata piscinalis* (10-256 экз./м<sup>2</sup>), *Bithynia tentaculata* (10-64 экз./м<sup>2</sup>). Поселения *Theodoxus fluviatilis* *Th.danubialis* малакчи в основном приурочены к каменистым биотопам прибрежных участков.

Двустворчатые моллюски представлены 10 видами: *Crassiana crassa* (Philips.), *Unio tumidus* (Philips.), *Unio pictorum* (L.); *Anodonta piscinalis* (Mils.), *Cyclas rivicola* (Lam.), *Sphaerium corneum* (L.), *Euglesa casertana* (Poli), *E.personata* (Malm), *E.supina* (Schmidt), *E.subtruncata* (Malm).

В среднем и нижнем участках водохранилища в составе пелофильных биоценозов доминируют *Unio pictorum*, *Unio tumidus*, *Anodonta piscinalis*. В отдельные годы при значительном снижении уровня воды многие унioniды не успевают мигрировать в глубоководные участки, что приводит к массовой их гибели (1978 г.).

В верхнем участке водохранилища, где выражено течение, широкое распространение имеет речная шаровка. Поселения ее приурочены к глубоководным участкам, где численность составляет 8-12 экз./м<sup>2</sup>.

В зоогеографическом отношении пресноводная малакофауна водохранилища является смешанной по составу, с преобладанием голарктических - 13 (54.17 %) и европейских - 6 (25 %) видов; европейско-сибирские виды составляют 16.66, а понто-каспийские - 4.17 % от общего числа видов.

Пресноводные моллюски плейстоцена Белоруссии

В.М.МОТУЗ

(Белорусский научно-исследовательский геологоразведочный институт, Минск)

Fresh-water molluscs from the Pleistocene of the

Byelorussia

V.M.Motuz

Развитие пресноводной малакофауны в плейстоцене запада Восточно-Европейской равнины протекало под влиянием неоднократных надвигов материковых льдов, оказывавших существенное воздействие на перестройку плана плиоценовой гидрографической сети и формировавшихся в ней биоценозов.

Изучение более 200 местонахождений ископаемых раковин моллюсков и их экологии позволило восстановить обстановку седиментации различных типов и фаций континентальных отложений и уточнить многие спорные вопросы генезиса осадочных образований.

В различных межледниковых горизонтах плейстоцена Белоруссии и смежных с ней районов выявлены представители фауны брюхоногих и двустворчатых моллюсков, принадлежащих 161 виду и подвиду (104 - пресноводные и 57 - наземные). В большинстве местонахождений малакофауны наряду с эвритермными видами установлено присутствие теплолюбивых пресноводных брюхоногих и двустворчатых моллюсков, свидетельствующих о заметных изменениях климата в сторону потепления в течение ледникового периода.

Распределение находок фауны моллюсков в различных стратиграфических горизонтах плейстоцена весьма неравномерное. Больше всего их известно из лихвинских, микулинских и голоценовых отложений. Отмечено явное преобладание водных обитателей. Наземные моллюски встречаются крайне редко. Их присутствие среди пресноводных тафоценозов указывает на вторичное захоронение отдельных форм, обитавших вблизи рек и озер в других биотопах и ставших в водоемы в процессе смыва и перемещения пустых раковин по склонам вместе с продуктами денудации.

Континентальные породы, которые накапливались в начале и конце каждого межледниковья, зачастую не содержат остатков фауны пресноводных моллюсков. Причиной тому являлись не только холодные климатические условия, но и неустойчивое положение гидрографической сети, вызванное частым блужданием русел рек по поверхности донноморенного и водно-ледникового рельефа, скованного во многих районах вечной мерзлотой. Реки ледникового питания отличались длительными половодьями, резким колебанием уровней во-

ды, составом растворенных в воде солей и газов, а также повышенным содержанием взвешенных твердых частиц. По мере выработки речных доли и стабилизации озерных водоемов улучшались условия для заселения их пресноводными моллюсками.

Наиболее характерными видами моллюсков для отложений ливинского межледниковогоья являются *Borysthenia paticina* (Menke), *Viviparus diluvialis* (Kunth), *Lithoglyphus pyramidatus* Möll., *L. patricoides* C.Pfr., *Pisidium astartides* Sandb. и др. Находки их в разрезах совместно с широко распространенными рецентными формами являются показателем благоприятных климатических, гидрологических и гидрохимических условий, способствовавших пышному развитию пресноводных биоценозов.

На протяжении микulinского межледниковогоья происходило выполаживание ледниковых и перигляциальных форм рельефа, созданного при распаде и таянии московского ледника. Состав фауны брихоногих и двустворчатых моллюсков, обитавших в различных биотопах этого времени, сравнительно разнообразный. В некоторых местонахождениях пресноводной мадакофауны обнаружен ряд термофильных видов, таких как *Pagotia acicularis* (Fér.), *P. eversi* (Fér.), *Pisidium astartoides* Sandb., *Anisus strauchianus* (Cl.), а из наземных — *Ceræa vindobonensis* (Fér.), отсутствующих в рецентной фауне моллюсков. Подобные находки автохтонной мадакофауны являются показателем более теплого климата во время аккумуляции субаквальных отложений, чем в настоящее время. Оба вида *Pagotia*, а также *Anisus strauchianus* обитают ныне в бассейне Дуная и нижнем течении Днепра, а *Pisidium astartoides* окончательно вымерла на земном шаре.

Обилие находок фауны реофильных и стагнофильных моллюсков в различных генетических типах и фациях субаквальных отложений является доказательством того, что во время последнего межледниковогоья на обширной территории европейской части СССР сложилась устойчивая речная сеть с множеством озер, расположенных как на междуречьях, так и на различных по возрасту террасовых уровнях. На протяжении ледникового периода происходило вымирание ряда реликтовых форм и сокращение ареалов теплолюбивых видов моллюсков.

На основании комплексного эколого-генетического подхода к изучению межледниковых отложений доказана возможность выделения по остаткам автохтонной мадакофауны различных генетических типов субаквальных и субаэриальных отложений, покрывающих эрозионные и аккумулятивные формы погребенного и современного рельефа.

Приуроченность тафоценозов к тем типам местообитаний фауны,

в которых протекала нормальная жизнедеятельность водных и наземных обитателей, позволяет рассматривать комплексы плейстоценовых моллюсков в качестве надежных индикаторов внешней среды. Использование их при стратиграфическом расчленении континентальных толщ и палеогеографических реконструкциях повысит качество проводимых геологических исследований в районах материковых оледенений Восточно-Европейской равнины.

История формирования малакофауны олигоцен-миоцена Северной Украины

П.Ф.ГОЖИК, В.Ю.ЗОСИМОВИЧ, В.Г.КУЛИЧЕНКО, Э.Б.САВРОНЬ  
(Институт геологических наук АН УССР, Киев)

The history of formation of the Oligocenian-Miocenian molluscs of the North Ukraine

P.F.Gozhik, V.J.Zosimovitch, V.G.Kulitschenko, E.B.Savron

Северная Украина территориально включает Днепровско-Донецкую впадину и прилегающие к ней части Украинского щита, Донецкого бассейна и Воронежской антиклизы. Вся указанная территория объединяется общностью геологического развития, тяготеет к Днепровско-Донецкой структурно-фациальной области.

С началом раннего олигоцена в Западной Европе связано отложение континентальных пород, содержащих таких пресноводных моллюсков, как *Melanoides*, *Bithynia*, *Melanopsis*, *Planorbis* *glabro* и др. К концу раннего олигоцена на большей части территории Украины восстанавливается нормально соленый морской бассейн, населенный стеногаллиными *Argidae*, *Glycymeris*, *Limopsis*, *Chlamys*, *Lima*, *Ostreidae*, *Glossidae*, *Callista*, *Tellina*, *Calyptraea*, *Cassidaria* и др.

В среднем олигоцене бассейн стабилизируется и в нем расселяются многочисленные глицимериды, лектиниды, *Ostreidae*, *Glossidae*, *Argicidae*, *Callista*, *Tellina* и др. В целом среди морских моллюсков раннего и среднего олигоцена преобладают бореальные формы.

На границе среднего-позднего олигоцена происходит частичная регрессия, обмеление бассейна и существенное изменение его гидрологического режима. Вся территория Украины в это время представляет систему более или менее изолированных морских бассейнов с пониженной соленостью, чередующихся с распресненными заливами, лиманами и заболоченной сушей, свидетельством чему служит состав моллюсков остракодового пласта молочанской свиты *Rzehakia*.

*Lentidium*, *Cardium s. lato*, зимевских слоев берекской свиты (моллюсковые комплексы с преобладанием *Corbulidae*).

В реликтовом палеоолигоценовом бассейне фиксируется появление теплолюбивых средиземноморских форм (*Cytodaria*, *Aporthais*). В целом малакофауна позднего олигоцена характеризуется широким развитием *Callista*, *Cardium s. lato*, *Corbula*.

На рубеже палеоген-неогена вследствие крупных тектонических перестроек море навсегда покидает территорию Северной Украины и лишь временами ингрессирует в пределы ее окраин с запада или юга. В остаточных бассейнах аквитанского времени доживали немногочисленные представители авригалинных родов (*Mytilus*), а во впадающих в них реках, старицах, озерах формировался пресноводный малакоценоз, включающий потомков пресноводных моллюсков Евразии и эндемичные виды (разнообразные *Unionoidea*, *Corbiculidae*, *Viviparus*).

К концу миоцена в связи с резкими изменениями структурного плана территории Северной Украины здесь окончательно исчезли пресноводные "моря" и на обширной суше преобладали процессы континентального осадконакопления. В этих отложениях известны лишь спорадические находки пресноводных и наземных гастропод (Ново-Дмитриевская воронка и др.).

На юге Украины в замкнутых и полузамкнутых морских миоценовых бассейнах формировались широко известные моллюсковые ценозы Восточного Паратетиса, отдельные из которых (среднесарматский) во время ингрессии морских вод в пределы Днепровско-Донецкой впадины и Донбасса расселялись на незначительных площадях.

Формирование понтической пресноводной фауны на территории Южной Украины и Молдавии

П.Ф.ГОШИК

(Институт геологических наук АН УССР, Киев)

The formation of Pontian fresh-water fauna on the territory of the Southern Ukraine and Moldavia

P.F.Gozhik

Мощная понтическая трансгрессия затопила нижние течения крупных меотических рек и практически полностью уничтожила все мелкие реки. Устья рек сместились далеко на север, образовав в большинстве случаев небольшие эстуарии. Значительно снизились скорости течения рек. Все это не могло не сказаться на развитии пресноводной фауны, весьма богатой в меотических реках. Именно

поэтому на большей части территории Причерноморья представительные местонахождения пресноводных моллюсков отсутствуют. Обычно это виды родов *Lymnaea* и *Potamoscapha*, встречающиеся, как правило, в основании понтической толщи. Частые находки анадонтид и вивипарид в морских осадках новороссийского подъяруса являются чужеродными, поскольку попали они в море вследствие посмертного переноса.

Особо выделяется район юго-запада Украины и Южной Молдавии, где в понтическое время формировалась дельта Прута и Ялпуха. Многочисленные находки пресноводных моллюсков здесь богаты в количественном и видовом отношении. Изучение этой фауны показало ее родство с меотической. Достаточно заметить, что виды родов *Psilunio*, *Potamoscapha*, *Plicatibaphia* являются прямыми потомками меотических видов. В понтическое время продолжали существовать и меотические вивипариды (*Viviparus barboti*). Все это несомненно свидетельствует о приемственности в развитии пресноводной фауны, в то время как в составе морской фауны произошли качественные изменения именно в понтическом веке. Поэтому, вероятно, не следует проводить границу между миоценом и плиоценом под понтическими отложениями ввиду несомненного родства пресноводной фауны. Правда, во второй половине понтического века наблюдается несколько этапов существенного изменения природной обстановки, зафиксированных в неоднократном резком увеличении представителей бореальной зоны. Видимо, этот рубеж и может служить границей миоцена-плиоцена. Во всяком случае среднеплиоценовые пресноводные формы значительно дальше отстоят от понтических, чем понтические от меотических.

Как известно, некоторые исследователи выводят понтические виды родов *Psilunio* и *Potamoscapha* из славонских представителей этих родов. Однако нахождение близких видов в меотических и верхне-сарматских отложениях юга Украины заставляет воздержаться от такого вывода. Более того, нахождение родственных к понтическим потамоскафам форм в средне-верхнеплиоценовых отложениях позволяет усматривать расселение представителей этих родов с востока на запад.

Видовой состав и распространение моллюсков семейства  
*Pisidiidae* в Куйбышевском водохранилище

Е.П.ЗАГОРСКАЯ

(Куйбышевская биологическая станция Института биологии  
внутренних вод АН СССР, Тольятти)

Composition and distribution of the molluscs fam. *Pisidiidae*  
in the Kuibyshev Reservoir

E.P.Zagorskaya

Материал собирали в 1959–1980 гг. на 17 постоянных станциях, расположенных на бывшем русле Волги и Камы и на затопленной суше, до 1975 г. дночерпателем Петерсена  $1/10 \text{ м}^2$ , с 1976 г. дночерпателем Эimana-Берджи  $1/25 \text{ м}^2$ . Определение моллюсков проводилось в соответствии с принятой в настоящее время систематикой (Пирогов, Старобогатов, 1974).

В собранном материале обнаружено 26 видов *Pisidiidae*. Их распространение в водохранилище зависит от проточности и характера грунта. На участках с заметной скоростью течения и песчаным или илисто-песчаным грунтом (верховья водохранилища) обычно обитают реофильные виды – *Sphaeriatrum rivicola*, *Ameiodes solida*, *A. scaldiana*, *Euglesa supina*, *E. ponderosa*. В нижних плесах водохранилища в связи с падением скоростей течения и заилением грунтов эти виды полностью исчезают. Виды родов *Neopisidium* и *Euglesa* широко распространены по всему водохранилищу и встречаются на различных грунтах и глубинах.

Наиболее разнообразен видовой состав пизидид в Волжском плесе. Здесь встречено 24 вида, из которых наиболее массовыми являются *E. dupuiana* (до 540 экз./ $\text{м}^2$ ), *Pisidium inflatum* (до 468 экз./ $\text{м}^2$ ), *E. acuminata* (до 187 экз./ $\text{м}^2$ ), *A. solida* (до 180 экз./ $\text{м}^2$ ), *E. henslowana* (до 100 экз./ $\text{м}^2$ ), *E. casertana* (до 60 экз./ $\text{м}^2$ ), *M. moitessierianum* (до 50 экз./ $\text{м}^2$ ), *E. tenuilineatum* (до 40 экз./ $\text{м}^2$ ). На бывшем русле Волги встречено 12 видов, по численности из них преобладают *E. dupuiana* (до 108 экз./ $\text{м}^2$ ), *E. nitida* (до 96 экз./ $\text{м}^2$ ), *E. henslowana* (до 40 экз./ $\text{м}^2$ ), *E. casertana* (до 36 экз./ $\text{м}^2$ ), *M. tenuilineatum* (до 36 экз./ $\text{м}^2$ ). На затопленной суше отмечено 10 видов, из них массовыми являются *E. nitida* (до 120 экз./ $\text{м}^2$ ), *E. dupuiana* (до 20 экз./ $\text{м}^2$ ), *E. casertana* (до 24 экз./ $\text{м}^2$ ), *M. alpinum* (до 25 экз./ $\text{м}^2$ ).

Анализ многолетних данных показывает, что за время существования водохранилища произошло увеличение численности и биомассы пизидид. Если в первое десятилетие биомасса моллюсков сем. *Pisidiidae* в Волжском плесе составляла в среднем  $2 \text{ г/м}^2$  (22% все-

го бентоса), то в настоящее время она достигает  $16 \text{ г/м}^2$  (40%). На бывшем русле Волги и на затопленной суше в первые годы пизидиды совершенно отсутствовали. В настоящее время они распространены по всему водохранилищу. Их биомасса на бывшем русле составляет  $1.5 \text{ г/м}^2$  (5%), а на затопленной суше —  $0.5 \text{ г/м}^2$  (2.5% общей биомассы бентоса).

Видимо, процесс освоения лимнофильными видами моллюсков сем. Pissidiidae Куйбышевского водохранилища продолжается.

К формированию малакофауны артезианских водоемов

Прикаспийской низменности

Е.А.КАЗАННИКОВ

(Калужский педагогический институт)

On the formation of malacofauna of artesian reservoirs of the Caspian Lowland

E.A.Kazannikov

Исследования проводились в юго-западной части Прикаспийской низменности в 1962–1973 гг. на обширной территории между нижними течениями Терека и Кумы, носящей название Ногайской степи. Эта Терско-Кумская полупустыня с малоснежной зимой ("черные земли") и сухим жарким летом служит зимним пастбищем отгонного овцеводства. Практически из-за отсутствия проточных вод эта площадь не дает поверхностного стока, характеризуется малым количеством выпадающих осадков (230–384 мм в год), большим испарением и резко выраженными континентальными условиями климата.

Для существования жизни на этой территории первостепенное значение приобретают грунтовые воды с глубиной залегания от 2 до 60 м, выход которых на поверхность получил название артезианов. Большинство артезианов обязаны своим происхождением человеку и представляют собой фонтанирующие скважины, образующие вокруг или на некотором удалении большие лужи, озера или заболоченности. На обширных безводных площадях эти оазисы являются местами стоянки людей, водопоя овец, охотно посещаются дикими животными. Отличительной особенностью водоемов этого типа можно считать чрезвычайно высокую степень изолированности популяций гидробионтов десятками километров суши.

Видовой состав обитающих в артезианских водоемах моллюсков весьма беден. Во всех обследованных водоемах найдены лимней, занимающие первое место по численности. Всего собрано 1433 экз. *Lymnaea auriculata* (L.). Второе место по численности занимает

*Planorbis planorbis* (L.) , встречаемый в большинстве водоемов (896 экз.). В трех артезианских водоемах обнаружен *Pl. sieversi* Moiss. (102 экз.). И только в одном артезиане (Старый Бажиган) найдены 2 экз. *Ascolochus lacustris* (L.).

Первопоселенцами артезианских водоемов из моллюсков являются лимней. Только они и были обнаружены в новых формирующихся водоемах со скудной кормовой базой. Остальные виды встречались лишь в старых, давно существующих водоемах со сформировавшимися биоценозами.

Артезианские водоемы могут служить хорошей моделью для изучения микроэволюционного процесса, осуществляющегося в изолированных популяциях водных моллюсков. Был проведен морфометрический анализ раковин лимней. Для статистической обработки были взяты выборки по 100 экз. из трех типов артезианских водоемов: Старый Бажиган (9.5.1965), Арсланбек (21.5.1965) и Новый Бажиган (9.5.1965). Для большей достоверности сравниваемых показателей были взяты единовременные пробы.

Артезиан Старый Бажиган слабо фонтанирующий, образует вокруг небольшое озерцо глубиной до 70 см, сильно заросшее водной растительностью. Постепенно мелея, в прибрежной зоне водоем зарастает камышом и рогозом. Размеры раковин *L. auricularia* (в мм): высота (1) - 14.3, ширина (b) - 10.3, высота устья (m1) - 11.7, ширина устья (mb) - 7.6, высота завитка (a) - 3.7. Коэффициент вариации параметров раковины колеблется в пределах 8.6 у высоты раковины до 9.9 у ширины раковины, только у высоты завитка он составляет 15.5. Статистически обработаны и соотношения отдельных параметров раковины: 1:b - 1.39, 1:m1 - 1.22, m1:mb - 1.53, 1:a - 3.91. Коэффициент вариации индексов составил у 1:b - 5.2, 1:m1 - 4.3, m1:mb - 5.6, 1:a - 11.6.

Артезиан Арсланбек сильно фонтанирующий, вода стекает по канаве (шириной до 1 м и глубиной от 5 до 20 см) к большому заболоченному массиву, находящемуся на расстоянии 1 км от источника. Вода у выхода со слабым запахом сероводорода, к которому моллюски относятся явно отрицательно. Единичные особи начинают встречаться в 200 м ниже по течению от истока, а далее плотность их постепенно возрастает. Грунт в канаве илистый, толщиной до 50 см, с большим количеством отмерших остатков рогоза. В виде отдельных пучков встречается рогоз и ситник, на поверхности воды ряска. Моллюски обитают на подводных частях растений или ползают по грунту. В особенно жаркие периоды канава сильно мелеет и моллюсков можно встретить в активном состоянии на обнаженном влажном илу. Результаты замеров (в мм): высота раковины - 16.9, ширина

раковины - 11.1, высота устья - 12.7, ширина устья - 8.4, высота завитка - 5.4. Коэффициент вариации довольно высок:  $l$  - 11.0,  $b$  - 12.6,  $m_1$  - 13.1,  $m_b$  - 13.4,  $s$  - 12.9. Для сравнения с предыдущей популяцией приводим индексы  $l:b$  - 1.51,  $l:m_1$  - 1.33,  $m_1:m_b$  - 1.50,  $l:s$  - 3.13. Коэффициент вариации индексов  $l:b$  - 5.9,  $l:m_1$  - 4.5,  $m_1:m_b$  - 5.3,  $l:s$  - 9.2.

Артезиан Новый Бажиган молод. Вода, заполняя низины, разливается на больших площадях, образуя сеть сообщающихся луз глубиной до 45 см. Грунт травянистый, местами заиленный. Население крайне бедно, аэриал воды свободно от растительности и только местами в виде пучков возвышается ситник, в воде из водорослей нитчатка. Живых моллюсков собрано 12 экз., в массе пустые раковины. Кроме лимней, других видов не обнаружено. По форме и размерам раковины популяция из этого водоема значительно отличается от предыдущих: высота раковины - 11.1, ширина раковины - 7.1, высота устья - 7.7, ширина устья - 5.0, высота завитка - 3.3. Значительна вариабельность всех параметров раковины:  $l$  - 10.3,  $b$  - 13.0,  $m_1$  - 12.4,  $m_b$  - 15.0,  $s$  - 16.6. При значениях индексов  $l:b$  - 1.54,  $l:m_1$  - 1.42,  $m_1:m_b$  - 1.53,  $l:s$  - 3.94 коэффициент вариации их довольно однозначен:  $l:b$  - 5.4,  $l:m_1$  - 5.7,  $m_1:m_b$  - 5.4, за исключением  $l:s$  - 14.1.

Во всех артезианах температура воды у выхода из скважины 18°, в водоемах она повышается и колеблется от 21 до 37°.

Анализируя полученные данные, можно сделать заключение, что в каждом из артезианских водоемов формируется своя определенная экологическая морфа. Крупноразмерные популяции встречаем в старых водоемах со сложившимися биоценозами и хорошей кормовой базой.

Из параметров раковины менее изменчива высота раковины, в большей степени варьирует высота завитка и ширина устья. Коэффициент вариации индексов довольно однозначен во всех популяциях. Исключение составляет отношение высоты раковины к высоте завитка и как признак может оказаться наименее пригодным в диагностике.

# Изменение малакофауны бассейна верхнего Иртыша

Л.В.КРИВОШЕИНА

(Усть-Каменогорский пединститут)

Changing of malacofauna of basin of the upper Irtysh

L.V.Krivosheina

За последние десять лет (1972-1982), в связи с частыми засухливыми периодами и антропогенным влиянием, в распространении и численности моллюсков бассейна верхнего Иртыша произошли изменения. Материалом для работы послужили сборы и наблюдения автора и Алтайского отделения КазНИИРХ.

На территории Восточного Казахстана, где располагается бассейн верхнего Иртыша, имеются разнообразные по происхождению озера; на реках созданы большие (Бухтарминское) и малые (Таинтинское) водохранилища, состав моллюсков в которых неоднороден.

Среди Монастырских гор, в 55 км от г.Усть-Каменогорска, располагаются три бессточных озера. Самым крупным из них является озеро Амр, площадь которого 150 га. Оно имеет низкие, слабо заросшие тростником в прибрежной части берега. Максимальная глубина 7 м. Грунт в прибрежье песчаный, слабо заиленный, с остатками гниющего тростника. Питание осуществляется за счет атмосферных осадков и грунтовых вод. В озере обитает 13 видов моллюсков. Если в предыдущие годы на мелководье озера встречались в массовых количествах (более 200 экз./м<sup>2</sup>) фитобионты *Lymnaea stagnalis*, *L.auricularia torquilla*, то, по наблюдениям 1982 г., численность их сократилась до 6-8 экз./м<sup>2</sup>. Видовое разнообразие и численность *Euglesa*, *Neopisidium* сохранилось. На глубине 1-1.5 м нами были обнаружены *B.lilljeborgi*, *E.aspinata*, *E.borealis*, *E.rotundovata*, *E.irtyschensis*, *E.crassiscardo*, *E.montana*, *E.ponderosa*, *E.subponderosa*, *Neopisidium moitessierianum*.

Изменился состав моллюсков горного оз.Шибиды-Куль, расположенного на высоте 1020 м над ур.м. Озеро представляет собой бессточный водоем атмосферно-родникового питания. Площадь 50 га. Берега слабо изрезаны. Распространенная глубина 3 м, максимальная 5 м. Грунты илистые и песчано-илистые. По данным 1973 г. (Кривошеина, 1975), в пологей прибрежной части озера обитали фитобионты *Lymnaea stagnalis*, *L.a.torquilla*. Десятилетние наблюдения показывают постепенное уменьшение численности этих видов и полное исчезновение в связи с активным антропогенным воздействием. На глубине 1-5 м были собраны числом 100-200 экз./м<sup>2</sup> *Euglesa nitida*.

Бухтарминское водохранилище, созданное в 1960 г. на Иртыше,

имеет проектную площадь 550 тыс. га, протяженность 40 км, наибольшая глубина 70 м. В 1982 г. уровень воды в нем упал ниже нормального подпорного горизонта. В целом малакофауна водохранилища насчитывает 55 видов (Кривошеина, 1973), в озерной части - 52 вида, в горной и горнодолинной - 43 вида. В последние годы в связи со снижением уровня воды в водохранилище, уменьшением прибрежной растительности резко сократилась численность фитобрионтов *L. stagnalis*, *L. a. torquilla*, *L. everea*, *L. peregra*, *L. auricularia gebleri*, которые были ведущей экологической группировкой. В озерной части водохранилища сохранились глубоководные виды, лимнопелобрионты *Euglena crassa*, *E. pulchella*, *E. securidens*, *E. buchtarmensis*, *E. subtruncata*, *E. suecica*, *E. globularis*, *E. tenuicostulata*, *E. henslowiana*, *E. borealis*, *E. subcuneata*, *E. subhenslowiana*, *Neopisidium tenuilineatum*, реофильный *Pisidium amnicum*. В горной и в горнодолинной частях водохранилища, где и в хорошие годы была плохо развита прибрежная растительность, наблюдается сохранение более глубоководных видов, лимнопелобрионтов *Euglena securidens*, *E. subcuneata*, *E. depressissima*, *E. pulchella*, *E. montana*, *E. buchtarmensis*, *E. borealis*, *Musculium creplini*, *Sphaerium nitidum* и реофильных - *Pisidium amnicum*, *Valvata piscinalis*, *V. ambigua*. Обращает на себя внимание увеличение численности и частоты встречаемости пелопсаммореобрионтов *Anodonta piscinalis sibirica* и *A. sedakovi*. В отдельных заливах водохранилища (Аюда, Волна, Айна) численность их достигает до 30 экз./м<sup>2</sup>.

Тамбикское водохранилище образовано в 1968 г. в результате зарегулирования стока р. Тамбы, берущей начало в Калбинских горах и впадающей в Усть-Каменогорское водохранилище. Максимальная площадь - 61 га, длина по р. Тамбы - 1,25 км, максимальная ширина - 0,3 км, глубина - 5-7 м, максимальная - 11,7 м. В связи со значительной сработкой уровня воды высшая водная растительность отсутствует. Малакофауна в водохранилище представлена малочисленными фитореобрионтами, встречающимися в 1982 г. лишь в левобережной части водохранилища на глубоких илах. Это *L. stagnalis*, *L. everea*, *L. a. torquilla*, *Anisus acronicus*, *A. filiaris*. Находки *L. auricularia gebleri* единичны, в основном пустые раковины.

В целом можно сказать, что в связи с влиянием таких отрицательных факторов, как снижение уровня воды в названных водоемах и увеличение антропогенного воздействия, отличительной особенностью малакофауны бассейна верхнего Иртыша последних лет является уменьшение численности и распространения фитобрионтов *L. stagnalis*, *L. a. torquilla*, *L. a. gebleri*, *Anisus acronicus*, *A. filiaris*. Ведущей экологической группировкой в большинстве водо-

емах стали лимнобионты и пелопсаммореобионты.

К современному географическому распространению  
солоноватоводных моллюсков рода *Caspihydrobia*  
на территории Центрального Казахстана

Н.Н.АНДРУСЕНКО

(Кургальджинский заповедник)

On the recent geographic distribution of the  
brackish-water molluscs of genus *Caspihydrobia*  
in the Central Kazakhstan

N.N.Andrusenko

До недавнего времени в СССР каспиогидробии были известны лишь для Каспийского моря, Азово-Черноморских лиманов, Арала и Юго-Восточного Таджикистана (Старобогатов, Изаатулаев, 1974).

Результаты наших исследований, проведенных в 1976-1980 гг. на солоноватых и соленых водоемах юго-запада Целиноградской области, позволяют сделать некоторые дополнения в изучение географического распространения этих моллюсков на территории страны, и Центрального Казахстана в частности.

Солоноватоводный моллюск *Caspihydrobia johanseni* (Frolova) был обнаружен в поймах рек Кулан-Утпес и Нура, в оз.Тенгиз и в устье р.Кипшак, впадающей в одноименное озеро. В результате пятилетних стационарных работ в Тенгизе удалось обнаружить своеобразные поселения каспиогидробий. Они занимали ограниченные площади и были локализованы близ двух остепненных островов у восточного и в заливе у западного побережий озера. Численность моллюсков здесь составляла от 16.5 до 28.7 тыс.экз./м<sup>2</sup>.

Громадное количество пустых раковин каспиогидробий обнаружено в устьях рек Нура, Кулан-Утпес и Кипшак, куда они, по-видимому, сносятся во время весенних паводков. Масса раковин моллюсков обнаружена также в выносах на южном побережье Тенгиза, выброшенных, вероятно, волнобоем в годы с высокими уровнями.

Следует заметить, что проникновение каспиогидробий из Тенгиза в Кипшак или наоборот в настоящее время совершенно исключено, если не принимать во внимание возможность их заноса птицами.

Необходимо ожидать нахождение каспиогидробий и на соленых водоемах Тургайской депрессии, в частности на озерах Челкар-Тенгиз и Каман-Акколь.

По всей видимости, сходство климатических и гидрологических условий на огромном пространстве, от Тенгиз-Кургальджинской впа-

дним, возможно даже юга Западной Сибири, и до Каспия, обеспечило в миоцене сходное развитие малакофауны. Позднее отступление моря Тетис способствовало разорванности ареалов и их приуроченности к крупным солоноватоводным бассейнам, отражающим местные особенности, и невозможности прямого обмена своими элементами.

История формирования малакофауны оз. Балхаш

Н.В.ТОЛСТИКОВА, К.А.ЛЯДЖИНА

(Институт эзероведения АН СССР, Ленинград; Геологическое управление Кавказстана, Алма-Ата)

Lake Balkhash molluscan fauna formation history

N.V.Tolstikova, K.A. Lyadzhina

К настоящему времени накопился многочисленный керновый материал, позволяющий воссоздать историю малакофауны оз. Балхаш. Первые представители видов, входящих в состав современного комплекса моллюсков, появляются на территории Балхашской впадины со среднего палеоцена. В это время Прабалхаш представлял собой, по-видимому, систему озер, связанных между собой. Самый ранний комплекс моллюсков (приуроченный к илийской свите) имеет широкое площадное распространение и характеризуется наиболее разнообразным видовым составом. Он представлен раковинами гастропод из семейства *Valvatidae* (3 вида), *Lymnaeidae* (5 видов), *Planorbidae* (14 видов), а также двустворчатыми моллюсками *Dreissena* sp. nov., *Corbicula ferghanensis* Kurz. et Star., *C. tibetensis* (Praeghad). Дрейссены могли вселиться только с запада. По-видимому, в середине палеоцена, во времена максимальной трансгрессии Арало-Каспийского солоноватоводного бассейна, существовала связь с Прабалхашем, о чем свидетельствуют пресноводные моллюски Причиркентского района. Корбикулы, вероятно, были принесены реками, текущими с юга, т.е. с северных отрогов Северного Тянь-Шаня. Многочисленность одновозрастных корбикул в Текесской и Каркаринской впадинах подтверждают это предположение.

Моллюсков раннечетвертичного времени пока не обнаружено, что связано с существенным сокращением озерных бассейнов, резким похолоданием к концу раннечетвертичного времени и проявлением первого оледенения полупокровного характера в горной системе Тянь-Шаня и Памира.

В среднечетвертичное время отмечается потепление климата, исчезновение ледников и обводнение территории, в том числе и Прабалхаша. Новая трансгрессия способствовала широкому распростра-

неимеющего уцелевшего, довольно обедненного комплекса моллюсков. В среднечетвертичной малакофауне по-прежнему присутствуют *Valvatidae* (1 вид), *Lymnaeidae* (7 видов), *Planorbidae* (7 видов) и появляются *Bithyniidae* (3 вида). Полностью исчезают теплолюбивые *Dreissenidae* и *Corbiculidae*. В прибрежных частях бассейна нередки влаголюбивые наземные моллюски (*Vallonia*, *Oxyloma*, *Purpura*).

Периодическое чередование эпох похолодания (II и III следования) и потепления, плейстоценовых и аридных фаз климата приводило к неоднократному сокращению озерных бассейнов, к обеднению комплексов моллюсков и к естественному отбору наиболее эврибионтных родов. В позднечетвертичное время продолжали существовать *Valvatidae* (3 вида), *Bithyniidae* (1 вид), *Lymnaeidae* (4 вида), *Planorbidae* (4 вида) и появляются представители *Theodoxus*. В прибрежной зоне среди наземных гастропод встречаются *Vallonia*, *Ponsadina* и *Pseudotrichia*.

Современный комплекс моллюсков характеризуется обогащением видами *Valvatidae* (5 видов), *Bithyniidae* (4 вида), *Lymnaeidae* (9 видов), *Planorbidae* (5 видов). Доминируют представители первого и последнего семейства (*Valvata klinensis* Milach. и *Planorbis sieversi tangitarenensis* Germ.). По численности особей существенную роль начинают играть и *Pisidiidae*.

Таким образом, формирование малакофауны Балхаша в плейстоцене, плейстоцене и голоцене проходило на фоне растущей аридизации и похолодания климата в условиях активного альпийского тектогенеза. Естественный отбор способствовал сохранению наиболее эврибионтных видов моллюсков, способных существовать при резких перепадах температуры, солености и уровня вод озера. В составе малакофауны оз. Балхаш присутствуют европейские, центральноазиатские и западносибирские виды.

Зоогеографическая характеристика и история малакофауны пресных и солоноватых вод Средней Азии

З.И.ИЗЗАТУЛЛАЕВ, Я.И.СТАРОБОГАТОВ

(Институт зоологии и паразитологии АН ТаджССР, Душанбе;

Зоологический институт АН СССР, Ленинград)

Zoogeographical characteristics and origin of molluscan fauna of the fresh and brackish waters of the Soviet Central Asia

Z.I.Izzatullaev, Ya.I.Starobogatov

В результате обработки обширного коллекционного материала, хранящегося в Зоологическом институте АН СССР и в Институте зоологии и паразитологии АН ТаджССР, значительная часть которого собрана З.И.Иззатуллаевым в 1967-1981 гг. в водоемах Средней Азии, обнаружено 198 вида моллюсков, принадлежащих к 44 родам и 22 семействам Gastropoda и Bivalvia. Из них 9 видов интродуцированные (*Physella integra*, *Petancylus australicus*, *Biomphalaria glabrata*, *B.tenagophila*, *Helisoma eudiscus*, *Sinanodonta gibba*, *S.orbicularis*, *S.puerorum* и солоноватоводная *Abra segmentum*). Все остальные виды четко разделяются на 20 зоогеографических групп. Широко распространенных палеарктических видов всего 5 (в скобках приведены примеры - *Lymnaea auricularia*, *L.pavilla*, *Musculium creplini*). Европейско-сибирских видов уже больше - 14 (*Lymnaea stagnalis*, *L.truncatula*, *Planorbis planorbis*, *Planorbis emarginatus*). Европейско-западносибирских видов 16 (*Hippereutis diaphanella*, *Cincinna depressa*, *Bithynia inflata*, *Euglesa conica*). Южноевропейских видов 3 (*L.oblonga*, *L.gouppilli*, *Segmentina distinguenda*). Средиземноморских видов 10 (*Lymnaea ventricosa*, *Physella acuta*, *Euglesa heidreichi*). Передне-среднеазиатских видов 13 (*L.schirazensis*, *L.tenera*, *Planorbis sieversi*, *Corbicula fluminalis*, *C.cor*, *Odhneripisidium dancsi*). Восточносибирских видов 2 (*Lymnaea intercosta*, *Euglesa borealis*). Центральноазиатских широко распространенных видов 23 (*Lymnaea hookeri*, *L.bactriana*, *Armiger annandalei*, *Planorbis tangitarensis*, *Anisus ladacensis*, *Corbiculina tibetensis*, *Odhneripisidium prashadi*, *O.kungejense*). Памирских и памиро-тибетских видов 16 (*Cincinna pamirensis*, *Melanoides pamiricus*, *Lymnaea siriculensis*, *Digoniostoma kashmirensis*, *Odhneripisidium stewarti*). Балхашских видов 6 (*Boreolona caerulea*, *L.iliensis*). Иссыккульских видов 3 (*Pseudosuccinea issykkulensis*, *Anisus centralis*). Видов, эндемичных для оазисных районов Сырдарьи и Амударьи, 7 (*Bucharennicola bucharica*, *Colletopterum sogdianum*, *Euglesa turkestanica*). Эндемиков среднего течения Сырдарьи пока известно только 2 (*Kaina* -

rella likharevi), зато эндемиков оазисных районов Амударьи 27 (*Pseudoscapia kainarensis*, *Melanoides kainarensis*, *Digonicostoma oxiana*). К этому комплексу примыкает индийско-амударьинский вид *Lymnaea impura*. Копетдагских видов 7 (новые виды рода *Melanopsis* и „*Pseudosamnicola*“ *emagagdovae*). Один вид (*Allocinpa saevica*) известен только из Большого Балхана. Солоноватоводных видов 27; из них 2 европейских (виды рода *Sergastoderma*), 21 арало-каспийский и 4 аральских. К ним примыкает характерные для пресных вод Приаралья *Dreissena polymorpha aralensis*.

По зоогеографической структуре эта фауна неоднородна. Если оставить в стороне интродуцированные и солоноватоводные (связанные преимущественно с Аралом) виды, то резко выделяется запад страны - Копетдаг и Большой Балхан, которые населены измененной переднеазиатской (ирано-месопотамской) фауной и образуют две провинции Переднеазиатской надпровинции (Копетдатскую и Балханскую). Не менее резко выделяется и северо-восток (горные районы на южном Кугитанга и Памира). Он проявляет много общего с бассейном Тарима и с верховьями Иртыша и Оби. В этой связи правомерно говорить о Балхашской провинции, относящейся к Центральноазиатской надпровинции. Положение Иссыккуля, ввиду бедности его фауны, неопределенно, но несомненно это отдельная провинция, и лишь ее связи установить пока трудно. Южные горные районы (Памир и сопредельные горные системы) также отчетливо выделяются в Памирскую провинцию, имеющую весьма мало общего с остальными районами горной и пустынной Центральной Азии (кроме Тибета) и более связанную с Амударьей. Оазисные районы Амударьи и Сырдарьи, ранее объединявшиеся в Туркестанскую провинцию, заметно отличаются друг от друга, что заставляет говорить о двух отдельных провинциях - Согдийской и Ферганской. Эти две провинции вместе с Памирской и Тибетской и, вероятно, с Иссыккульской образуют Согдийско-Тибетскую надпровинцию. Низовья Амударьи и Сырдарьи поразительно сходны по фауне и ближе к Балхашской провинции - это Приаральская провинция, относящаяся, как и Балхашская, к Центральноазиатской надпровинции. Такая неоднородность легко объясняется историей расселения моллюсков. Согдийская провинция заселялась в обход Гиндукуша через восточный Иран и бассейн Гильменда из бассейна Инда (что не исключает проникновения туда с юго-запада ряда переднеазиатских видов). Существовавшие в конце плиоцена-начале плейстоцена связи Сырдарьи с Амударьей (из района Ташкента через Айдар) объясняют сходство фаун Ферганской и Согдийской провинций (характерно, что сходство на родовом уровне выше, чем на видовом). Памир также заселялся из бассейна Аму -

дарьи и через Гиндукуш. При этом, в отличие от Тибета, тут в ледниковое время были рефугиумы (что доказывается наличием видов *Melapoides*), а Тибет заселялся уже в послеледниковое время из памирских водоемов и частично из других сопредельных районов. В отличие от этого, Копетдаг всецело заселялся из Передней Азии (что доказывается наличием там рода *Melaporsia*). Однако все это происходило не раньше позднего плицена. Последующая аридизация Ирана оторвала копетдагскую фауну и привела к значительному ее эндемизму. Таримско-балхашский регион развивался независимо. Происшедшая в миоцене-начале плицена смена синоиндийской фауны на палеарктическую привела к образованию здесь особого комплекса, по родовому составу близкого к европейскому (с примесью родов синоиндийского происхождения), но со значительным эндемизмом на видовом и подвидовом уровне. Дальнейшая история определяется прерыванием связи Балхаша с Таримским бассейном и возникновением кратковременной связи с Приаралем, что обеспечило проникновение в Прибалхашье ныне вымершей дрейссены и распространение ряда таримско-балхашских видов (например, *Boresolena saetulana* и *S. tibitensis*) в Приаралье.

Солоноватоводный комплекс формировался, по-видимому, из двух источников. С одной стороны, это плиценовые солоноватоводные формы запада Казахстана и Средней Азии (*Saepiohydrobia*), проникшие в балаханское, акчагыльское и послеакчагыльское время в Арало-Каспийский бассейн и давшие здесь своих эндемиков, а с другой — европейские и каспийские кардиниды и дрейссениды, проникшие в акчагыльское и банинское время в Аральскую котловину.

Экологические группировки пресноводных моллюсков Средней Азии

Э.И.ИЗЗАТУЛЛАЕВ

(Институт зоологии и паразитологии АН ТаджССР, Душанбе)

Ecological groups of fresh-water molluscs

of the Soviet Central Asia

Э.И.Иzzatullaev

Водоемы Средней Азии, несмотря на некоторую засушливость этого региона, многочисленны и разнообразны. Тут имеются крупные реки, преимущественно ледникового питания — Сырдарья, Амударья, Или, Чу, Талас, крупные озера — Иссыккуль, Сонкуль, а также озера Памира. Среди малых водоемов есть как проточные (родники, ручьи, реки, каналы), так и стоячие (пруды, хаузы, сазы, боло-

та, водохранилища, некрупные озера). Эти водоемы различаются друг от друга по происхождению, расположению над уровнем моря, содержанию в них органических веществ, солености, мутности, температуре и т.д. Ввиду этого обитающие в них моллюски также образуют различные экологические группировки.

До наших исследований специальных работ по этому вопросу в Средней Азии не проводилось. В широко известных работах В.И. Хадина (1950, 1952) содержатся только некоторые данные об экологии моллюсков в бассейнах Сырдарьи и Амударьи.

Недавно нами (1981) с этой целью были проанализированы экологические группировки пресноводных моллюсков Восточного Памира.

В настоящее время в Средней Азии установлено 167 видов пресноводных моллюсков, из них 119 относятся к брюхоногим, 48 — к двусторчатым моллюскам. Из общего числа видов 27 при данном анализе не учитываются виды субфоссильные и встречающиеся среди выбросов рек и озер. К ним относятся *Lymnaea atra*, *L. danubialis*, *L. berlani*, *L. inflata*, *Odhneripisidium tostikovaе* sp.n. *O. kazakhstanica* sp.n. (описанию новых видов будут посвящены специальные работы), найденные только в четвертичных отложениях; *Euglesa tuganica*, известная только по литературным источникам, и интродуцированные из любительских аквариумов *Helisoma eudiscus*, *Biomphalaria glabrata*, *B. tenagophila*, *Petancylus australicus*. Здесь следует отметить, что из 8 видов завезенных моллюсков *Sinanodonota despecta*, *S. orbicularis*, *S. puerorum*, *Physella integra* широко расселились по водоемам региона и прочно вошли в состав фауны.

При анализе экологических группировок моллюсков нами изучены экология и распространение 134 видов, из них 88 брюхоногих и 46 двусторчатых.

Моллюски-реофилы (обитатели движущихся вод) в водоемах Средней Азии населяют прибойные части озер, участки рек с медленным течением, родники и образуемые ими ручьи, теплые источники, оросительные каналы. По характеру занимаемых ими биотопов реофилы делятся на литореофилов (обитателей твердого субстрата), фитореофилов (обитателей зарослей), псаммореофилов (обитателей песчаного дна) и пелереофилов (обитателей заиленного дна).

В прибойной части высокогорных озер живут литореофилы и фитореофилы *Anisus centralis*, *Lymnaea auricularia*, *L. tumida*, *L. narzikulevi* sp.n., *L. pallia*, *L. subdisjuncta*, *L. obliquata*, *Pseudosuccinea issykkulensis*. Последние 5 видов обитают и на глубинах (иногда до 30–40 м) среди песчано-илистого грунта (псаммопелофилы) в осолоненном озере (Иссык-Куль).

В озерах на различных глубинах (от 2–3 до 10 м) живут псаммопелофилы *Euglesa fedderseni*, *E. fersensis*, *E. obtusalis*, *E. zudmaeri*.

*E.borealis*, *E.mitchelli*, *E.gurvichi* sp.n., *Odhneripisidium stewarti*, *O.gafurovi* sp.n., *O.pamirenses* sp.n., *O.behningi* sp.n., *Sphaerium corneum*, *Musculium creplini* и фитофилы *Cincinnatia piscinalis*, *C.gafurovi*, *C.pamirensis*.

Пруды, сазоболота у озер заселены элиефилами *Lymnaea stagnalis*, *L.fragilis*, *L.azaratensis* sp.n., *Musculium hungaricum*. У родников в лугах в мле живут пелофилы *Euglesa turkestanica*, *E.obliquata*, *E.buchtarmensis*, *E.irtyschensis*, *E.pallida*, *E.hissarica* sp.n., *Odhneripisidium kungejense*, *O.dancei*, *O.prashadi*, *O.chatyrkulense* sp.n., *O.issykkulense* sp.n., *O.polytimeticum* sp.n., *O.sogdianum* sp.n. Здесь же очень часто встречаются прудовики подрода *Galba* - тельматофилы *Lymnaea truncatula*, *L.ventricosa*, из катушек *Planorbis planorbis*, *P.tangitarensis* и фитофилы *Armiger bielzi*, *A.schamarcus*, *Lymnaea bactriana*, *L.lagotis*, *L.tenera*.

Искусственные пруды, чеки рисовых полей в долинах заселены фитофилом *Lymnaea impura*. Часто с ним встречаются и *Physella acuta*, *Anisus ladacensis*. Исключительно только в родниках и в речках, образуемых родниковыми водами, обитают лито-, псаммо и фитореофилы: 7 видов рода *Buchananicola*, 1 вид - *Abri-cosovia*, 3 вида - *Turkmenanicola*, 6 новых видов - *Melanopsis*, пелофилы *Anisus centralis*, *Lymnaea rectilabrum*, *L.bowelli*.

Теплые источники высокогорий Памира заселены термофильными псаммо-пелерофильными видами *Melanoides pamiricus*, *M.shachdaraensis*, *Anisus ransongensis*, *L.alticola* sp.n., живущими при температуре от 20 до 32°, и фитореофилом *Armiger annandalei*; иногда наряду с ним встречаются *Anisus convexiusculus* и *Lymnaea fontinalis*.

На аналогичных биотопах в долине в теплом источнике Ходжа-Кайнар (Туркменская ССР) при температуре 15-20° обитают *Melanoides kainarensis*, *Pseudocaspia kainarensis*, *P.starostini*, *Kainarella minima* и др.

В Средней Азии из-за нестабильности грунтов и мутности воды равнинные участки Сырдарьи, Амударьи и других рек крайне бедны моллюсками. Здесь очень редко могут встречаться фитофилы из родов *Lymnaea*, *Planorbis* и пр. Однако основная масса видов моллюсков живет в больших и мелких заводах, оросительных каналах и водохранилищах. К ним относятся пелерофилы и детритофилы *Colletopterum cuneum sogdianum*, *C.ponderosum*, *C.bactrianum*, по 2 вида *Corbicula* и *Corbiculina*, 3 вида *Sinanodonta*. Представители рода *Sinanodonta* обитают только в среднем течение Сырдарьи, куда

были интродуцированы. В таких водоемах живут и фитоцеофилы *Boreoalona caeruleana*, *Hippuritis diaphanella*, *H. euphratica*.

Экологические группировки моллюсков исследуемого района неравномерно распределены от долин до высокогорий. Только в водоемах высокогорья обитают 32 вида и только в долинах их 57; 44 вида являются общими для обеих вертикальных зон. Выявлены определенные различия в количественном и качественном распределении моллюсков. В водоемах высокогорья встречаются представители 5 семейств, среди которых массовыми являются *Planorbidae* (19 видов), *Planorbidae* (6), *Lymnaeidae* (5), тогда как *Valvatidae*, *Melanoideidae* представлены 2 видами каждое. Напротив, фауна моллюсков водоемов долин и низкогорий гораздо разнообразнее. Здесь обитают представители 14 семейств, из них к массовым относятся *Horatiidae* (11 видов), *Unionidae* (8), *Triculidae* (7), *Melanoideidae* (6), *Lymnaeidae* (6), *Corbiculidae* (5); другие семейства представлены единичными видами (от 1 до 3). Такое разнообразие видового состава моллюсков в водоемах долин и низкогорий указывает на обилие здесь биотопов для развития теплолюбивых и эврибионтных видов.

Итоги изучения пресноводных моллюсков Западной Сибири  
Б.А.НОВИКОВ

(НИИ биологии и биофизики Томского университета)

Results of studies of fresh-water molluscs of Western Siberia  
B.A. Novikov

Исследование пресноводной малакофауны Западной Сибири продолжается около столетия, однако, как это подтверждается сегодня, фауна моллюсков в водоемах этого региона оставалась еще недостаточно изученной. Итоги первого, раннего периода анализа фауны пресноводных моллюсков Западной Сибири подведены В.И.Жадиным (1952), который по материалам ряда исследователей указал для водоемов бассейна Оби 51 вид моллюсков.

Наши исследования за период 1968-1981 гг. охватили практически все наиболее характерные районы Западной Сибири, за исключением Заполярья, данные по которому мы используем из материалов В.Н.Долгина. В результате нам удалось существенно пополнить список В.И.Жадина.

Современная пресноводная малакофауна Западной Сибири складывается из более чем 140 видов, при этом брюхоногие моллюски представлены следующим числом видов: *Viviparidae* 1, *Valvatidae* 13, *Bithy-*

niidae 6, Agrololidae 1, Lymnaeidae 36, Physidae 5, Bulinidae 3, Planorbidae 24, а их общее число составляет 89 видов; двустворчатые моллюски представлены 55 видами: Anodontinae 4, Sphaeriantirinae 17, Pisidiinae 34 вида.

Общие тенденции распределения пресноводной малакофауны в водоемах Западной Сибири характеризуются высоким видовым разнообразием брюхоногих моллюсков на юге региона с постепенным сокращением числа видов к северу, хотя некоторые виды затворок, прудовиков и катушек являются обычными для высоких широт. Двустворчатые моллюски более разнообразны в северных районах, а также в горных и предгорных частях региона. Среднегорья Западной Сибири отличаются высоким видовым разнообразием даже по сравнению с предгорьем.

Биотопическое распределение пресноводной малакофауны Западной Сибири отличается использованием всего разнообразия биотопов: зарослей высшей водной растительности, серых илов, в разной степени заиленных песков, каменистых, глинистых, торфянистых грунтов. Наиболее богаты видами малакофауны илистые грунты и заросли макрофитов. С учетом вышеприведенных особенностей в целом по региону наибольшего видового разнообразия моллюски достигают в пойменных озерах и придаточных водоемах рек, в то время как в речных водоемах и непойменных озерах число видов значительно снижается.

Количественное распределение характеризуется наибольшими показателями по числу и весу в пойменных озерах и придаточных водоемах рек, по сравнению с речными водоемами и непойменными озерами. Последние — таежные, степные, тундровые, горные — отличаются широкими колебаниями обилия моллюсков, при этом степные озера обильнее моллюсками, чем таежные, а тундровые, чем высокогорные.

Для водоемов Западной Сибири характерно наличие трех фаунистических комплексов: иртышский, верхнеобский и нижнеобский, благодаря чему территория делится на три малакогеографические провинции Европейско-Сибирской подобласти Палеарктики. Следует отметить, что Нижнеобская провинция беднее Иртышской, а Верхнеобская по своему составу заметно тяготеет к Алтае-Саянской.

Зоогеографический состав фауны Западной Сибири характеризуется наличием трех основных групп. Так, из брюхоногих моллюсков к голарктической группе относятся 3 вида (или 3.44% всего состава), к европейско-сибирской группе — 63 вида (72.4%), к сибирской — 23 вида (24.16%). Из двустворчатых моллюсков к голарктической группе относятся 2 вида (или 3.63 % всего состава), к европейско-

сибирской - 39 видов (70.1%), и сибирской - 14 видов (26.27%).

В целом фауна пресноводных моллюсков Западной Сибири имеет смешанный характер палеарктического облика при явном преобладании европейско-сибирских элементов, составляющих около двух третей всего состава; остальную треть представляют сибирские виды, в том числе и западносибирские (до 10%), что подчеркивает своеобразие пресноводной малакофауны западносибирского региона страны.

Эколого-географические особенности малакофауны нижнего Енисея  
В.А.ГУНДРИЗЕР

(Томский университет)

Ecological and geographical peculiarities of the malacofauna  
in the lower part of the Yenisei Drainage

V.A.Gundriser

При изучении малакофауны нижнего Енисея кроме типологии водоемов учитывалась и их зональная приуроченность.

Наиболее разнообразно представлена малакофауна пойменных водоемов (77 видов), затем следуют придаточные (52), речные (29), и непойменные водоемы (23 вида). В пределах рассматриваемого района происходит обеднение состава малакофауны с 67 видов в водоемах зоны северной тайги до 48 в зоне лесотундры и 40 - в зоне тундры. Отмечаются зональные различия малакофауны всех типов водоемов. Так, в речных водах тундры происходит замена исчезающих в более северных широтах видов такими холодолюбивыми моллюсками, как *Euglesa liljeborgi*, а в придаточных водоемах этой зоны отсутствуют отмечавшиеся в водоемах северной тайги *Valvata depressa* и *Eithynia contortrix*. В пойменных водоемах зоны лесотундры не обнаружены характерные для водоемов северной тайги *Lymnaea terebra*, *Physa fontinalis*, *Planorbis planorbis*, *Hippaustis diaphanella*, *Euglesa penderosa*, а в тундре не отмечены *Valvata klinensis*, *Lymnaea fragilis*, *Planorbis cognatus*, *Anisus vortex*, *A.johannseni*. Такие виды, как *Lymnaea atra*, *Sibirenaute elongata*, *Chosonopis alus rossiae-selzeri*, характерны только для зоны тундры. В непойменных водоемах более северных широт происходит постепенное вхождение крупных брихонотых и появляются в большом количестве такие двустворчатые моллюски, как *Euglesa novikovi*. В нижнем Енисее для лево- и правобережных водоемов северной тайги показатель различия по Престону равен 0.23, для водоемов лесотундры - 0.21, тундры - 0.29. Для левобережья и пра-

вобережья этот показатель равен 0.45, что указывает на их малакофаунистическую неоднородность. Наблюдается различие изучаемого района со смежными бассейнами — западным и восточным (показатель различия по Престону равен соответственно 0.29 и 0.49).

В изучаемом районе некоторые моллюски относятся к иной экологической группе, чем в пределах основной части ареала. Например, лимнофитофилы *Lymnaea torquilla*, *L. amphylaceae*, *L. fontinalis* в связи со слабым развитием растительности становятся здесь лимнопелофилами, а *Lymnaea palustris*, *Musculium streplini* (тельматофилы в Европе) — реопелофилами. Подобная же картина наблюдается и в пределах бассейна всего Енисея. Например, такие реопелофилы в верхнем бассейне, как *Valvata klinensis*, *V. aliena*, *Euglesa laronica*, становятся в нижнем Енисее лимнопелофилами, а такие лимнопелофилы, как *Sphaerium levinodis* и *Euglesa subtruncata*, — реопелофилами.

В рассматриваемом нами районе имеются широко распространенные виды, доходящие до всей Северной Америки (*Lymnaea stagnalis*, *Arctiger cristata*), только до Аляски (*Valvata sibirica*, *Lymnaea truncatula*), и такие, которые распространены до Камчатки (*Lymnaea auricularia*, *Musculium streplini*), до Колымы (*Euglesa nitida*, *E. liljeborgi*). Енисей является границей, дальше которой на восток не идут некоторые виды из Европы, например *Lymnaea atra*. Имеются виды, широко распространенные в Европе и Западной Сибири и проникающие в верхний и нижний Енисей или доходящие до средней Оби и отмечающиеся в нижнем Енисее (*L. amphylaceae*, *L. tumida*, *L. patula*, *L. glutinosa*, *Planorbis corneus*, *Hippertis diaphanella*, *Anodonta ponderosa*, *Euglesa conica*). Среди видов, идущих на запад от Чукотки или Колымы, бассейном Енисея ограничен моллюск *Bithynia sibirica*, а от бассейна Лены — *Lymnaea lenensis*, *L. intercisae*, *Anisus baicalicus*, *Euglesa borealis*. В нижнем Енисее, на стыке двух малакофаун — европейского и восточносибирского происхождения, обнаружены эндемики *Lymnaea torquilla*, *L. dipkuniensis*.

Таким образом, отмечаются зональные различия малакофаун всех типов водоемов (вопреки существующему мнению об азональности рек и их фаун), кроме основной меридианальной артерии. Малакофауна нижнего Енисея занимает промежуточное положение между восточносибирской и европейской фаунами, являясь как бы одной из ступеней перехода между ними.

Эндемичные *Lymnaea* подрода *Peregriana* в Сибирской под-  
области Палеарктики

Н.Д.КРУГЛОВ, Я.И.СТАРОБОГАТОВ

(Смоленский педагогический институт; Зоологический институт  
АН СССР, Ленинград)

Endemic *Lymnaea* of the subgenus *Peregriana* in the Siberian  
Subregion of Palaearctic

N.D.Kruglov, Ya.I.Starobogatov

Подрод *Peregriana* рода *Lymnaea* явно европейского происхо-  
ждения. В Европе обитает 19 видов этого подрода, относящихся к 4  
секциям. Многие виды проникают в равной степени в Сибирь — одни  
только до бассейна Иртыша и в горные районы Казахстана и Средней  
Азии, другие до Прибайкалья и, наконец, третьи — до бассейна Ле-  
ны и даже до верхних частей Амурского бассейна. Однако на протя-  
жении неогена в результате проникновения европейских видов в Си-  
бирь здесь сформировались две эндемичные группы видов — секции  
подрода *Peregriana*.

Секция *Sibirilymnaea* *sect. n.* (типовой вид *Lymnaea novikovi*  
*sp.n.*). Раковина яйцевидно-коническая или яйцевидная со слабо  
выпуклыми оборотами, разделенными углубленным, почти несомкнутым  
швом; колумеллярная складка хорошо выражена, на границе парие -  
тального и колумеллярного краев небольшое вдавление. Матка меш-  
ковидная, плавно переходящая в провагину, вздутая часть простаты  
почти не обособлена от лентовидной, резервуар семяприемника  
овальный или круглый, ограниченный от довольно короткого прото-  
ка. Кроме описанных ранее *L.kurejkae* Gundr. et Star. и *L.dolgi-*  
*ni* Gundr. et Star. сюда относятся еще 5 новых видов.

*L.novikovi* *sp.n.* — раковина широкояйцевидная, почти шаро-  
видная, устье овальное с неширокой парietальной мазолью, широким  
колумеллярным отворотом и равномерно выгнутым палатальным кра-  
ем. Длина преупуцума составляет 1.1 длины мешка пениса, сужен-  
ная часть провагины короче матки, проток семяприемника не превы-  
шает 0.25 длины резервуара. Размеры голотипа при 3.9 оборотах  
(в мм): высота раковины (ВР) — 13.7; ширина раковины (ШР) — 11.2;  
высота устья (ВУ) — 10.6; ширина устья без колумеллярного отво-  
рота (ШУбо) — 6.6; то же с колумеллярным отворотом (ШУсо) —  
7.5; высота завитка (ВЗ) — 3.1; высота последнего оборота (ВПО)  
— 12.1; ширина последнего оборота (без устья) (ШПО) — 7.2. Голо-  
тип собран в Тархатинском озере, Кошатагачского района, Алтайско-  
го края. Вид распространен на юге Западной Сибири, на Алтае и на  
западе Монголии.

*L. nogoonica* sp.n. - раковина широкояйцевидная с завитком, составляющим 0.15-0.20 высоты раковины, почти плоскими оборотами, почти круглым устьем, прямым парието-палатальным углом, широкой палатальной мозолью и равномерно закругленным палатальным краем. Мешок пениса вдвое короче препуциума, суженная часть провагины длинная (немного короче матки), проток семияприемника составляет 0.5 длины резервуара. Размеры голотипа при 4.25 оборотах (в мм): ВР - 20.2; ШР - 16.3; ВЗ - 4.2; ВУ - 16.7; ШУско - 10.5; ШУско - 13.2; ВПО - 19.2; ШПО - 10.7. Голотип собран в окрестностях пос.Ком-Агач Алтайского края. Эндемик бессточных бассейнов Западной Монголии, фауна которых населяет и водоемы Чуйской котловины.

*L. tsamalikhini* sp.n. - раковина яйцевидная с завитком, составляющим 0.27 высоты раковины, слабо выдуемыми оборотами, широкояйцевидным устьем, тупым парието-палатальным углом, широкой париетальной мозолью и широким колумеллярным отворотом, с неравномерно закругленным палатальным краем. Мешок пениса вдвое короче препуциума, суженная часть провагины по длине равна матке, проток семияприемника равен 0.5 длины резервуара. Размеры голотипа при 4.0 оборотах (в мм): ВР - 13.4; ШР - 9.1; ВЗ - 3.8; ВУ - 10.6; ШУско - 5.6; ШУско - 7.1; ВПО - 12.6; ШПО - 6.1. Голотип собран в оз. Ногоон в Западной Монголии, возможно нахождение в Чуйской котловине.

*L. mongolitumida* sp.n. - раковина почти уховидная с очень низким завитком и очень слабо выпуклыми оборотами, широкоовальным устьем, тупым парието-палатальным углом, широкой париетальной мозолью и равномерно закругленным палатальным краем. Препуциум составляет 1.55 мешка пениса, суженная часть провагины заметно длиннее семияприемника, снабженного очень коротким протоком. Размеры голотипа при 4.0 оборотах (в мм): ВР - 18.7; ШР - 14.6; ВЗ - 3.5; ВУ - 15.4; ШУско - 8.9; ШУско - 11.0; ВПО - 17.1; ШПО - 8.5. Голотип собран в оз. Хомын-Холой в Западной Монголии, возможно нахождение в Чуйской котловине.

*L. paravica* sp.n. - раковина яйцевидно-коническая с правильно коническим завитком, составляющим около трети высоты раковины, слабо, но равномерно выпуклыми оборотами, каплеобразным устьем с острым парието-палатальным углом, узкими париетальной мозолью и колумеллярным отворотом, резко нисходящей верхней частью палатального края и равномерно закругленной нижней. Размеры голотипа при 3.5-4 оборотах (начальные обороты повреждены) (в мм): ВР - 12.3; ШР - 7.0; ВЗ - 4.0; ВУ - 7.3; ШУ - 5.0; ВПО - 10.6; ШПО - 4.8. Анатомия не известна. Голотип собран в районе пос.Напас на р. Тым Томской обл.

Секция *Altailympaea sect.n.* (типовой вид *Lympaea gundriseri* sp.n.). Раковина коническая или яйцевидно-коническая с почти плоскими оборотами, разделенными мелким несколько скошенным швом, колумеллярная складка хорошо выражена, но без вдавления, матка почти шаровидная, резко обособленная от цилиндрической провагины, вздутая часть простаты резко отграничена от лентовидной и почти равна ей по длине, резервуар семяприемника колбасовидный, очень длинный, сидящий на очень коротком, но четко обособленном протоке.

*L. gundriseri* sp.n. - раковина высококоническая, напоминающая таковую видов подрода *Stagnicola*, с высоким завитком, составляющим 0.43-0.46 высоты раковины, плоскими оборотами, овальным устьем, почти прямым парието-палатальным углом и равномерно изогнутым палатальным краем. Препуциум составляет 1.70 мешка пениса, суженная часть провагины несколько короче матки и семяприемника. Размеры голотипа при 5 оборотах (в мм): ВР - 19.0; ШР - 10.8; ВЗ - 8.4; ВУ - 10.7; ШУбо - 5.6; ШУско - 7.3; ВПО - 15.2; ШПО - 7.6. Голотип собран в водоеме у берега оз. Сурулу-Коль Улаганского района, Алтайского края. Поскольку в остальных районах Алтае-Саянской провинции вид не найден, он, возможно, эндемичен для Западной Монголии и заходит лишь в сопредельные части Алтая.

*L. ulaganica* sp.n. - раковина яйцевидно-коническая с завитком, составляющим 0.30-0.35 высоты раковины, очень слабо выпуклыми оборотами, овальным устьем, парието-палатальным углом, несколько превышающим прямой, и равномерно изогнутым палатальным краем. Препуциум составляет 0.87 длины мешка пениса, суженная часть провагины почти вдвое короче матки и семяприемника. Размеры голотипа при 4.3 оборотах (в мм): ВР - 11.6; ШР - 7.1; ВУ - 7.8; ШУбо - 4.2; ШУско - 5.9; ВПО - 9.9; ШПО - 5.1. Вид найден вместе с предыдущим, и о его распространении можно сказать то же самое.

Интересно отметить, что из 9 видов, принадлежащих к обсуждаемым секциям, 5 эндемичны для Западномонгольской провинции (сюда мы условно включили и 2 вида секции *Altailympaea*), 2 распространены и в Западной Монголии и в Западной Сибири (Среднеобская и Нижнеобская провинции), а 2 известны только из Западной Сибири (Среднеобская и Нижнеобская провинции). Это позволяет предполагать, что хотя обсуждаемые группы и сформировались в миоцене Западной Сибири, но в связи с резкими плейстоценовыми изменениями климата они полнее представлены в Западной Монголии.

К истории пресноводной малакофауны плиоцена и эоплейстоцена  
юга Западной Сибири

В.С.ЗЫКИН

(Институт геологии и геофизики СО АН СССР, Новосибирск)

On the history of fresh-water malacofauna of Pliocene and  
Eopleistocene in the south part of West Siberia

V.S.Zykin

В настоящее время из плиоценовых и эоплейстоценовых отложений юга Западной Сибири установлено 50 видов гастропод и 49 видов двусторчатых моллюсков, относящихся к 39 родам семейств Viviparidae, Valvatidae, Bithyniidae, Stenothyridae, Pomatioporidae, Lymnaeidae, Bulinidae, Planorbidae, Margaritiferidae, Unionidae, Pisidiidae, Corbiculidae.

Плиоценовая малакофауна сохраняет преемственность от миоценовой малакофауны, представленной преимущественно сино-индийскими родами Sinotaia, Gabbia, Parafovearulus, Oncomelania, Ptychorhynchus, Parunio, Oxynaiia, Acuticosta, Cuneopsis, Rhombunio, Modulatia, Lymnaea, Lepidodonta и небольшой примесью видов палеарктических родов Valvata, Lymnaea, Planorbis, Pisidium, Bithynia.

В плиоцене (5-1.8 млн. лет назад) на фоне преобладания сино-индийских родов Idioroma, Cipangopaludina, Sinotaia, Anulotia, Parafovearulus, Gabbia, Stenothyra, Oncomelania, Ptychorhynchus, Acuticosta, Rhombunio, Modulatia, Lymnaea, Cristaria увеличивается эндемизм малакофауны за счет формирования западно-сибирских эндемичных родов Heterunio, Sculptunio, Tubunio, Troitakinaia. В начале плиоцена появляются современные палеарктические виды Valvata (Sibirovalvata) confusa, V.(S.) aliena, V.(S.) seorenensis, V.(S.) sibirica, Lymnaea (Lymnaea) stagnalis, L. (Radix) auricularia, L. (Peregrina) lagotis, L.(P.) peregra, L.(P.) ovata, L.(Galba) truncatula, Planorbis cornutus, Planorbis planorbis, Anisus (Gyraulus) acronotus, Arctiger crista, Pisidium amnicum, а также роды, имеющие европейское происхождение, Odontogyrus, Bithynia, Bithynia, Bithynia, Bithynia.

Изучение стратиграфического и географического распространения плиоценовых пресноводных моллюсков наряду с данными по млекопитающим и остракодам позволило установить следующую последовательность смены малакофаунистических комплексов, имеющих стратиграфи-

ческое значение: новостаничный (ранний плиоцен), черлакский (конец раннего плиоцена), крутогорский (начало позднего плиоцена), битекейский (поздний плиоцен), андреевский (вторая половина позднего плиоцена). Развитие малакофауны в плиоцене идет в сторону дальнейшего усиления эндемизма, увеличения количества современных палеарктических видов, вымирания теплолюбивых сино-индийских элементов.

На рубеже плиоцена и эоплейстоцена в результате похолодания произошло очень резкое обеднение в составе малакофауны за счет вымирания большинства теплолюбивых сино-индийских и европейских элементов.

В эоплейстоцене (1.8–0.8 млн. лет назад) выделяются два малакофаунистических комплекса: муккурский (ранний эоплейстоцен) и раздолжинский (поздний эоплейстоцен). В начале эоплейстоцена (муккурский комплекс) на юге Западной Сибири появляются *Corbicula tibetensis* и *C. ferghanensis*, а также *Ameletoda scaldiana*. Здесь еще присутствуют виды родов *Borysthenia* и *Gabbia*. В позднем эоплейстоцене (раздолжинский комплекс) в результате дальнейшего похолодания исчезают виды родов *Borysthenia*, *Gabbia*, *Corbicula*. Появляются и широко распространяются многие современные палеарктические виды. Состав раздолжинской малакофауны почти не отличается от современной.

#### Малакофауна антропогена Южного Зауралья

Л.И. КРЫЛОВА

(Свердловский педагогический институт)

*Anthropogene malacofauna of the Southern Transuralia*

L.I. Krylova

При специальных исследованиях опорных разрезов антропогена Южного Зауралья обнаружено более 10 000 раковин гастропод, принадлежащих 87 видам (из 30 родов и 20 семейств), из них пресноводных – 64 вида, наземных – 23 вида.

Континентальная малакофауна была собрана из аллювиальных отложений У, III, IV надпойменных террас и высокой поймы. Аллювиальные отложения насыщены малакофауной крайне неравномерно. Богатые захоронения были приурочены к отложениям старичной и периферийно-русловой фациям, представленным глинистыми песками, иловатыми глинами, алевроитами.

В позднелиоценовых отложениях У надпойменной террасы, которые в Южном Зауралье слагают кустанайскую свиту, выявлено 60

видов гастропод. Видовой состав плиоценового комплекса характеризуется двумя отличительными особенностями. Во-первых, здесь все еще сохранились теплолюбивые виды *Borysthenia propatcina* (Lindh.), *Bithynia kirgizorum* (Lindh.), *Oncomelania* sp., *Hydrobia* sp., которые в связи с общим похолоданием климата к началу плейстоцена вымирают. Во-вторых, наблюдается широкое развитие представителей плейстоценовой малакофауны.

В аллювии переуглубленных долин, датированных ливинским временем, встречены *Lymnaea kazakensis* Mozley, *L.tobolica* Laz., *Valvata confusa* West., *V.fluviatilis* Colb., *V.klinensis* Milach., *V.svergensis* Dyb.

К среднеуральскому надгоризонту относятся отложения III надпойменной террасы, в которых было выявлено 29 видов пресноводных и наземных моллюсков. Гастроподы почти лишены теплолюбивых элементов. В результате похолодания климата, связанного с самаровским оледенением, на Урале исчезают теплолюбивые *Lymnaea kazakensis* Mozley, *L.tobolica* Laz., которые, очевидно, мигрировали в более южные районы. По характеру ареала эти виды относятся к эндемикам Иртышского бассейна и Казахстана. В условиях перегляциальных ландшафтов развивалась ассоциация холодолюбивых видов *Succinea oblonga* Drap., *Pupilla muscorum* (L.), *Vallonia tenuilabris* (Al. Br.), *Columella columella* Mart., входящая в лессовый комплекс фауны моллюсков на Восточно-Европейской платформе.

Возраст II надпойменной (камышловской) террасы определяется верхним плейстоценом. Из аллювия камышловской террасы собраны раковины гастропод, относящихся к 44 видам. Видовой состав весьма близок к современному. Широкое развитие получили представители семейств *Lymnaeidae*, *Bithyniidae*, *Planorbidae*, *Valloniidae*. Характерными формами для верхнего плейстоцена являются *Valvata sibirica* Midd., *Borysthenia naticina* Menke, *Lymnaea bolotensis* Mozley, *L.ventricosella* (Dyb.).

В отложениях высокой поймы, развитой на всех реках Южного Зауралья, определен богатый комплекс континентальных моллюсков, принадлежащих к 56 видам. К руководящим видам голоценового комплекса следует отнести *Valvata cristata* Pfeiff., *V.ladogensis* Ldh., *V.lilljeborgi* West., *Lymnaea auricularia persica* Issel., *L. glabra* (Müll.), *L.liliensis* Laz., *L. palustris* var. *maritima* Cless., *Ancylus fluviatilis* Müll., *Pyramidula rupestris* (Drap.), *Chondrula tridens* (Müll.), *Punctum pygmaeum* (Drap.).

По зоогеографической структуре гастроподы Южного Зауралья принадлежат к нескольким группам: широко распространенные голарктические и палеарктические - 29 видов, европейско-сибирские -

26 видов, европейские - 20 видов, эндемики Иртышского бассейна и Казахстана - 6 видов, восточносибирские - 5 видов и сибирско - североамериканские - 1 вид.

К фауне моллюсков бассейна среднего течения Буреи

М.Н.ЗАТРАВКИН, В.В.БОГАТОВ

(Лаборатория гельминтологии АН СССР, Москва; Хабаровский комплексный научно-исследовательский институт ДВНЦ АН СССР)

On molluscan fauna from the middle Bureya River valley

M.N.Zatrawkin, V.V.Bogatov

Летом 1980 г. исследован небольшой участок поймы р. Буреи - левого притока Амура, лежащий в пределах Верхнебуреинской котловины (от пос. Чекунда вниз до устья р.Ушман). Изученный участок поймы находится в зоне затопления Верхнебуреинского водохранилища, строительство которого уже началось. Сборы проводились геологическим ситом и вручную. Исследованы р.Бурея (на указанном участке), ее мелкие левые притоки Чекундука, Ягдинья, Ушман (устье); ов. Длинное, а также пойменные озера и лужи левого берега.

В период сильных паводков указанная территория подвергается затоплению водами Буреи, и в связи с этим фауна моллюсков в изученных водоемах достаточно однородна.

В пойменных водоемах (озерах, лужах) и притоках отмечены следующие виды ( в скобках - порядковый номер списка): Viviparidae: *Cirangopaludina zejaensis* Moskv. (1) - до сих пор этот вид известен только как эндемик верхней части бассейна Зей, *C.ussuriensis* (Gerstf.) (2); Valvatidae: *Valvata sibirica middendorffi* Moskv. (3), *Valvata* sp.n. (4); Bithynidae: *Boreocelona contortrix ussuriensis* (Buttn. et Ehrn.) (5), *Kolhymammicola kolhymensis* (Star. et Strel.) (6); Acroloxidae: *Acroloxus ussuriensis* Moskv. (7); Lymnaeidae: *Lymnaea amurensis* Moskv. (8), *Lymnaea* sp.n.(9), *Lymnaea* sp.n.(10), *Lymnaea* sp.n. (11), *Lymnaea* sp.n. (12), *Lymnaea* sp.n. (13); Planorbidae: *Anisus centrifugus* (West) (14), *A. subfiliaris* Moskv. (15), *Choanomphalus hyaliniformis* Moskv. (16), *Kolhymorbis angarensis* (Dyb. et Gr.) (17), *Kolhymorbis* sp.(18), *Polypylis semiglobosa* Moskv. (19), *Helicorbis sutfunensis* Star. (20); Physidae: *Aplexa hypnorum* (L.) (21); Pisidiidae: *Musculium compressum* (Mousson) (22), *M.amurense* Moskv. (23), *Euglesa oblonga* Moskv. (24), *Euglesa* sp.n. (25), *Euglesa* sp.n. (26).

В русле Буреи отмечены Pachychilidae: *Juga amurensis*

(Gerstf.) (27), *J. heukelomiana* (Reeve) (28), *J. nodosa* (West.) (29); Margaritiferidae: *Dahurinaea daurica* (Midd.) (30).

В зоогеографическом отношении фауна моллюсков исследованного участка поймы Буреи довольно разнообразна и представлена следующими фаунистическими группировками (цифры в скобках соответствуют стоящим после названия вида): европейско-западносибирско-амурская с разорванным в Восточной Сибири ареалом (21); сибирско-амурская (17); колымско-камчатская (6); зейско-бурейская (1); обще-амурская (7, 22-30); амурско-приморская (2, 3, 5, 8-16, 19, 20), бурейская (4, 25, 26).

Итак, фауна исследованного участка Буреи и ее поймы представлена 30 видами (6 двустворчатых и 24 брюхоногих) 16 родов 10 семейств, относящимися к 8 зоогеографическим группировкам.

Особенности формирования фауны наземных моллюсков антропогенных ландшафтов центра Русской равнины

Е. В. ШИКОВ

(Калининский сельскохозяйственный институт)

*Peculiarities of terrestrial malacofauna formation in the anthropogenic landscapes in the centre of the Russian*

*Plain*

*E. V. Shikov*

Среди антропогенных ландшафтов наибольшие площади занимают вторичные леса, сельскохозяйственные угодья и населенные пункты. Особенности формирования их малакофауны изучены недостаточно. Настоящая работа основана на сравнительных исследованиях природных и антропогенных ландшафтов в Калининской, Московской, Новгородской и Псковской областях в 1963-1982 гг.

При замене первичных лесов вторичными качественный состав малакофауны не меняется, если сохраняется характер подстилки, травяно-кустарничкового яруса и подлеска. Численность моллюсков возрастает за счет расширения кормовой базы животных, так как во вторичных лесах увеличивается количество трав и лиственных пород, дающих листовую опад. Более всего это выражено в лиственных лесах.

Длительное антропогенное воздействие приводит к уплотнению лесной подстилки, исчезновению кустарничков (брусники, черники), мхов и доминированию злаков. В результате, с одной стороны, сокращается численность и даже вымирают рыхлоподстилочные виды, имеющие цилиндрические и высококонические раковины (*Vertigo*,

*Buccinulus*), а с другой стороны, резко возрастает численность слизней и плотноподстильных улиток, имеющих гладкие дисковидные или удлиненные раковины (*Cochlicopa*, *Nesovitrexa*). Вместе с травами в эти леса проникают относительно крупные и подвижные виды, а также самая мелкая улитка *Punctum rugosum*, заносимая на вырубку ветром. При исчезновении подлеска быстро вымирают древесно-подстильные виды (*Clausiliidae*, *Enidae* и т.п.). Около населенных пунктов рудеральная флора может полностью заменить исходный травяной покров леса. При этом малакофауна качественно меняется и приобретает черты малакоценозов пустырей населенных пунктов.

Таким образом, во всех случаях изменение подстилки и травяного яруса сопровождается изменениями малакофауны. В лесах, подверженных сильному антропогенному влиянию, изрезанных тропинками, господствуют стенобионтные виды, среди которых преобладают гигробионты.

Наземная малакофауна сельскохозяйственных ландшафтов также представлена большей частью стенобионтными видами, половина которых гигробионты. Это объясняется тем, что на сенокосах и пастбищах ежегодное использование травяного покрова лишает моллюсков защиты от иссушающего действия ветров. В результате на лугах умеренного увлажнения им грозит гибель, поэтому моллюски концентрируются в микропонижениях и под укрытиями, где всегда влажно. Но так как моллюски не способны к быстрым передвижениям, то преимущество имеют гигробионты, которые всегда держатся именно в самых сырых местах.

Чем больше возрастает степень антропогенного воздействия на агробиоценозы, тем больше специализированных видов их заселяет. Кроме *Deroceras agreste*, все остальные основные вредители растениеводства - *Deroceras reticulatum*, *D. sturanyi*, *D. laeve*, *Agriolimax fasciatus* - стенобионты, тесно связанные с почвой. Последнее объясняется отсутствием на полях и огородах подстилки.

Условия существования в агробиоценозах столь специфичны, что в них формируются характерные малакоценозы. Из-за трудностей, встречаемых моллюсками при расселении, этот процесс еще далеко не закончен. Виды, занимающие в природных ландшафтах весьма скромное место, такие как *D. sturanyi* и *A. fasciatus*, быстро расселяются, однако в настоящее время специфика природных биогеоценозов еще оказывает заметное влияние на видовой состав малакофауны сельскохозяйственных земель. Подтверждением тому служит, например, широкое распространение *Pupilla muscorum* на лугах к востоку от Валдайской возвышенности и отсутствие ее в за-

падных частях этой возвышенности, обычность *A. fasciatus* в агроценозах по восточным отрогам Валдайской возвышенности, на Московской возвышенности и к югу от нее и редкость на других территориях.

Для наземной малакофауны населенных пунктов, рассмотренной автором ранее (1979), также характерно преобладание стенобионтных и гигробионтных видов, многие из которых тесно связаны с господствующей в деревнях и городах злаковой растительностью. Большинство биотопов городов и сел подвержено сильному антропогенному воздействию, при котором уничтожается подстилка. Как и на пахотных землях, это приводит к преобладанию в таких местах слизней, способных глубоко закапываться в почву. Более теплый микроклимат городов благоприятствует распространению в них относительно теплолюбивых видов, таких как *D. reticulatum*, *D. sturanyi*, *Arion circumscriptus*, *Trichia hispida*.

Формирование малакофаун различных антропогенных ландшафтов имеет общие черты. Чем больше подвержен антропогенному воздействию биогеоценоз, тем больше специализированных и гигробионтных видов его заселяет. Для пахотных земель и населенных пунктов характерно также доминирование моллюсков, тесно связанных с почвой.

На формирование малакофаун антропогенных ландшафтов оказывают влияние не только природные, но и антропогенные ландшафты других типов. Так, расселение синантропных слизней на полях начинается с их появления в деревнях и селах, а распространению относительно теплолюбивых слизней (*D. sturanyi*, *A. fasciatus*) в сельской местности предшествует их расселение в ближайших городах. В районах старых городов эти виды в деревнях обычны, а около молодых городов и поселков городского типа редки или совсем не встречаются. Населенные пункты играют большую роль в формировании фауны моллюсков сельскохозяйственных ландшафтов.

Влияние малакофауны антропогенных ландшафтов на прилегающие к ним природные биотопы не наблюдается. В нетронутые климаксовые биогеоценозы синантропные виды не проникают.

Малакофауна подстилки экосистем лесов Предкарпатья  
В.И.ЭДУН, М.-М.ВАСКЕС ГОНСАЛЕС  
(Львовский университет)  
Malacoфаuna of leaf litter of the ecosystems in the  
Precarpathian forests  
W.I. Zdun, M.-M. Vázquez González

Фауна беспозвоночных леса - сообщество животных, имеющее своего рода эндемичный характер. Среди них значительное место занимают наземные моллюски, обитатели лесной подстилки - характерного биотопа экосистем леса.

Исследование моллюсков проводили на протяжении последних десяти лет, причем в 1980 и 1981 гг. - во все сезоны года. Собранные малакологические материалы и интерпретация литературных источников указывают на наличие в мезофауне Предкарпатья около 120 видов моллюсков 15 семейств, из которых наиболее репрезентативны Pupillidae, Zonitidae, Helicidae, Clausiliidae, Limacidae.

Для подстилки широколиственного леса, в частности букового, характерны четыре экологические группы моллюсков, заселяющих благоприятные в трофическом отношении биотопы.

1. Моллюски верхнего горизонта гумусного слоя - это мелкие формы, обитающие возле корней и стволов деревьев, малоподвижные (*Daudebardia rufa*), в более глубоком слое почвы - слепые (*Caecilioides acicula*).

2. Напочвенные моллюски под подстилкой - мелкие формы, малоподвижные, радиус их движений небольшой (Pupillidae, Zonitidae).

3. Обитатели собственно подстилки - наиболее подвижны и многочисленны (Pupillidae, Zonitidae, отдельные Helicidae).

4. Напостилочные моллюски, заселяющие верхние слои подстилки, на поверхности лесного опада, под корой стволов деревьев (*Helix pomatia* и другие гелициды, многочисленные Clausiliidae, а также Limacidae). К напостилочным относится также гелицид *Agrianta aethiops petrii*, обычный на высокогорных черногорских полонинах Карпат, в экотоне леса и на полонине.

К элементам малакофауны подстилки Карпатских высокогорных лесов принадлежат также *Bielzia costulana* и *Helicigona faustina*.

Благодаря особенностям микроклимата, эдафическим факторам, гидротермическим условиям, хорошей освещенности широколиственный лес, особенно буковый, с обильным подлеском и объемистой подстилкой имеет богатую и разнообразную малакофауну раковинных моллюсков и слизней.

Наиболее богаты тенистые влажные лиственные леса Предкарпатья,

где обычны Clausiliidae, Endodontidae, Limacidae.

Фауна подстилки хвойного леса характерна наличием многочисленных Arionidae и Limacidae - яркоокрашенных слизней, питающихся грибами.

К особенностям видового состава малакофауны подстилки необходимо отнести сообщество моллюсков экотона. Это преимущественно жители подстилки подлеска, высоких севонных растений и деревьев опушки леса. Фауна подстилки экотона отличается от таковой леса уменьшением количества особей лесных моллюсков, появлением форм, характерных для окружающего нелесного биотопа, например луга (мелкие Vallonia). Агрокультурная территория, прилегающая к лесу, резко ограничивает лесную мезофауну.

Моллюски мезофауны лесной подстилки обычно инвазированы личинками трематод и нематод. Наличие данных указывает на паразитирование в моллюсках простейших из группы инфузорий. В гелициях часто встречались личинки трематоды *Dicrocoelium lanceolatum* (паразит жвачных), витриниды были поражены на 50% личинками трематод сем. *Brachylaemidae* (паразиты птиц). Инвазированные трематодами моллюски это жители экотона, в более глубоких местах леса встречались лишь нематоды.

Моллюски подстилки грабовых дубрав Верхнеднестровского бассейна

В.И.ЯВОРНИЦКИЙ

(Львовское отделение Института ботаники АН УССР)

Molluscs from hornbeam and oak woods of the Upper Dniester Basin

V.I.Yavornitsky

Материалом для настоящего сообщения служат сборы моллюсков из подстилок 30-летней сырой, 30-, 70- и 106-летних влажных эвтрофных грабовых дубрав и производных 30- и 70-летних влажных эвтрофных грабняков верховья бассейна Днестра, проведенные в 1979-1982 гг. Всего 98 проб с площадок размером 25 x 50 см.

Выявленные моллюски относятся к 14 видам. Это раковинные - *Succinea putris* L., *Ena obscura* Müll., *Iphigena latestriata* A. Schm., *I. tumida* Reem., *Laciniaria buplicata* Mont., *Zonitoides nitidus* Müll., *Daudebardia calophana* West., *Eulota fruticum* Müll., *Helicigona faustina* Reem., *Zenobiella incarnata* Müll., *Perforatella bidens* Chemn. и СЛИЗНИ - *Arion subfuscus* Drap., *Agriolimax reticulatus* Müll.

В обследованных лесных экосистемах численность моллюсков составляла в среднем 10.3 особи (от 3.3 до 18.1), а живая масса 0.75 г (от 0.1 до 1.4) на 1 м<sup>2</sup>. Среди влажных грабовых дубрав численность моллюсков с увеличением возраста древостоя возрастает (от 12.8 особей и 0.1 г на 1 м<sup>2</sup> в 30-летнем до 18.1 особей и 0.6 г на 1 м<sup>2</sup> в 106-летнем). В молодом сыром древостое при численности 7.6 особей биомасса животных достигает 1.1 г на 1 м<sup>2</sup>. В грабняках эти показатели в молодом древостое выше (9.4 особи и 1.4 г), чем в старом (5.6 особей и 0.6 г на 1 м<sup>2</sup>). В сравнении с общей биомассой почвенной мезофауны на моллюсков приходится в среднем от 1 до 4% в древостоях влажных типов леса и до 14% (в отдельных случаях и до 20%) в древостоях сырого типа.

Общими, встречающимися в подстилках всех древостоев, являются *P. bidens* и *Z. incarnata*. Представители сем. *Clausiliidae*, а также *D. calliphana* и *E. fruticum* встречены нами только в 30-летнем грабняке, *E. obscura* и *S. putris* - 70- и 106-летних дубняках, а *Z. nitidus* только в сыром 30-летнем дубняке.

#### Наземные моллюски Западной Подольи и их зоогеографический анализ

М.Л. ЯПРИНЦЕВА, Л.Г. КУЗЬМОВИЧ

(Львовский университет, Тернопольский педагогический институт)

Zoogeographical characteristics of the land-molluscs of West Podolia

M.L. Yaprinceva, L.G. Kusmovich

Западная Подолья (Подольское плато) характерна наличием значительных для возвышенности абсолютных высот (на севере выше 400 м над ур.м., а на юге у долины Днестра до 320 м над ур.м.), наличием плоских междуречий с глубокими каньонообразными долинами и незначительным распространением лугов и лесов.

На данной территории, граничащей на западе с Предкарпатьем и Восточными Карпатами, выявлено 76 видов наземных моллюсков (Bakowski, 1892; Лихарев, Раммельмейер, 1952; Лихарев, 1962, 1980; Гитилис, 1960, а также наши сборы).

Фауна наземных моллюсков Западной Подольи состоит из видов, относящихся к следующим зоогеографическим группам.

1. Широко распространенные виды в Палеарктике или даже в Голарктике: *Succinea putris* (L.), *S. pfeifferi* Reem., *S. oblonga* Drap., *Cochlicopa luorica* (Müll.), *Vertigo antivertigo* (Drap.),

*V. pygmaea* (Drap.), *Columella edentula* (Drap.), *Pupilla muscorum* (L.), *Vallonia pulchella* (Müll.), *V. costata* (Müll.), *Goniodiscus ruderatus* (Stud.), *Relinella hammonis* (Ström), *R. pura* (Ald.), *Eucnolus fulvus* (Müll.), *Zonitoides nitidus* (Müll.), *Helicella pellucidus* (Müll.), *Agriolimax agrestis* (L.).

2. Виды европейских смешанных и широколиственных лесов:

*Vertigo pusilla* Müll., *Acanthinula aculeata* (Müll.), *Truncatellina costulata* (Nilsen.), *T. cylindrica* (Fér.), *E. montana* (Drap.), *E. obscura* (Müll.), *Ruthenica filograna* (Reem.), *Clausilia dubia* Drap., *C. cruciata* Stud., *Iphigena latestriata* (A. Schm.), *Laciniaria cana* (Held), *Cochlodina orthostoma* (Menke), *C. laminata* (Mont.), *Goniodiscus rotundatus* (Müll.), *Vitrea crystallina* (Müll.), *Retinella nitidula* (Drap.), *R. nitens* (Gm.), *Arion circumscriptus* John., *Limax maximus* L., *L. cinereoniger* Wolf, *Lehmanna marginata* (Müll.), *Zenobiella rubiginosa* (A. Schm.), *Agriolimax reticulatus* (Müll.), *A. laevis* (Müll.), *Eulota fruticum* (Müll.), *Perforatella bidens* (Chemn.), *Trichia hispida* (L.), *Eumphalia strigella* (Drap.), *Arianta arbustorum* (L.), *Helix pomatia* L.

3. Виды степей европейской части СССР: *Chondrula tridens* (Müll.), *Helicella candicans* (L. Pfr.), *H. striata* (Müll.), *H. instabilis* (Reem.), *Cerata vindobonensis* (Fér.), *Helix lutescens* Reem.

4. Виды Восточных Карпат: *Abida frumentum* (Drap.), *Truncatellina claustralis* (Gredl.), *Pupilla triplicata* (Stud.), *Orcula dolium* (Brug.), *Iphigena tumida* (Reem.), *Laciniaria turgida* (Reem.), *Goniodiscus perspectivus* (Meg. v. Mühl.), *Vitrea diaphana* (Stud.), *V. opinata* Cl., *Daudebardia calophana* West., *Bielzia coeruleans* (M. Bielz), *Zenobiella incarnata* (Müll.), *Z. vicina* (Reem.), *Helicigona faustina* (Reem.), *Isognomostoma personatum* (Lam.).

Для Западной Подолии отмечаются также *Succinea hungarica* Hazy, *Cochlicopa nitens* Gall., *C. minima* (Porro), *Oxychilus cellarius* (Müll.), *O. glaber* (Fér.).

Зоогеографический анализ наземных моллюсков указывает на широкое распространение в Западной Подолии европейских видов. Наблюдается проникновение наземных моллюсков Восточных Карпат.

Почти 50% видов (15 видов из 31) характерны для Карпат. Этому благоприятствуют расчлененность и возвышенность рельефа этой горной страны, климатические условия и экология самих моллюсков, а также связь данной территории через лесистые местности долины Днестра и его притоков с Карпатами.

Закономерности распространения моллюсков в ископаемых почвах  
плейстоцена Украины

И.В.МЕЛЬНИЧУК

(Отделение географии МГИ АН УССР, Киев)

The distribution patterns of molluscs in the fossil soils  
of the Ukrainian Pleistocene

I.V.Melnichuk

В последние годы на Украине проведены специальные исследования малакофауны плейстоценовых ископаемых почв с целью решения целого ряда научных и практических задач. Раньше в ископаемых почвах были известны единичные находки раковин гастропод родов *Helix*, *Succinea*, *Chondrula*, *Bradybaena*, *Helicella*, *Pupilla*, *Succinea*. Сейчас на Украине свыше 200 местонахождений малакофауны, которые дают возможность сделать определенные выводы о закономерностях ее распространения в плейстоценовых ископаемых почвах.

В ископаемых почвах, в отличие от лёссов, холодолюбивые моллюски не обнаружены. Наряду с широко распространенными моллюсками родов *Carychium*, *Succinea*, *Cochlicopa*, *Pupilla*, *Vallonia*, *Retinella*, *Euscululus* и другими встречаются виды, требовательные к температуре и влажности, обитающие ныне преимущественно в провинциях европейских смешанных и широколиственных лесов, лесостепи и степи.

Распространение моллюсков в ископаемых почвах зависит от их типа и возраста, географического (зонального) и геоморфологического положения. Наиболее богата малакофауну содержат межледниковые черноземовидные и буроземовидные почвы и почвенные отложения. Очень редко они встречаются в дерново-подзолистых, серых лесных и красновато-коричневых почвах.

В раннем плейстоцене (мартоновское, лубенское и завадовское время<sup>х</sup>) преобладал теплый и перемененно влажный климат, способствующий расселению в северной половине Украины в черноземовидных и бурых лесных ископаемых почвах голарктических и палеарктических психрофильных моллюсков *Succinea oblonga*, *S. putris*, *Cochlicopa lubrica* (крупные формы), *Pupilla muscorum*, *Vallonia pulchella*, *Euscululus fulvus*, *Columella edentula*, *Clausilia* aff. *pumila*, *Punctum rugosum*, *Vitrea crystallina* и др. В болотно-торфянистых

---

<sup>х</sup> За основу стратиграфического расчленения нами принята региональная схема четвертичных отложений Украины, утвержденная Межведомственным стратиграфическим комитетом СССР.

Богат и разнообразен видовой состав *Buliminidae* в горных хребтах Тянь-Шаня. В Заилийском Алатау обитают 17 видов, в Киргизском - 8, в Таласском - 11, в Терской - 12, в Каратау - 5, в Кунгей - 9, в Угаме - 3. Характерными биотопами для них являются: в предгорьях овраги и холмы, заросшие пустынно-степной растительностью, мелкими кустарниками и чием, с каштановой почвой на лёссовых породах, содержащих значительное количество извести; склоны гор различных экспозиций со степной и лугово-степной растительностью; скалы и осыпи; берега и долины рек и речек с луговой растительностью; открытые луга со средним и высоким травостоем; лиственные и хвойные леса; в высокогорье - склоны плато с ксерофильной растительностью и долины рек и ручьев.

К широко распространенным и массовым видам относятся *Ps. galinae*, *Ps. miser*, *Ps. asiaticus*, *Ps. subobsoletus*, *Ps. albiplicatus*, *Ps. vesalinus*, *Ps. aptucha*, *Ps. retrodens*. Все они встречаются в пределах высот 900-3000 м. над ур.м. По численности доминируют: *Ps. galinae*, *Ps. miser*, *Ps. asiaticus*, *Ps. albiplicatus* (до 200 экз./м<sup>2</sup>) - в лесо-лугово-степном поясе (Заилийский Алатау: ур. Тескен-Су, Биль-Чипдар, Тургенъ, Яблонева Цель); *Ps. vesalinus* - в высокогорье (Терской Алатау: ур. Куркульдек, Шубартал; Киргизский хр.: ур. Корлас; Джунгарский Алатау, долина р.Копал); *Ps. aptucha*, *Ps. retrodens* - в предгорьях, особенно у подножий холмов (п.Солнечное, Медео). Они местами заходят в плодовые сады (совхозы Джандосова, Чапаева, Кирова). Чрезвычайно изменчивы в зависимости от высоты местности и характера биотопов *Ps. vesalinus*, *Ps. asiaticus*, *Ps. albiplicatus*, *Ps. miser*. Наряду с типичной формой *Ps. asiaticus* встречаются популяции с зубом, без зуба; крупные и мелкие формы (BP 8.5-14 мм, ШР 4-6 мм). На каменистых, сухих склонах лугово-степного пояса и в субальпийском поясе, в осыпях с щебнистой почвой живут *Ps. vesalinus f. maibulaki* и особи *Ps. vesalinus* с желтой окраской и большими размерами (BP 10-11.5 мм, ШР 3.5-4 мм). Ребристость раковин сильнее выражена у особей *Ps. albiplicatus*, обитающих на открытых склонах гор (Заилийский Алатау: ущ. Бозгуль, Джамбас; Терской Алатау: перевал «Долон», ущ. Аксай; Каратау: ущ.Актобе). В хр.Каратау массовый вид - *Laevogebelinus egerhita*. Численность его местами достигает 210 экз./м<sup>2</sup>. В сухое время года моллюски уходят под камни различной величины и образуют гроздевидные скопления.

В Северном и Центральном Казахстане булимид нет.

Итак, моллюсками *Buliminidae* богата только горная часть республики, причем количество видов увеличивается с востока (2) на юго-восток (17).

К изучению наземных моллюсков Баянаульских гор (Казахский мелкосопочник)

А.К. ЖУСУПОВА

(Институт зоологии АН КазССР, Алма-Ата)

A study of land molluscs of the Bayanaul Mountains

(Kazakhstan Highlands)

A.K. Zhusupeva

Материалом для данного сообщения послужили сборы 1980-1981 гг. в Павлодарской области. Собрано 52 пробы на территории 8 населенных пунктов.

Баянаульские горы занимают северо-восточную окраину Казахского мелкосопочника с абсолютными высотами 500-1027 м. В малакологическом отношении указанные горы представляли белое пятно, если не считать работ по Казахскому мелкосопочнику в целом (Увалиева, 1971, 1974, 1975). Баянаульские горы отличаются круто - склонным рельефом, многочисленными скальными обнажениями, поперечными и продольными долинами, имеющими местами облик ущелий, а также наличием пресных и соленых озер. Здесь найден 21 вид моллюсков, относящихся к 13 родам и 11 семействам. Они распределяются по следующим биотопам.

В сосновом лесу, на склонах сопки с подлеском из шиповника черноплодного, кизильника и кизильника, под камнями, в траве, в листовенной подстилке встречаются 5 видов: *Bradybaena schrenckii*, *Succinea oblonga*, *Pupilla muscorum*, *Euconulus fulvus*, *Discus rudieratus*.

Осиново-березовые колки и кустарники межсочных впадин и ложбин заселены: *P. muscorum*, *P. sterri*, *Vallonia costata*, *Vertigo angustior*, *V. pygmaea*, *Br. schrenckii*.

Березовые рожи вокруг озер Сабндыколь и Джасыбай богаты моллюсками. Здесь обитают 15 видов. По берегам, у самой воды в камнях и под отмершими стеблями живут *Oxyloma earsei*, *O. elegans*, *Succinea putris*, *Zonitoides nitidus*. В рощах под березами, осинами, шиповником и кизильником найдены *Deroceras sturanyi*, *Mesovitrea hammonis*, *Euconulus fulvus*, *Vertigo antivertigo*, *V. pygmaea*, *V. angustior*, *Pupilla muscorum*, *Cochlicopa lubrica*, *C. lubricella*, *Vallonia pulchella*, *V. costata*.

В пойменных ольховых лесах вдоль горных ручьев и ключей на луговых и лугово-болотных почвах с высоким разнотравьем и осокой

почвах встречаются раковины многочисленных стагнофилов - *Valvata pulchella*, *V. depressa*, *Bithynia tentaculata*, *Lymnaea peregra*, *L. truncatula*, *L. palustris*, *Planorbis planorbis*, *Anisus strauchianus*, *A. dazuri*, *A. spirorbis*, *A. perezi*, *Euglesa personata*.

На юге Украины (Порожистое Приднепровье, Причерноморье и Приазовье) в черноземовидных, светло-коричневых и красновато-бурых почвах преобладают ксеромезофильные и ксерофильные моллюски (*Chondrula tridens*, *Helicella candicans*, *H. striata*, *Pupilla sterri*, *Zebrina cylindrica* и др.).

Оптимальные условия для развития моллюсков в раннем антропогене были в завадовское время.

Малакофауна ископаемых почв среднего плейстоцена Украины формировалась преимущественно в условиях умеренно континентального климата. Межледниковые почвенные покровы имели четкую зональность, границы которых в общих чертах совпадали с современными. Лучше всего изучены моллюски в черноземных и бурых лесных почвах кайдакского и прилукского времени. В северной части Украины (Полесье и низкие террасы рек бассейна Днепра) преобладали лесные и луговые мезо- и психрофилы (*Acicula polita*, *Eusculius fulvus*, *Oxyloma elegans* и др.). В болотно-торфянистых почвах обнаружены многочисленные раковины стагнофилов родов *Planorbis*, *Anisus*, *Lymnaea*, *Valvata*, *Sphaerium* и др.

Средняя полоса Украины (Полтавская равнина, Приднепровские возвышенность и низменность) была наиболее благоприятная для развития малакофауны. Здесь найдено свыше 50 видов моллюсков. Преобладают голарктические и палеарктические психро- и мезофильные формы. В западной части Украины (Подолія) обнаружены *Helicigona banatica*, *Zebrina hohenackeri*, *Helix pomatia*, *Clausilia dubia* и др., свидетельствующие о более теплом и влажном климате, чем нынешний.

Постепенно к югу увеличивается число ксеромезофилов и ксерофилов (*Seraxa vindobonensis*, *Helicella striata*, *Pupilla sterri*, *Chondrula tridens*, *Monacha carthusiana*, *Truncatellina costulata*, а в Причерноморье - *Tr. cylindrica*, *Helicella candicans* и др.).

В целом зональная дифференциация малакофауны в межледниковья среднего плейстоцена напоминала современную.

В позднем плейстоцене (витачевское, дофинновское время) широкое развитие получили ксеромезофильные и ксерофильные моллюски (*Helicella striata*, *H. instabilis*, *H. candicans*, *Seraxa vindobonensis*, *Eusculia strigella*, *Zebrina cylindrica*, *Chondrula tridens*), указывающие на усиление аридизации климатических условий. Только в Полесье, в Прикарпатье и по долинам рек бассей-

обитают 9 видов: *O. elegans*, *P. muscorum*, *Deroceras agreste*, *Vitri-  
na pellucida*, *Br. schrencki*, *B. fulvus*, *D. rudersatus*, *C. lubrica*,  
*Z. nitidus*. Таким образом, во всех биотопах Баянаульских гор по  
численности преобладают представители широко распространенных  
палеарктических и европейско-сибирских моллюсков.

О биотопическом распространении Pupilloidea в горных  
системах Тянь-Шаня

С.К. АЛМУХАМБЕТОВА

(Павлодарский педагогический институт)

On biotope distribution of Pupilloidea in Tian-Shan  
Mountains

S.K. Almukhambetova

Структура высотной ландшафтной поясности хребтов Тянь-Шаня  
сильно влияет на географическое распространение моллюсков и чис-  
ленность их популяций. Пестрота почвенного и растительного пок-  
ровов, обусловленная влиянием ряда факторов, приводит к тому,  
что в пределах каждого высотного пояса наблюдается очень боль-  
шое разнообразие биотопов, пригодных для жизни моллюсков. Все  
это сильно осложняет общую картину их распределения, так как  
многие моллюски связаны не с преобладающим в данном поясе типом  
природного ландшафта, а лишь со своим специфическим местообитани-  
ем, которое часто бывает не типичным для пояса вообще.

Для горных систем Тянь-Шаня характерно проникновение одних и  
тех же видов моллюсков в самые разнообразные пояса. Очень незна-  
чительное число видов Pupilloidea имеет распространение, стро-  
го приуроченное только к какому-либо одному высотному поясу:

*Cochlicopa pseudonitens*, *Truncatellina costulata*, *Vallonia zagu*  
найжены только в горно-степном поясе; *Columella acicularis*, *Pu-  
pilla inequidanta*, *Sphyradium dolioleum* - в лесо-луго-степном;  
*Columella intermedia* - в субальпийском поясе. Наоборот, подав-  
ляющее большинство (21 вид) встречается по крайней мере в двух  
или в трех высотных поясах.

Отсюда может возникнуть представление о недостаточно тесной  
связи распространения моллюсков с высотными поясами. Однако в  
действительности большинство изученных моллюсков тесно связаны  
с соответствующими природными биотопами. Дело в том, что сами  
биотопы из-за сложной мозаичной структуры высотных поясов не яв-  
ляются строго приуроченными к определенным высотным пределам.  
Они проникают из одного пояса в другой, переходя со склонов од-

них экспозиций на склоны с другой ориентировкой.

Нахождение *Pupilloidea* во всех высотных ландшафтных поясах связано с тем, что они обитают в таких биотопах, которые сами по себе представляют интерзональное явление. В них моллюски находят одинаковые условия во всех высотных поясах. К интерзональным биотопам относятся берега рек и ручьев, скалы, осыпи. Так как осыпи широко представлены во всех обследованных горных хребтах, остановимся кратко на их характеристике как биотопа.

Экологические условия оспей для обитания моллюсков исключительно своеобразны. Почти открытая каменисто-щебнистая поверхность оспей летом подвергается воздействию прямых солнечных лучей и сильно нагревается. Между тем характерная особенность каменистых оспей состоит в том, что под слоем камней обычно лежит тонкоструктурный медковом, обладающий большой влажностью, необходимой для существования моллюсков. Видимо, верхняя часть оспей предохраняет нижние слои склона от потери влаги и перегрева. Различают осыпи голые, лишенные растительности, и заросшие осыпи, отличающиеся друг от друга по численности популяций моллюсков. Голые осыпи кажутся почти безжизненными, необитаемыми. На самом деле при осмотре таких оспей моллюски находятся, но численность их популяций незначительна ( $10 \pm 0.5$  экз./м<sup>2</sup>). В тех случаях, когда окрестные склоны густо покрыты древесно-кустарниковой растительностью и среди оспей растут единичные кусты арчи, жимолости, шиповника, барбариса и др., численность популяций моллюсков возрастает ( $50 \pm 2$  экз./м<sup>2</sup>). Данные по численности популяций сделаны по виду *Gibbulinopsis signata* из Киргизского Алатау. Таким образом, осыпи характеризуются своеобразными микроклиматическими условиями, благоприятными для обитания моллюсков.

В интерзональных биотопах обитают виды, свойственные данному поясу, которые находят здесь наиболее благоприятные условия. Здесь также встречаются моллюски, характерные для соседних поясов; например, в горно-степном поясе по берегам рек и ручьев можно обнаружить *Columella columella*, *Vertigo rugosa*, которые предпочитают высокогорные и лесо-луговые пояса.

В видовом отношении наиболее богатой оказывается фауна *Pupilloidea* среднего пояса гор (лесно-лугового, лесно-лугостепного, лугостепного), что объясняется разнообразием природных ландшафтов, оптимумом влажности и температуры. В высокогорных поясах фауна *Pupilloidea* беднее из-за холодного климата и короткого лета, а в нижних поясах из-за избытка тепла и большой сухости климата.

на Припяти, Десны и верховьев Сулы обитали многочисленные психро- и мезофильные моллюски родов *Succinea*, *Cochlicopa*, *Vertigo*, *Eua*, *Trichia*, *Vallonia* и др.

Таким образом, изучение моллюсков ископаемых почв дало возможность беспрерывно прослеживать их развитие и распространение в прошлом, а также в общих чертах установить их зональную дифференциацию в межледниковья и межстадии плейстоцена Украины.

Экологическая характеристика и распространение наземных моллюсков сем. *Buliminidae* (= *Enidae*) Казахстана и сопредельных территорий

К.К.УВАЛИЕВА

(Институт зоологии АН КазССР, Алма-Ата)

*Ecological characteristics and distribution of land molluscs of the Buliminidae (=Enidae) species in Kazakhstan and adjacent territories*

K.K.Uvaliyeva

на основе конхологических данных и изучения гениталий на территории Казахстана установлено 27 видов и 2 подвида, относящихся к 4 родам и 2 под родам сем. *Buliminidae*.

На востоке Казахстана (хребты Южный Алтай, Саур, Тарбагатай) обитают всего 2 вида - *Pseudonapaeus miser*, *Subzebrinus labiellus*. Они встречаются во всех высотно-ландшафтных поясах от предгорий до верховьев рек в пределах высот 1000-3000 м над ур.м. Обитают на различных склонах холмов, гор и ущелий, покрытых полынно-степной, лугово-степной растительностью, кустарниками, крупнообломочными и мелкими камнями, на берегах и в долинах рек и речек, в лиственном и хвойном лесах, а также на открытых местах, среди высокой луговой растительности. По численности указанные виды преобладают в десо-лугово-степном поясе.

На юго-востоке Казахстана в Джунгарском Алатау встречаются 11 видов: *Pseudonapaeus asiaticus*, *Ps.miser*, *Ps.katutauensis*, *Ps.mica*, *Ps.subobesus*, *Ps.retrodens*, *Ps.escalinus*, *Ps.entodon*, *Ps.albiplicatus*, *Ps.herzensteini*, *Subzebrinus labiellus*. Они в основном населяют южные склоны гор со степной растительностью, скалистые склоны и осыпи. Характерными видами только для данного горного хребта являются *Ps.katutauensis*, *Ps.herzensteini*. Живут в пределах высот 1000-1770 м. над ур.м. Особенно широко распространены и обильны *Subzebrinus labiellus*. В лугово-степном поясе численность его местами достигает 280 экз./м<sup>2</sup>, в высокогорье - свыше 100 экз./м<sup>2</sup>.

# Наземные моллюски неогена Юго-Восточного Казахстана

В.А.ПРИСЯЖНИК

(Институт геологических наук АН УССР, Киев)

Neogene land snails of South-East Kazakhstan

V.A.Prusjashnyuk

Наземные моллюски в неогеновых отложениях Юго-Восточного Казахстана встречаются довольно часто и известны во всех стратиграфических горизонтах, но они практически не изучены. Рассмотрены местонахождения наземных моллюсков по рекам Чилик (перевал Бота-Майнак), Чарин (уроч. Актогай), в горах Айгыржала и Текесской мульде (ручей Есекаркан, горы Аддырган) и некоторые другие более бедные сборы. Возраст вмещающих отложений миоценовый и плиоценовый, аналоги павлодарской и аральской (?) свит (санташская свита) и илийская свита. Собранный материал представлен более чем 40 видами, принадлежащими к 15 родам: *Succinea*, *Garychium*, *Cochlicopa*, *Gastroscopta*, *Vertigo*, *Pupilla*, *Gibbulinopsis*, *Truncatellina*, *Vallonia*, *Pseudonapaeus*, *Punctum*, *Discus*, *Limax* (?), *Ponaderia*, *Bradybaena*. Все роды известны в составе современной малакофауны Казахстана, но многие виды пупиллид, представленные чаще всего обломками (устья и последние обороты), новые для науки. В количественном отношении основную роль играют пупиллиды (роды *Pupilla*, *Gibbulinopsis* и *Gastroscopta*), эниды и хеликоидеи.

Наиболее древним является представительный комплекс Бота-Майнака, характеризующийся широким развитием гастрокопт (5 видов), принадлежащих под родам *Kazachalbinula*, *Sinalbinula* и, вероятно, *Albinula* (1 вид близкий к *Gastroscopta coniculus* из свиты сэнхуашань провинции Хэбэй). *Казахальбинулы* принадлежат к новым видам, и некоторые из них по типу строения зубного аппарата приближаются к описанным мной из индрикотериевой свиты Монголии *G. schandgolica*. *Синальбинулы* обычные. Это *G. ex gr. conturbata* и *G. cf. huttoniana*, *Gastroscopta* sp. Представители рода *Pupilla* — несомненные предки живущих ныне в исследуемом районе *P. biguttata*, *P. triplicata*, *P. inequidentata*, *P. gallae*. *Гиббулинописы* представлены двумя видами, среди которых один новый — *G. dargataensis*. Виды рода *Vertigo* встречаются редко, большинство из них принадлежит к подроду *Angustula* (*V. tekessica*, *V. ex gr. uralica*), а единичные экземпляры к подроду *Vertigo*, вероятно *V. antivertigo callosa*. Кроме того, широко распространены очень плохой сохранности представители *Pseudonapaeus* типа *P. albiplicatus*, *Bradybaena* и *Succinea* типа *Succinea marteniana*. Остальные виды из родов *Truncatellina*, *Vallonia*, *Limax*, в коли-

чественном отношении играют незначительную роль.

Бота-майнакский комплекс несопоставим с известными миоценовыми комплексами моллюсков из азиатской части СССР, так как он теплолюбив, содержит довольно много ксерофильных и мезофильных форм и, по всей вероятности, моложе отложений Прибалхашья, т.е. может принадлежать к отрезку времени от сармата до понта включительно.

Более молодой комплекс - даратинский - близок по составу к бота-майнакскому, но в нем гастроконты уже не так разнообразны. Исчезают казахальбины, а среди оставшихся синальбины появляется *G.gracilidens*, характерная для новостаничной свиты Иртыша, и карихиумы. Ведущую роль в комплексе играют гибулинописисы, из которых один вид новый - *G.darataensis*, а другой, с ослабленным зубным аппаратом - *G.præsignata*, характерен для биткейских слоев Северного Казахстана.

Более молодыми комплексами, характеризующими илийские отложения, являются айгырхальский и актогайский. Первый отличается широким развитием *Vertigo ex gr.uralica* Steklov, появлением *Vertigo cf. asiatica*, свойственных среднему акчагылу Южного Урала, псевдонапаеусами и брадибенидами, близкими к современным. Из гастроконты остаются лишь синальбины, близкие к *G.conturbata* и *G.huttoniana*. Актогайский комплекс содержит почти полностью современные виды, распространенные чаще всего в более южных районах Тянь-Шаня и Памира. В нем появляются *Gastroscopta theeli* West, *Vertigo alpestris*, типичные *Ponsadenia zemenovi*, а также отличающиеся от современных на внутривидовом уровне *Discus ex gr. rudicatus*, *Pupilla cf. bigranata*, характерные ребристые *Pseudonapaеus* sp.n. с мощным озублением, свидетельствующие о ландшафтно-климатической обстановке, близкой к современной.

Экологическая эволюция водных моллюсков

Е.А.ЦИХОН-ЛУКАНИНА

(Институт океанологии АН СССР, Москва)

Ecological evolution of water molluscs

Е.А.Zikhon-Lukanina

Разнообразие форм во многих крупных группах беспозвоночных меняется в геологическом времени закономерным образом, демонстрируя более или менее выраженные циклы. Ранее на актуалистической модели было показано, что цикличность затрагивает не только таксономические (разнообразие форм), но и экологические (уровень

потребления пищи, масса тела, длительность жизни) характеристики группы (Цихон-Луканина, 1980).

В настоящей работе эти данные используются для реконструкции циклов экологической эволюции типа *Mollusca* в фанерозое. Согласно Симпсону (1969), по числу отрядов у водных моллюсков четко выявляются три полных цикла с максимумами в ордовике, карбоне и юре, а также начало четвертого. Средняя продолжительность цикла составляет по летописи 168, а по модели 192 млн. лет. Длительность стадии адаптивной радиации и по летописи, и по модели занимает около 30% длительности цикла.

Наибольшее потребление пищи в типе *Mollusca* приходилось на кембрий, девон, триас и третичный период. В это время в типе доминировали относительно мелкие формы с коротким жизненным циклом, осуществлявшие адаптивную радиацию. Последняя была в кембрии-ордовике (I цикл), девоне-карбоне (II цикл), триасе-юре (III цикл) и третичном-четвертичном периодах (незаконченный IV цикл). Прямая, аппроксимирующая тренд числа отрядов в фанерозое, имеет угловой коэффициент больше нуля, т.е. эволюция типа еще не завершена. В целом от цикла к циклу уровень потребления пищи падал, а длительность жизни и масса тела возрастали (циклично-поступательный характер эволюции). В свете изложенного нельзя согласиться с высказываемым иногда мнением о монотонном возрастании скорости роста животных от кембрия к настоящему времени. И в пределах отдельных циклов, и от цикла к циклу уровень потребления пищи и скорость роста организмов были, наоборот, выше на более ранних этапах. По-видимому, наибольшее значение этих показателей имело место в венде и раннем кембрии, в момент первоначальной адаптивной радиации. Основной пищей моллюсков в то время были водоросли, а не детрит.

Данные палеонтологической летописи и результаты проведенного исследования убеждают в реальности существования экологических циклов. От арогенеза до арогенеза крупная систематическая группа проходит последовательно сменяющие друг друга стадии юности (адаптивная радиация), зрелости, старения и, наконец, смерти.

В ходе эволюции групп уровень потребления пищи сильно меняется. Однако лишь на стадии адаптивной радиации он существенно выше среднего. Поскольку длительность этой стадии невелика (примерно третья часть цикла), в природе должны доминировать организмы с относительно низким и малоразличающимся уровнем потребления пищи. Сведения по интенсивности обмена подтверждают этот факт: большинство групп беспозвоночных почти не различаются по данному показателю. Когда для какой-либо группы регистрируется

высокий уровень потребления пищи или обмена, можно быть уверенным, что эта группа находится в стадии адаптивной радиации. Подтверждается догадка А.Н.Северцова (1939), связывавшего арогенез с повышением общей энергии жизнедеятельности организмов.

Шмальгаузен (1946, с.522) не видел принципиальных различий в эволюции видов, крупных систематических групп, фаун, биоценозов и биосферы. Артемьев (1981) доказал существование экологических циклов и на популяционном уровне. Видимо, во всех этих случаях действуют одни и те же закономерности, а различие проявляется лишь в скорости процесса (длительности цикла).

Биоэнергетика поселений *Bivalvia* - обрастателей установок  
марикультуры

И.Н.СОЛДАТОВА

(Институт океанологии АН СССР, Москва)

Bioenergetics of fouling *Bivalvia* settlements in mariculture

I.N.Soldatova

В связи с необходимостью изучения всех аспектов марикультуры представляет интерес выяснение роли обрастания установок, предназначенных для культивирования морских животных. На экспериментальной установке для выращивания гребешков в зал.Петра Великого (бухта Алексеева) среднее значение биомассы обрастания за летне-осенний период 1979-1980 гг. составляло 10 кг/м<sup>2</sup> (максимальное значение 40 кг/м<sup>2</sup>).

Двустворчатые моллюски-обрастатели представлены всего двумя видами: *Mytilus edulis* и *Hiatella arctica*. Первый является доминирующей формой ценоза обрастания, поселяется на всех частях установки и по биомассе может составлять 90% всех макрообрастателей. Однако в бентосе рассматриваемой акватории *M.edulis* не встречаются (Волова и др., 1980). Хиателлы встречаются только на садках, в которых содержатся гребешки, и их биомасса не превышает 2 кг/м<sup>2</sup>.

На естественных грунтах основные поселения молоди *M.edulis* формируются на литорали. Уже в первую зиму мидии стираются подвижным льдом, сильно промерзают и почти полностью погибают. Гребешковая же установка еще до ледостава заглубляется в непромерзающие слои воды. В результате молодь, достигая ко времени ледостава средней длины 12 мм, к весне следующего года выживает на 70-80% и затем образует многочисленные поселения половозрелых животных. Другой фактор, способствующий процветанию *M. edulis*

на установке, - снижение пресса хищников, главным образом морских звезд.

Частотное распределение размерных групп мидий и хиателл на установке является трехмодальным: первый максимум соответствует моллюскам в возрасте нескольких месяцев, второй - года (+1) и третий - двух лет (+2). На основании данных по количеству ассимилированной энергии и численности особей моллюсков можно оценить уровень трансформации энергии их поселениями на установке. Поток создаваемой ими энергии за летне-осенний период составляет 250.5 ккал/м<sup>2</sup> в сутки. В общих показателях энергии главная роль принадлежит молодым особям, для них характерна и максимальная экологическая эффективность.

По ориентировочным подсчетам поток энергии, проходящий через поселения двустворчатых моллюсков на установке марикультуры, в несколько раз превышает этот показатель для макробентоса бухты Алексеева.

*M. edulis* на садках оказывает отрицательное влияние на жизнедеятельность культивируемого вида, но на других деталях конструкции (кухтыли, растяжки, поводцы, канаты и т.д.) могут оказывать благоприятное воздействие на рост гребешков, так как РОВ метаболитов мидий (Соловьева и др., 1977) стимулируют развитие фитопланктона и тем самым в значительной мере могут увеличивать трофические ресурсы искусственной системы.

Количественное распределение двустворчатых моллюсков у юго-восточного Сахалина, их роль в биоценозах и питании рыб  
В.Д.ТАБУНКОВ, Э.Р.ЧЕРНЫШЕВА

(Сахалинский филиал Тихоокеанского НИИ рыбного хозяйства и океанографии, Иigno-Сахалинск)

Quantitative distribution of bivalve molluscs  
of the south-eastern Sakhalin and their role  
in the biocenoses and nourishment of fishes  
V.D.Tabunkov, E.R.Chernishova

Донную фауну прибрежных вод юго-восточного Сахалина отличает высокое видовое разнообразие, но лишь некоторые виды обладают здесь высокой численностью. К ним относятся двустворчатые моллюски (*Musculana pernula*, *Yoldia amigdalea*, *Y.seminuda*, *Megayoidia tracheiformis*, *Macoma moesta*, *Tridonta montagui*, *Klinocardium californiense* и др.), оказывающиеся в большинстве случаев руководящими в соответствующих биоценозах. Средняя биомасса дву-

створчатых моллюсков в этих биоценозах составляет от  $63.6 \text{ г/м}^2$  (в биоценозе *Y. seminuda*) до  $629.0 \text{ г/м}^2$  (в биоценозе *K. californiensis*), а относительная их доля в общей биомассе биоценозов колеблется между 41.6 и 88.2%. В других биоценозах эти виды часто оказываются субдоминантными, причем их биомасса достигает еще большей величины. Так, в биоценозе *Lethasterias panimensis chelifera* + *Musculana pernula* биомасса *M. pernula* достигает  $694.2 \text{ г/м}^2$ , *M. tracheiformis* -  $165.6 \text{ г/м}^2$ , а средняя биомасса всех двустворчатых моллюсков -  $866.2 \text{ г/м}^2$ , составляя 47.6% от средней биомассы биоценоза.

Большинство двустворчатых моллюсков имеют широкие распространение и вертикальное распределение в обследованном районе. Лишь в 3 из 20 выделенных по дночерпательным пробам биоценозах не было обнаружено двустворчатых моллюсков. Наиболее часто встречались *M. pernula* (в 9 биоценозах) на глубинах 33-94 м, с максимальной биомассой ( $B_{\max}$ ) на глубине 65 м и минимальной ( $B_{\min}$ ) - на глубине 35 м; *Y. amigdalea* (в 9 биоценозах) на тех же глубинах,  $B_{\max}$  - на глубине 50-60 м,  $B_{\min}$  - на глубинах 35 и 90 м; *Y. seminuda* (в 8 биоценозах) на глубинах 18-92 м,  $B_{\max}$  - на глубинах 35-70 м,  $B_{\min}$  - на глубинах 18-35 м и м. *moesta* (в 8 биоценозах) на глубинах 18-92 м,  $B_{\max}$  - на глубинах 60-94 м,  $B_{\min}$  - на глубинах 18-45 м.

В целом максимальную биомассу (в среднем  $500-800 \text{ г/м}^2$ ) двустворчатые моллюски образуют на глубинах 50-70 м, на мягких илистых грунтах. С уменьшением глубины и увеличением в составе грунта количества твердых фракций их биомасса снижается на порядок.

Наиболее широкое распространение и высокую биомассу имеют бореально-арктические виды, что определяется гидрологическими условиями района.

В образовании общих сырьевых ресурсов и продукции бентоса двустворчатым моллюскам также принадлежит доминирующая роль - на их долю приходится около 52% от общей биомассы бентоса и более 32% от его годовой продукции.

Высокая биомасса и продукционный потенциал двустворчатых моллюсков обеспечивают обильную кормовую базу многим бентосоядным рыбам, в частности камбалам, бычкам, стихеям и др. На долю этих моллюсков приходится около 10% от общих кормовых ресурсов рыб. В рационе большинства видов бентосоядных рыб в разные периоды года двустворчатые моллюски, главным образом *Joldia amigdalea* и *Musculana pernula*, составляют от 10 до 70%. У таких видов, как желтоперая, четырехбугорчатая и палтусовидная камбалы и ликоды, при никакой биомассе других доступных кормовых организмов, ра-

цион полностью состоит из двустворчатых моллюсков.

Таким образом, двустворчатые моллюски занимают доминирующее положение в биоценозах шельфа Южного Сахалина и играют существенную роль в трансформации энергии и питании бентосоядных рыб.

Особенности изотопного состава углерода ( $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ) карбоната раковин некоторых морских моллюсков

С.И.КИЯШКО

(Институт биологии моря ДВНЦ АН СССР, Владивосток)

Features of the isotopic composition of carbon ( $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ) of the shell carbonate in some marine molluscs

S.I.Kiyashko

Наряду с исследованиями соотношений изотопов кислорода  $^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$  в раковинах моллюсков, позволяющих судить о температурах роста скелетов, для получения палеоэкологической информации все чаще используются соотношения изотопов  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$  (выраженные в виде  $\delta^{13}\text{C}$ , в ‰ относительно стандарта PDB). Полагают, что  $\delta^{13}\text{C}$  карбоната скелетов моллюсков отражает изотопный состав углерода углекислоты, растворенной в воде, в которой происходило образование раковины. По  $\delta^{13}\text{C}$  предлагают реконструировать соленость (Moore, 1971), стратификацию и даже биологическую продуктивность (Jones et al., 1981) морских вод. На  $\delta^{13}\text{C}$  карбоната раковин могут оказывать влияние и биологические особенности моллюсков.

Изучен изотопный состав углерода раковин комплексов моллюсков из местообитаний, удаленных от берегового сноса, со стабильными температурой и соленостью вод (Охотское море: банка Кашеварова, гл. 150–280 м; банка Лебедь, гл. 300 м; Японское море: северо-западная часть, гл. 400 м), а также несколько моллюсков, выращенных в проточном морском аквариуме на биостанции «Восток».

Двустворчатые:  $\delta^{13}\text{C}$  раковин протобранхий (3 вида из родов *Lionacula*, *Musculana*, *Robertia*) и аутобранхий (10 видов из родов *Limoreia*, *Chlamys*, *Parvamussium*, *Tridonta*, *Micania*, *Hiatella*, *Mya*, *Idiosoma*, *Musoma*, *Cyclocardia*) варьирует от 0.0 до +2.3‰, совпадая у представителей близких родов. Раковины септибранхий чрезвычайно обеднены изотопом  $^{13}\text{C}$ : у *Poromya* и *Dermatomya*  $\delta^{13}\text{C}$  составляет в среднем -3.0‰, а у *Cardiomya* -7.1‰.

Брихоногие: 10 исследованных видов переднежаберных можно разделить на две группы: 1) со значениями  $\delta^{13}\text{C}$  от +0.6 до +1.3‰, куда вошли животные, питающиеся преимущественно детритом (*Crepidula*, *Capulasmaea*, *Margarites*), а также *Pseudolionestus* и *Vo-*

lutomitra, для которых трофологических данных нет; 2) плотоядные гастроподы (*Neptunea*, *Trophonopsis*, *Antiplanes*, *Boresaccula*) с  $\delta^{13}\text{C}$  от -0.3 до -0.7‰.

Хитоны: изучен один вид рода *Ischnochiton* -  $\delta^{13}\text{C}$  составляет -0.6‰.

Величины  $\delta^{13}\text{C}$  карбоната раковин моллюсков из одного местобитания значительно варьируют в зависимости от систематической принадлежности, но совпадают у представителей близких родов из отдаленных друг от друга местобитаний, имеющих сходные условия.

Представители двусторчатых из надотр. *Septibranchia* имеют аномально низкие значения  $\delta^{13}\text{C}$ , характерные для моллюсков, обитающих в пресных водах. Такая степень обеднения скелетного карбоната изотопом  $^{13}\text{C}$  у морских моллюсков нами наблюдалась только у *Scaphochiton stelleri*, добытого в зал. Восток Японского моря на глубине 15 м. Это животное имеет внутренний по положению скелет,  $\delta^{13}\text{C}$  карбоната которого составляет в среднем -6.5‰. Низкие значения  $\delta^{13}\text{C}$  скелета моллюсков можно объяснить участием в образовании карбоната значительной доли метаболического  $\text{CO}_2$ , углерод которого обеднен изотопом  $^{13}\text{C}$  по сравнению с углекислотой морской воды примерно на 15‰.

Исследованные моллюски обладают разнообразной микроструктурой скелета, однако очевидной связи между типами микроструктуры и  $\delta^{13}\text{C}$  скелета не обнаружено.

Вероятно, существует связь между  $\delta^{13}\text{C}$  раковин переднежаберных брюхоногих и составом пищи. В пользу этого предположения может свидетельствовать различие на 1.3‰  $\delta^{13}\text{C}$  у растительноядной *Littorina* и хищной *Nucella*, которые были совместно выражены в проточном морском аквариуме.

Несомненно, что на основе дальнейших исследований данные по изотопному составу углерода карбоната скелетов ископаемых моллюсков можно будет использовать для получения как палеоокеанологической, так и палеофизиологической информации.

Распределение возрастных групп некоторых видов двустворчатых моллюсков в юго-восточной части Баренцева и в Карском море  
Т.В.АНТИПОВА, А.А.НЕЙМАН

(Полярный и Всесоюзный научно-исследовательские институты морского рыбного хозяйства и океанографии, Мурманск, Москва)  
The distribution of some species of bivalve molluscs of different age groups in the south-eastern Barents Sea and in the Kara Sea

T.V.Antipova, A.A.Neyman

Материалом для анализа послужили сборы двустворчатых моллюсков из дночерпательных проб бентоса (114 проб из юго-восточной части Баренцева моря, к востоку от 46° в.д. и к югу от 72° с.ш., август 1970 г.; 44 пробы из Карского моря, сентябрь 1975 г.). Исследовались массовые, широко распространенные виды: бореально-арктические (*Macoma calcarata*, *Musculoma tenuis*, *Musculana petiula costigera*, *Yoldia hyperborea*, *Tridonta montagui*, *T. borealis*, *Ciliatocardium ciliatum*), высокоарктическое-бореальные (*Astarte crenata*, *Cyclopecten groenlandicus*, *Batharca glacialis*), арктическая *Portlandia arctica* (Антипова, 1979). Пробы каждого вида разбивались на возрастные группы, каждая группа картировалась отдельно. Методика определения возраста опубликована ранее (Антипова, 1976).

Баренцево море. *M.calcarata* (от 1 до 15 лет) встречается почти на всех станциях, особенно широко распространены особи возрастом 1-4 года, со средней плотностью поселений 2-4 экз./м<sup>2</sup>. С возрастом численность на станциях меняется мало, но сокращается ареал. Особи в возрасте 7-9 лет встречены только на мелководье у Новой Земли (Н.З.) и у о-ва Вайгач, старше 9 лет - только у о-ва Вайгач. На отдельных станциях у Н.З. плотность поселений маком всех возрастов в сумме достигает 120 экз./м<sup>2</sup>, а у о-ва Вайгач - 60 экз./м<sup>2</sup>.

*M.tenuis* (от 1 до 6 лет) так же широко распространена в этом районе, но и встречаемость, и численность ее ниже, чем у маком. Особи старше 3 лет встречены только у Н.З.

*Musculana petiula costigera* (от 1 до 10 лет) распространена так же широко, но, как и у предыдущего вида, численность невелика. Особи старше 5 лет встречены только у Н.З. и к востоку от о-ва Колгуев.

*Y.hyperborea* (от 1 до 15 лет) распространена так же широко, как и макомы, но численность каждой возрастной группы мала. Наибольшая численность была отмечена у особей 4-8 лет. 4-летки на-

более многочисленны (до 9 экз./м<sup>2</sup>) у о-ва Колгуев и к востоку от о-ва Долгого. Такое же распределение отмечено и у 5-леток, но их численность у о-ва Долгого больше - до 20 экз./м<sup>2</sup>; особи 7 лет наиболее многочисленны у о. Колгуев (до 20 экз./м<sup>2</sup>), а у о-ва Долгого отсутствовали. Более старые особи единично встречаются у о-ва Колгуев и у Н.З.

*Tridonta montagui* (от 1 до 8 лет) встречается почти на всех станциях района. Особи возрастом 1-2 года особенно многочисленны у входа в Чёшскую губу (до 100 экз./м<sup>2</sup>). Старшие особи встречаются по 1-10 экз./м<sup>2</sup> между о-вом Колгуев и материком, а также вдоль изобаты 50 м от о-ва Колгуев до о-ва Вайгач.

*T. borealis* (от 1 до 10 лет) имеет очень сходное с предыдущим видом распределение, но малочисленна и почти не встречается у входа в Чёшскую губу. Кроме того, *T. montagui* наиболее многочисленна в возрасте 1-5 лет, а *T. borealis* - 4-6 лет.

*C. ciliatum* (от 1 до 20 лет) распространена широко, но встречаемость его не очень велика. Особи 1-5 лет тяготеют к мелководью к югу от о-ва Колгуев и к востоку от о-ва Долгого, единично встречаются по всему району. Особи в возрасте 6-20 лет встречены в основном на мелководье между островами Колгуев и Вайгач вдоль изобаты 50 м, особи старше 10 лет единичны.

Карское море. *Portlandia arctica* (от 1 до 6 лет), наибольшая плотность поселений обнаружена на одной станции в устье Обской губы (более 400 экз./м<sup>2</sup>), представлены особи всех возрастов. На ряде близлежащих станций единична.

*M. regnula* (от 1 до 10 лет) встречается на всем мелководье восточной части моря, наибольшая численность во внешней части Байдарцкой губы. Особи старше 7 лет отмечены только к северу от 70° с.ш.

*T. montagui* (от 1 до 8 лет) встречен в основном в Байдарцкой губе и прилегающей части моря.

*Astarte crenata* (от 1 до 10 лет) встречается на восточном мелководье моря к северу от 72° с.ш., наиболее многочисленна в возрасте 3-6 лет, численность этих особей увеличивается к северу.

*Cyloporaster groenlandicus* (от 1 до 10 лет) встречен от Байдарцкой губы до северной части восточного мелководья, но отсутствует между 70 и 72° с.ш. В более старших возрастах численность выше к северу от 72° с.ш., в Байдарцкой губе встречены лишь единичные особи старших возрастов.

*Batharca glacialis* (от 1 до 8 лет) наиболее многочисленна на глубине до 200 м перед входом в Байдарцкую губу, особенно 3-летки. Единичные особи встречены в северной части моря.

Принимая в расчет, что возрастная структура популяций зависит от периодов успешного размножения видов, мы можем предположить, что они различны у видов с близкой экологией. У *T.borealis* и *T. montagui* при сходном характере распределения, по-видимому, равняются годы с эффективным размножением. Можно предположить, что у *Y.hyperborea* урожайное поколение было в 1965 г. у *Musculana* в Карском море - в 1972 г., у *T.borealis* в Баренцевом море - в 1966 г. У остальных видов отмечается постепенное снижение численности от младших возрастов к старшим.

Соленостная зависимость поглощения растворенного в воде глицина тремя видами дальневосточных эстуарных двустворчатых моллюсков

А.Ю.КОМЕНДАНТОВ

(Зоологический институт АН СССР, Ленинград)

Salinity dependent absorption of glycine water solution by three species of Far Eastern estuary bivalves

A.Yu. Komendantov

Идея "осмотического" питания, высказанная в начале века Пюттером (Putter, 1909), получила в последние годы широкое экспериментальное подтверждение (Сорокин, 1977; Хлебович и др., 1982). Настоящая работа посвящена исследованию соленостной зависимости поглощения растворенного глицина моллюсками, живущими при постоянных и резких изменениях солености. Исследования проводились по методике, описанной нами ранее (Хлебович и др., 1982). Полученные данные позволяют заключить, что поглощение POB - функция солености внешней среды. *Corbicula japonica* не смыкает створок и активно фильтрует в средах соленостью от 30‰ и до пресной воды, при этом максимум поглощения глицина при 10-12‰ плавно снижается до нуля в пресной воде и на 43% при 27.5‰. *Laternula limicola* выживала в опыте в средах от 2 до 33‰, поглощение глицина, максимальное при 22-24‰, падает до нуля при 2-4‰ и снижается на 10% при 33‰. У *Macoma balthica takahokoensis* максимум поглощения был зарегистрирован при 18‰, при 30‰ интенсивность поглощения уменьшилась на 50%, а при 10‰ - на 70% от максимума.

Пики поглощения глицина *L.limicola* и *M.balthica* соответствуют таковым, обнаруженным у *Mytilus edulis* (Хлебович и др., 1982), и, вероятно, являются характерными для эвригалинных морских моллюсков. Максимум интенсивности поглощения POB у *C.japonica* при

10-12% наряду со своеобразным типом осморегуляции говорит о более тесной связи этого моллюска с солоноватоводными местообитаниями.

К изучению *Portlandia aestivaliorum* (Mossewitsch)

А.Д.НАУМОВ

(Зоологический институт АН СССР, Ленинград)

On the study of *Portlandia aestivaliorum* (Mossewitsch)

A.D.Naumov

В коллекциях ЗИН *Portlandia aestivaliorum* представлена 40 пробами (1908 экз.). Статистически обработано 20 проб. Измерялись длина, высота и толщина раковин. Результаты промеров, их приведения и отношения подвергались линейной статистической обработке. Полученные для каждой пробы средние величины использовались как признаки в факторном анализе по методу главных компонент. По значениям факторов рассчитывались расстояния между выборками в факторном пространстве. На основе полученных данных проведен кластерный анализ по методу взвешенных средних. Кроме того, сравнивались матрицы парных корреляций изученных признаков всех исследованных популяций.

Закономерностей в географической изменчивости удлиненности и выпуклости раковины не найдено. Форма раковины у *P. aestivaliorum* не зависит от глубины.

*P. aestivaliorum* имеет разорванный ареал. Почти для всех выборок характерна связь вздутости раковины с линейными размерами (факторные нагрузки в системе I компоненты в среднем близки к 0.7), что говорит о наличии возрастной динамики этого показателя. Для вида в целом она незначительна. При совместном обachte всех выборок в системе I компоненты факторные нагрузки вздутости составляют 0.5. Выпуклость раковины в таком варианте обработки представляет собой содержание II компоненты - нагрузки приближаются к 0.8. III компонента описывает удлиненность раковины - нагрузка 0.9. Эти три фактора исчерпывают 99% суммарной дисперсии всех признаков, на II и III компоненты приходится 22 и 16% дисперсии соответственно.

От других видов рода *Portlandia* данный вид хорошо отличается по габитусу (раковина не имеет выраженного роstrума) и по своеобразной скульптуре эпидермиса.

Во всем ареале *P. aestivaliorum* обитает в близком диапазоне глубин - от 6 до 18 м (в среднем на  $10.20 \pm 0.75$  м). Летние темпе-

ратуры - около 3°. Из грунтов предпочитает илы (глина - 7%, ил - 56, песок - 7, гравий - II, галька - II, камни - 7%). Данных по солености нет.

Пока нет оснований выделять какие-либо инфравидовые категории в пределах данного вида.

Сперматогенез у *Anadara broughtoni* (Schrenck) (Bivalvia)

Л.А.МАСЛЕННИКОВА

(Институт биологии моря ДВНЦ АН СССР, Владивосток)

Spermatogenesis in *Anadara broughtoni* (Schrenck) (Bivalvia)

L.A.Maslennikova

Изучали сезонные изменения семенников двустворчатого моллюска *Anadara broughtoni* из зал. Петра Великого (Японское море). Животных отлавливали два раза в месяц в течение 1978-1979 гг.

Репродуктивная система самцов анадары представлена парой семенников и двумя гонодуктами, открывающимися на вентральной стороне тела половыми порами. Гонодукт имеет несколько выводящих каналов, выстланных однослойным мерцательным эпителием, среди которого находятся одиночные секреторные клетки. Семенник состоит из половых трубочек, погруженных в соединительную ткань. На базальной мембране располагаются сперматогонии, которые по мере дифференцировки продвигаются к центру трубочки, где превращаются в сперматозоиды. Морфология половой железы анадары в разные сезоны года меняется. Эти изменения регулярно повторяются от одного нереста к другому и в совокупности представляют собой репродуктивный цикл. В нем можно выделить несколько стадий, характеризующихся наличием клеток определенной зрелости.

После нереста гонада находится в состоянии относительного покоя. Она сильно уменьшается в размере. Толщина железы, распластанной на боковых поверхностях кожно-мускульного мешка, не более 3 мм. Половые трубочки сокращены. В них находится большое количество вспомогательных клеток, а пристеночно лежат единично крупные сперматогонии. Это I стадия репродуктивного цикла. Она продолжается с октября до первой декады апреля.

С прогревом воды выше 2° в семенниках начинается гаметогенез (II стадия). Массовое образование сперматогоний наблюдается в мае. Семенные трубочки растягиваются, их поперечная площадь увеличивается. В начале мая половые клетки представлены только сперматогониями.

Июнь для анадары является месяцем активного гаметогенеза (III

стадия). Вода прогревается до 8°. Семенники значительно увеличиваются. Половые трубочки содержат главным образом сперматоциты и сперматогонии. В конце месяца появляются первые сперматиды.

На IV стадии (преднерестовой) в семенниках происходит массовое образование сперматид и сперматозоидов. Наряду с активным спермиогенезом в семенниках идут процессы деления (созревания) сперматоцитов. В конце июля в гонаду активизируется деятельность секреторных клеток, секрет которых обволакивает порции спермы, проходящей через этот орган. Преднерестовая стадия наблюдается в июле.

V стадия - нерест. Семенники достигают максимальных объемов. В половых трубочках клетки разной степени зрелости, но преобладают сперматозоиды. Вымет последних начинается в конце июля. С началом нереста сперматогенез не прекращается. В гонаде проходит активные деления созревания на фоне массового спермиогенеза. За этот период успевает созреть несколько генераций половых клеток, что обуславливает растянутость нереста до конца сентября.

Амадара - тихоокеанский приазиатский субтропический вид. Воды зал. Петра Великого - самый северный район ее обитания, поэтому такой продолжительный период относительного покоя гонады и сравнительно незначительный по времени гаметогенез в нашей акватории, вероятно, является приспособительной реакцией вида для воспроизводства потомства.

Экологическая дивергенция *Modiolus difficilis* и  
*Grenomytilus grayanus* (Bivalvia)

А.Ю.ГОГОЛЕВ

(Институт эволюционной морфологии и экологии животных  
АН СССР, Москва)

The ecological divergence of *Modiolus difficilis* and  
*Grenomytilus grayanus* (Bivalvia)

A.Yu.Gogolev

В сублиторали Японского моря распространен *Modiolus difficilis* (Kuroda et Habe). Известно, что этот вид образует агрегации смешанного состава с другим двустворчатым моллюском - *Grenomytilus grayanus* (Dunker). Изучение этого явления показывает, что смешанные дружки образуются довольно часто, особенно в поселениях *M.difficilis*. Образование смешанных дружек моллюсками этих двух видов позволяет предполагать, что их распределение опреде-

ляется одинаковыми факторами и эти моллюски по-видимому занимают сходные экологические ниши.

Экология модиолусов и мидий Грея имеет ряд сходных черт. Оба моллюска распространены в сублиторали и образуют основные скопления на одинаковых глубинах. Характер питания имеет ряд общих особенностей. Модиолусы и мидии Грея обладают одинаковой скоростью роста и достигают предельной длины соответственно в 160 и 200 мм и возраста в 70 и 150 лет. Для обоих видов характерно образование агрегаций.

Как отмечает ряд авторов, топически эти два вида разделены. Модиолусы занимают мягкие илисто-песчаные грунты с примесью ракушки, а мидия Грея распространена на более твердых грунтах. С точки зрения приспособления этих моллюсков к обитанию на грунтах различной плотности можно объяснить и ряд различий между этими видами. Так, мидии Грея обладают более толстой, чем модиолусы, раковинной и более прочным биссусом, что необходимо при обитании на скалах в зоне сильного гидродинамического воздействия. Структура друз у мидий Грея в условиях твердых грунтов создает для молодежи этого вида, занимающей нижний ярус агрегации, максимальную защиту от неблагоприятных воздействий. Модиолусы обладают более быстрой реакцией закрывания створок, чем мидии Грея, что важно для моллюсков, значительно погруженных в мягкий грунт.

Модиолусы и мидии Грея могут проникать в не свойственные им биотопы не только путем встраивания в друзы друг друга, но и образуют самостоятельные агрегации. Есть указания, что друзы мидий Грея встречаются на илисто-песчаных грунтах, но при этом пополнение таких поселений крайне снижается. В зал. Восток Японского моря нами было обнаружено поселение модиолусов на скалах, причем в этом поселении модиолусы достигают плотности на два порядка выше, чем на мягком грунте. Пополнение агрегаций моллюсков молодежью происходит здесь более интенсивно и темп роста несколько выше, чем в типичных поселениях модиолусов на мягких грунтах. Однако в этом поселении на твердом грунте идет интенсивный процесс образования смешанных друз модиолусов и мидий Грея, причем в таких агрегациях ухудшаются условия для пополнения их молодежью модиолусов.

Проводившиеся в течении 3 лет наблюдения не дали возможности сделать окончательный вывод о характере взаимодействия этих двух видов в исследуемых поселениях. Отсутствие палеонтологических данных не позволяет также представить и характер взаимодействия этих видов в процессе их эволюции.

Таким образом, следует заключить, что модиолусы и мидии Грея обладают сходными, перекрывающимися экологическими нишами, что оказывает заметное влияние на распределение этих моллюсков, причем модиолусы более эвритопный вид, чем мидии Грея.

О биоценологических взаимоотношениях двустворчатых моллюсков *Crenomytilus grayanus* (Dunker) и *Modiolus difficilis* (Kuroda et Habe) в заливе Петра Великого (Японское море)

Е.Б.АВДЕЕВА-МАРКОВСКАЯ

(Зоологический институт АН СССР, Ленинград)

The biocenotic interrelations of bivalves *Crenomytilus grayanus* (Dunker) and *Modiolus difficilis* (Kuroda et Habe) in the Great Peter Bay (the Japan Sea)

E.B.Avdееva-Markovskaja

Близкие по размерам и спектру питания два вида митилид (сем. *Mytilidae*) *Crenomytilus grayanus* и *Modiolus difficilis* в зал. Петра Великого почти всегда встречаются в составе одних и тех же биоценозов. Каждый из этих видов обычно образует дружки из большего или меньшего числа особей. Обычно в состав дружки креномидий включаются отдельные особи модиолусов, а в состав дружки модиолусов — креномидии. Анализ пространственного распределения особей разных возрастных групп в дружках каждого вида позволил выявить принципиальное различие в организации дружки креномидий и модиолусов. Креномидии надежно прикрепляются к субстрату и друг к другу пучком прямых упругих, очень прочных на разрыв биссусных нитей с цементной бляшкой на дистальном конце. Личинки креномидий оседают (а главное, выживают) на биссусных нитях взрослых особей своего вида (Голиков, Скарлато, 1969; Кутищев, 1976). На биссусных нитях креномидий нередко встречается и только что осевшая молодь модиолусов.

При осторожном расчленении дружки модиолусов и смешанных дружки модиолусов и креномидий выяснилось, что биссусные нити модиолусов отличаются от таковых креномидий. Они значительно тоньше, длиннее, легко рвущиеся; будучи оборваны, эти нити легко закручиваются, перепутываются между собой и с необорванными нитями, образуя клубок, забитый грунтом, с мелкими ракушками, камушками, обломочным материалом на концах нитей. Таким подобием «якоря» модиолус закрепляется на мягком грунте. Часть нитей биссусного пучка оплетает раковину модиолуса. На биссусных нитях модиолусов не была встречена молодь ни модиолусов, ни креномидий. Ли-

чинки обоих видов прикрепляются в данном случае к длинным жестким щетинкам заднего края раковины модиолуса. По мере роста молодых модиолусов щетинки их раковин переплетаются со щетинками раковины особи-субстрата и эти модиолусы взаимно оплетаются биссусными нитями.

Исследование количественного соотношения креномидий и модиолусов в поселениях на разных грунтах показало, что на скалистых и каменистых грунтах резко доминируют креномидии. Количество модиолусов составляет здесь лишь доли процента. На мягких грунтах доминируют модиолусы. Доля креномидий в другах модиолусов на песчано-илистых грунтах в зависимости от их гранулометрического состава и подвижности воды колеблется от 22 до 60%.

Анализ количественного соотношения креномидий и модиолусов в смешанных поселениях в различных фациальных условиях позволяет понять адаптивное значение морфофункциональных особенностей каждого из рассматриваемых видов. Прочно прикрепленные креномидии приспособлены к существованию на твердом субстрате в условиях высокой гидродинамической активности. Раковина креномидий массивная, гладкая, обтекаемая, с макушкой на переднем конце, хорошо противостоит ударной силе волны. Более тонкая и вздутая, покрытая щетинками раковина модиолусов с макушкой, не совпадающей с передним концом и аппаратом прикрепления в виде «якоря» из легко рвущихся сирученных нитей биссуса, позволяет моллюскам этого вида существовать на мягких грунтах. На твердом грунте модиолусы могут выживать лишь при наличии там креномидий, которые закрепляют модиолусов в своих другах, прикрепившись к ним частью своих биссусных нитей. На мягких грунтах, наоборот, креномидии могут существовать лишь при наличии там модиолусов, на которых личинки креномидий первоначально оседают и которые позволяют вырастающим креномидиям удерживаться у поверхности грунта.

Из изложенного следует, что морфофункциональные особенности *S. grauanus* и *M. difficilis* определяют, с одной стороны, различия в распределении этих видов и организации их друг, а с другой — позволяют обоим видам сосуществовать в тех фациальных условиях, в которых представители одного из рассматриваемых видов в отдельности удержаться и выжить не смогли бы. Поэтому межвидовые отношения *S. grauanus* и *M. difficilis* следует рассматривать не как конкурентные, а, наоборот, как сосуществование не обязательное, но полезное для обоих видов. Оно способствует выживаемости большего числа особей каждой генерации обоих видов и способствует их более широкому пространственному расселению.

Особенности роста *Modiolus difficilis* (Bivalvia, Mytilidae)

на грунтах различной плотности

А.Ю.ГОГОЛЕВ

(Институт эволюционной морфологии и экологии животных

АН СССР, Москва)

The peculiarities of growth of *Modiolus difficilis* (Bivalvia, Mytilidae) in habiting the bottoms of different density

A.Yu.Gogolev

В зал. Петра Великого *Modiolus difficilis* (Kuroda et Habe) обычно занимает илисто-песчаные грунты с примесью гальки и ракушечника. Нами было обнаружено поселение модиолусов в несвойственном для этого вида биотопе на твердом грунте. Целью данной работы явилось сравнение параметров роста моллюсков этого вида на грунтах различной плотности.

Для анализа роста модиолусов использованы моллюски из двух поселений в зал. Восток в районе станции Института биологии моря ДВНЦ АН СССР. Одно поселение на глубине 2-3 м на типичном для этого вида грунте - илистый песок с примесью ракушки, а второе поселение на тех же глубинах, но на скалах. В обоих поселениях моллюски подвержены значительному действию прилива.

Сравнение кривых группового роста модиолусов показывает, что в обоих поселениях линейный рост моллюсков одинаков первые 13 лет жизни, но после этого возраста линейный рост в поселении на мягких грунтах прекращается, при длине раковины около 90 мм, а в поселении на твердом грунте продолжается и средняя длина раковины моллюсков старше 16 лет достигает 100 мм. Таким образом, предельная длина раковин моллюсков старших возрастных групп в этих поселениях различается на 10 мм. Максимальный размер модиолусов на твердых грунтах также больше и достигает 125 мм, тогда как на мягких грунтах только 118 мм. Уравнения группового линейного роста модиолусов на мягком и твердом грунте имеют, соответственно, следующий вид:

$$L_t = 92(1 - e^{-0.192(t-0.186)}),$$

$$L_t = 108(1 - e^{-0.14(t+0.504)}).$$

Сравнение возрастной структуры обоих поселений показывает, что на мягких грунтах в поселении модиолусов гораздо больше моллюсков старших возрастных групп, относящихся к возрастным классам старше 20 лет. Предельный возраст в поселении на мягком грунте больше, чем в поселении на твердом грунте, и достигает 41 лет, тогда как на твердом грунте 35 лет. Различий во времени

площадки позволил достаточно уверенно выделить только 4 возрастные группы - I+-4+. Средние размеры особей в пределах выделенных групп хорошо совпадали с модами этих же возрастных групп, полученными по результатам изучения внутренней структуры раковин.

Проведенные исследования позволили нам составить представление о возрасте мидий, который в естественных биотопах в сублиторали достигает 14 лет (длина раковины до 78 мм), в нижнем горизонте литорали 9 лет (длина раковины 54 мм) и в среднем горизонте литорали 7 лет (длина раковины 33 мм).

Данные по распределению и оседанию личинок мидий  
в Баренцевом море (губа Зеленецкая Западная)

И.А.САДЫХОВА, А.И.БУЯНОВСКИЙ

(Всесоюзный НИИ морского рыбного хозяйства и океанографии,  
Москва)

Some data on the distribution and settling of the *Mytilus*  
larvae in the Barents Sea (Zelenetskaya Zapadnaya Inlet)

I.A.Sadykhova, A.I.Bujanowski

В 1978-1980 гг. с июля по сентябрь включительно в губе Зеленецкая Западная (восточный Мурман) изучались распределение и характер оседания личинок мидий (*Mytilus edulis* L.). Каждые 6-7 дней в течение указанного периода брались пробы планктона сетью Джеди, диаметром входного отверстия 36 см, газ № 38 с горизонтов 0-5, 5-10 и 10-18 м на трех станциях. Станция 1 расположена почти на выходе из губы, глубина 65 м; станция 2 - почти по центру бухты, вблизи экспериментальных плотов с мидиями, глубина участка 7 м; станция 3 - в кутовой части бухты, глубина 18 м. Весеннее распределение ошутимо только на станции 3, где соленость в поверхностном слое понижается весной до 23‰. В 1980 г. производился также горизонтальный облов приповерхностного слоя 0-0.3 м. Каждую декаду просматривались пластины коллекторов, подвешенных к плотам. Объем пластин 8 x 3 x 0.5 см.

Наблюдения показывают, что численность личинок мидий подвержена значительным годовым флуктуациям. Так, вслед за "урожайным" 1978 г., когда концентрация личинок составляла в среднем 290 экз./м<sup>3</sup>, следует "неурожайный" год (40 экз./м<sup>3</sup>). В 1980 г. опять отмечено увеличение численности личинок. Указанное явление стоит в прямой связи с отмеченными за этот период колебаниями весенне-летней температуры. Во все годы процент личинок мидий от общего числа личинок двусторчатых моллюсков практически не

меняется, составляя 20-30% в конце июля и 70% в конце августа.

На акватории губы наибольшая плотность поселения отмечена на станции 3 (103-414 экз./м<sup>3</sup>); по мере продвижения к открытой части концентрация личинок мидий заметно снижается, и на станции 1 она равна 2-9 экз./м<sup>3</sup>. В кутовой части губы имеются литоральные банки мидий. Очевидно, основное пополнение планктона личинками происходит именно за счет этих банок; из открытой части моря личинки практически не поступают.

Личинки концентрируются преимущественно в слое 0-10 м. Плотность поселения здесь достигала 180-240 экз./м<sup>3</sup>. В слое 0-5 м она была, как правило, в 1.5-2 раза ниже.

Количество личинок мидий заметно увеличивается к концу августа; при этом постепенно снижается численность великох размером менее 0.25 мм. В сентябре количество личинок уменьшается, основную массу составляют великонки крупнее 0.35 мм.

Оседание личинок на коллекторы впервые было отмечено в конце первой декады августа сначала в приповерхностном слое. В середине августа спат покрывал пластины на всех горизонтах (до 3 м), однако наибольшая концентрация отмечена на глубине 1 м (50-85 экз. на пластину), наименьшая - на глубине 3 м (12-13 экз.). К этому же времени на всех горизонтах 30-50% спата было на стадии продиссоконхов и ранних диссоконхов. В сентябре только на глубине 1 м молодые стадии составляли довольно высокий процент (22.4%); у поверхности и на глубине 2-3 м они составляли 5-8%. Это свидетельствует о более продолжительном в этом горизонте процессе оседания личинок мидий, в то время как в основном оседание уже было закончено.

Участие моллюсков *Mytilus edulis* в круговороте органического вещества в прибрежной зоне моря

В.Н.ГАЛКИНА

(Зоологический институт АН СССР, Ленинград)

The role of *Mytilus edulis* in the circulation of organic matter in the coastal marine waters

V.N.Galkina

Роль гетеротрофных морских организмов не ограничивается лишь потреблением органического вещества, так как выделение части потребленной энергии в окружающую среду в преобразованном виде играет существенную роль в пополнении запасов питательных веществ, необходимых первичным продуцентам - бактериям и фитопланктону.

полового созревания моллюсков в разных поселениях выявить не удалось.

Таким образом, в поселениях модиолусов на разных грунтах наблюдаются различия в некоторых параметрах роста только в старших возрастных группах. Эти особенности роста модиолусов во многом определяются тем, что на мягких грунтах с возрастом раковина модиолусов прекращает нарастание в длину и задний край раковины начинает нарастать в направлении, перпендикулярном продольной оси раковины, подворачиваясь вовнутрь. Такое явление развито у моллюсков, обитающих на мягком грунте, тогда как на твердом грунте подобные изменения в нарастании раковины происходят редко, но хорошо выражено закономерное снижение темпов роста раковины с возрастом. Остановка роста раковины в длину и подворачивание края раковины чаще выражено у моллюсков старших возрастных групп, но может происходить и на 4-5-м году жизни. По-видимому, в процессе изменения роста раковины играют важную роль внешние факторы, в частности постепенное погружение модиолусов в грунт. В поселении модиолусов на мягких грунтах большая часть моллюсков погружена в грунт на  $\frac{1}{2}$ - $\frac{3}{4}$  длины раковины, и довольно много моллюсков погружены в грунт на всю длину раковины. Отсутствие различий в росте модиолусов в первые годы жизни можно объяснить тем, что молодь этого вида оседает в верхний ярус дна и в первые годы жизни с грунтом практически не соприкасается. Различия в возрастной структуре поселений, по-видимому, определяются не только особенностями роста, но и характером внутривидовых отношений моллюсков разных возрастных групп в агрегациях модиолусов.

Внутренняя структура раковин *Mytilus edulis* L. в губе Чупа как отражение сезонной периодичности их роста

А.В.ЧЕМОДАНОВ, Н.В.МАКСИМОВИЧ

(Ленинградский университет)

The internal structure of the shells of *Mytilus edulis* L. in Chupa Bay as a result of seasonal periodicity of growth

A.V.Chemodanov, N.V.Maximovich

Взгляды на рост беломорских мидий формировались главным образом на основании результатов изучения внешней морфологии раковин и роста мидий на искусственных субстратах, что часто неадекватно отражает характер роста мидий в естественных биотопах. Основная задача настоящей работы заключалась в выяснении возможностей использования структуры раковин особей *M. edulis* в

Исследование проведено на примере массового вида беспозвоночных - моллюсков *Mytilus edulis*. Общеизвестна способность мидий образовывать крупные поселения с большой плотностью. Однако совершенно недостаточно изучено влияние, которое они могут оказывать на окружающую среду, потребляя пищу и выделяя в воду продукты метаболизма. Знание этих процессов необходимо для разработки методов культивирования мидий. Это важно с точки зрения регулирования численности поселений мидий в культуре, оценки обеспеченности их пищей и выяснения влияния поселений мидий на других обитателей биоценозов.

Можно думать, что обратная связь между моллюсками и первичными продуцентами осуществляется в первую очередь за счет быстро растворимых метаболитов. Поэтому задача настоящей работы состояла в том, чтобы количественно оценить поступление растворимых метаболитов в морскую воду, установить их химический состав, проверить действие этих веществ на первичных продуцентов, а затем на основании полученных данных дать количественную оценку степени регенерации животными потребленного органического вещества и их вклад в его новообразование.

Установлено, что растворимые метаболиты мидий представлены в основном органическими веществами, в числе которых обнаружены углеводы, белки, аминокислоты, кремнийорганические соединения, вещества нуклеиновой природы, витамин  $B_{12}$ . Удалось выделить группы веществ с молекулярным весом 50 000, 700 и низкомолекулярные, вес которых равен 100. Соотношение  $C : N : P = 234 : 7 : 1$ .

Экскреция растворимых органических веществ мидиями связана с массой мягких тканей мидий параболической зависимостью, которая имеет вид  $E = 0.12 + 0.02W^{0.644 \pm 0.22}$ , где  $W$  - сырая масса мягких тканей мидий;  $E$  - экскреция растворимых органических веществ,  $mg \cdot g^{-1} \cdot ч^{-1}$ . Максимальное количество органических веществ мидии экскретируют в весенне-летний период, совпадающий с их половым созреванием и активной фазой роста. Мидии, культивируемые на плотках, более активно экскретируют растворимые метаболиты по сравнению со своими сверстниками на естественных банках. Сопоставление величин суточных рационов мидий с их экскрецией показало, что в виде растворенных органических веществ (РОВ) мидии экскретируют от 7% зимой до 10-20% летом и весной от всей потребленной пищи. Оказалось, что мидии возвращают в воду непосредственно в растворенном состоянии 20% углерода, 10-13% азота, 6% фосфора и 7% кремния.

Поступление этих веществ в воду приводит к повышению концен-

траций РОВ над поселениями мидий, что в свою очередь отражается на росте и развитии первичных продуцентов. Проверка биологического действия РОВ метаболитов мидий показала увеличение скорости образования органического вещества фитопланктоном, что выразилось в резком возрастании ассимиляционной и продукционной активности клеток фитопланктона. Это свидетельствует о присутствии в составе метаболитов мидий биологически активных веществ, стимулирующих фотосинтетическую деятельность и рост водорослей. Последнее связано, вероятно, с поступлением в составе метаболитов мидий соединений кремния.

Обнаруженное в опытах возрастание бактериальной продукции под влиянием метаболитов мидий, служит доказательством тому, что продукты метаболитов мидий стимулируют не только автотрофные, но и гетеротрофные процессы. Сопоставление пищевых потребностей мидий с тем количеством фитопланктона, которое способно вырасти на поступающих в воду метаболитах, свидетельствует о том, что за счет восстановления из потребленной пищи биогенных веществ мидии обеспечивают собственный рацион на 30-60%.

Таким образом, проведенное исследование дает возможность считать, что массовые животные, ускоряя круговорот биогенных элементов, создают локальные участки повышенной продуктивности и в значительной степени поддерживают собственные пищевые потребности.

Взаимоотношения между хищным брюхоногим моллюском *Mucella heuseana* Dunker и мидией *Mytilus edulis* Linné

Н.И.СЕЛИН

(Институт биологии моря ДВНЦ АН СССР, Владивосток)

Relationships between predatory gastropod *Mucella heuseana* Dunker and mussel *Mytilus edulis* Linné

N.I.Selin

Исследования проводили в мае-июне 1982 г. в лабораторных и полевых условиях на биостанции «Восток» Института биологии моря (зал.Петра Великого).

Лабораторный эксперимент заключался в совместном содержании мидий и муцелл в аквариумах с проточной морской водой при температуре  $17 \pm 2^{\circ}$ . В этих условиях было установлено, что размер жертвы определяется размером хищника. Отклонения наблюдаются лишь в тех случаях, когда хищников перед помещением в аквариум с мидиями длительное время (4-5 суток) содержали без пищи. В

Белом море для определения их возраста. Материал собран в устье губы Чупа в 1980-1981 гг. в различных поселениях моллюсков и подвергнут анализу с применением: изучения колец нарастания на поверхности раковин; исследования их внутренней структуры по шлифованным спилам и ацетатным репликам; содержания меченых моллюсков в садках; размерной структуры популяций методом вероятностной бумаги.

Ростовые метки обнаружены как в наружном кальцитовом, так и в арагонитовом слоях. Сравнительный анализ раковин мидий с известным возрастом и особей из садков показал, что ростовые метки, образовавшиеся в результате зимних остановок роста, существенно отличаются от ростовых меток иного происхождения. В кальцитовом слое они выявляются либо как резко очерченные линии толщиной до 1 мкм на ацетатных репликах, либо по изменениям окраски на шлифованных спилах. В арагонитовом слое ростовые метки представлены на ацетатных репликах параллельными поверхности темными линиями толщиной от 1 до 43 мкм. У мидий в садках за год образовывалась только одна такая метка. Эти ростовые метки соответствуют кольцам нарастания на раковинах с полной циклическостью. В наружной скульптуре раковин *M. edulis* губы Чупа выделяется 5 типов колец, отличающихся между собой степенью выраженности ступеньки. У литоральных особей ступеньки более резкие, чем у сублиторальных. В обоих случаях обособление ступенек в онтогенезе моллюсков прогрессирует. Не все наружные кольца соответствуют зимним остановкам роста, особенно у мидий с литорали. Кроме того, дифференциация колец нарастания на раковинах мидий губы Чупа бывает затруднена эрозией верхушки раковин, сближением последних колец у старых особей, резкой деформацией края раковин в результате симбиоза мидий и одноклеточных водорослей, внедряющихся в мантию моллюсков. Поэтому при определении возраста мидий в Белом море представляется весьма полезным обращаться к внутренней структуре их раковин, которая более достоверно отражает сезонную периодичность роста *M. edulis*. В течение вегетационного периода мидии растут неравномерно. Прирост их раковин и длину весной до нереста (начало июля) составляет не более 30% годового прироста. Анализ размерной структуры популяций мидий в губе Чупа оказался затруднен в силу значительных смещений размеров особей, составляющих соседние возрастные группы. Он позволяет выделить только крупные многовозрастные размерные группы - результат многолетних колебаний численности пополнения данной локальной популяции молодью. Анализ распределения особей по размерам в сублиторали в пределах каждой отдельной выборной

этой ситуации нередко случаи нападения нескольких нуцелл на одну мидию. Установлено, что за неделю одна особь (с высотой раковины 24-26 мм) поедает в среднем 3.2 мидии размером 15-20 мм; более крупные (50-55 мм) - 2 мидии размером 35-51 мм. Между последовательными нападениями не всегда наблюдается период покоя, однако в большинстве случаев он имеется и составляет 1-3 ч. В это время нуцелла «выбирает» очередную жертву.

Сходные данные по интенсивности питания нуцеллы получены в условиях полевого эксперимента. Он заключался в том, что в мае из среднего горизонта литорали нуцеллы (109 экз.) были перенесены на равновеликий участок дна с изолированным поселением мидии численностью около 1500 экз., которое к моменту начала эксперимента не подвергалось воздействию хищников. Через 25 дней 91% поселения мидии оказался истреблен нуцеллой, что составляет в среднем 0.5 экз./сут на одного хищника и соответствует интенсивности хищничества в лабораторных условиях.

Высокая степень воздействия хищников подтверждается результатами анализа раковин мидий из береговых выбросов. Из 5950 просмотренных створок моллюсков этого вида 1832 (30.8%) имели характерные отверстия, оставляемые нуцеллами при успешном нападении.

Полученные результаты свидетельствуют о том, что в зал. Петра Великого нуцеллы оказывают существенное влияние на литоральные поселения мидий и служат мощным фактором, регулирующим численность популяций этого вида.

К вопросу о сосуществовании мидии и митилястера в прибрежной зоне Черного моря

Н.А.ВАЛОВАЯ

(Институт биологии южных морей АН УССР, Севастополь)

To a problem of coexistence of the *Mytilus* and *Mytilaster* on shoals of the Black Sea

N.A.Valovaja

*Mytilus galloprovincialis* и *Mytilaster lineatus* - виды, обладающие сходными морфологическими и физиологическими признаками. Проведено исследование их распределения на твердых субстратах разных типов. Полученные данные позволили рассмотреть состояние популяций мидии и митилястера в свете конкурентных взаимоотношений этих видов.

Материал собран на открытом побережье в окрестностях Севасто-

поля на скалах различного происхождения - вулканических и известняковых. Обнаружено, что на скалах, сложенных известняками, поселения моллюсков представлены в основном только митилястерами. Мидий здесь мало, встречается лишь молодь в незначительном количестве. На скалах вулканического происхождения по биомассе преобладают мидии, но и митилястеры встречаются в большом количестве.

Почти полное отсутствие мидий на известняковых скалах, по-видимому, может быть объяснено неудобством этих скал для прикрепления моллюсков. Известняки легко обламываются, и это не позволяет сохраняться здесь моллюскам большого размера и веса. Для митилястера, размер и вес которого значительно меньше, такого препятствия не существует. В "смешанных" поселениях мидии уменьшают площадь поверхности субстрата, доступную митилястеру, но сами представляют для них дополнительный субстрат для прикрепления. Анализ распределения молодежи внутри друз мидий показал, что численность молодежи митилястера особенно велика на биссусных нитях мидий -  $9600 \pm 6300$  экз./м<sup>2</sup> (на раковинах мидий -  $400 \pm 100$  экз./м<sup>2</sup>). Возможно, личинки митилястера при оседании способны выбирать биссусные нити как более удобный для прикрепления субстрат. С увеличением числа мидий увеличивается количество субстрата, пригодного для прикрепления молодежи, соответственно возрастает численность митилястера. Между численностью мидий и митилястера в "смешанных" поселениях обнаружена положительная связь.

Анализ роста митилястера в изученных биотопах показал, что митилястеры в "смешанных" поселениях растут быстрее, чем в чистых. Возможно, в присутствии мидий улучшаются условия питания митилястеров, так как известно, что поселения мидий способны создавать и поддерживать определенный качественный и количественный состав фитопланктона (Галкина, 1979). Выживаемость митилястера в совместных с мидией поселениях, напротив, ниже, чем в "чистых" поселениях.

Следовательно, пониженная выживаемость митилястеров в поселениях мидий компенсируется более интенсивным ростом особей и соответственно более ранней, по сравнению с митилястерами из "чистых" поселений, половозрелостью.

По-видимому, митилястер одинаково хорошо чувствует себя как в "чистых", так и в совместных с мидией поселениях, и в условиях скалистой сублиторали эти виды успешно сосуществуют.

Состояние половой железы черноморской мидии из прибрежной зоны Одесского залива

О.Ю.КУДИНСКИЙ, Н.В.МАРТИНОВА

(Отделение экономики и экологии Мирового океана МГИ АН УССР, Одесса)

The state of genital gland of *Mytilus galloprovincialis* in the coastal zone of Odessa Bay

O.Ju.Kudinsky, N.V.Martynova

Половая железа мидий использована как удобный биологический индикатор, способный в интегральной форме отразить неблагоприятные изменения в водной среде. В качестве природного полигона оказалось возможным использовать бетонные волноломы, которые отделяют узкую прибрежную зону шириной около 80-100 м от открытой морской части Одесского залива. Монолитные бетонные мола, ограничивая водообмен, способствуют заметной эвтрофикации бассейновой зоны. Перманганатная окисляемость здесь достигает величины 3.5-3.7 и более, в то время как в море, сразу за молом, не превышает 1.5; концентрация некоторых биогенов здесь в 4-6 раз выше, чем в море. Резкое снижение водообмена и увеличение органики, наблюдаемое в бассейновой зоне, в определенной мере имитируют те явления, с которыми неизбежно столкнутся мидии в условиях культивирования, что делает весьма актуальным изучение их состояния в этой системе.

Мидий собирали регулярно в течение 1980-1981 гг. с интервалом в 2 недели со стен волнолома, обращенных к берегу, и со стороны, обращенной к морю. Половые железы обрабатывали стандартными методами, заливали в парафин, окрашивали гематоксилином Гейденгайна и по Маллори. Гистологически исследовано 262 «бассейновых» и 206 «морских» мидий.

Сравнительный гистологический анализ показал, что менее благоприятные условия бассейновой зоны негативно влияют на гомеостаз и общее состояние гонад исследованных мидий. Семенники у «бассейновых» и «морских» мидий развиваются практически одинаково, и обнаруженные отличия лежат в пределах обычных индивидуальных вариаций. Что касается женской половой железы, то у «бассейновых» мидий по сравнению с «морскими» обнаруживаются существенные отличия, наиболее серьезное из которых - заметное увеличение числа самок, в половой железе которых резорбируется большинство ооцитов на поздних стадиях вителлогенеза. Если у мидий из морской части залива процент самок с массовой резорбцией ооцитов не превышает 20-35%, то у «бассейновых» это обна-

руживается практически у каждой самки. В ряде ацинусов сохраняет жизнеспособность 2-5 вителлогенных ооцита, остальные дегенерируют. Некоторые ацинусы вообще не содержат способных к развитию половых клеток. По-видимому, следствием неблагоприятных условий бассейновой зоны следует считать и заметное возрастание у обитающих здесь мидий числа особей, половая ткань которых полностью замещена соединительнотканым ретикуломом, а половые клетки представлены лишь гониями или ооцитами ранних стадий генеративной фазы. Ясно, что такие моллюски не принимают участия в размножении, а плодовитость самок с массовой резорбцией ооцитов значительно понижена.

Изложенный материал показывает, что для организации хозяйств мидий полужиклического типа необходимо использовать акваторию с достаточно высоким водообменом, который мог бы обеспечить быстрое удаление метаболитов из зоны культивирования.

Поток энергии через поселения черноморской мидии

Т.А.ЛУКАШЕВА

(Южное отделение Института океанологии АН СССР, Геленджик)

Energy flow through settlements of Black Sea mussels

T.A.Lukashewa

В связи с возрастающим значением антропогенных субстратов в море в настоящее время приобретает все большее значение изучение функциональных характеристик массовых видов ценозов обрастания. С этой целью была проведена оценка потока энергии, проходящего через поселения мидии *Mytilus galloprovincialis*, доминирующей формы ценоза обрастания в Черном море. Материал по размерно-возрастному составу мидии и для определения ее энергетического эквивалента собирали с деревянных свай причала в Рыбачьей бухте (район Геленджика) в летний период 1976 г. Для расчета потока энергии были использованы данные Цихов-Луканиной (1980) по количеству ассимилируемой мидией пищи.

Максимум численности и количества проходящей за сутки энергии приходится на средневозрастных животных с энергетическим эквивалентом 7.1 кал, а по биомассе - на особей предельных размеров - 982.9 кал.

Более 90% численности мидии составляют мелкие особи (0.5-0.7 кал), 90% биомассы - самые крупные (982.9 кал), а 90% проходящей энергии формируется за счет быстрорастущих средневозрастных особей и животных самых старших возрастных групп (соответственно

7.1 и 982.9 кал), т.е. групп, которые преобладают либо по численности, либо по биомассе.

Для определения относительного значения потока энергии, проходящего через поселения мидий, формирующихся на искусственных субстратах, сравним количественные показатели по энергетике для изученного моллюска с другой митилидой - *Mytilaster lineatus*. Митиластер занимает в бухте площадь дна около 600 м<sup>2</sup>, т.е. в 300 раз превышает площадь поселения мидии (~20 м<sup>2</sup>). Если показатели, характеризующие поселения митиластера, принять за 100%, то для поселения мидии они будут следующими: занимаемая площадь - 0.3%, численность - 2.4%, биомасса - 22.3%, количество проходящей за сутки энергии - 37.8%. Следовательно, несмотря на то, что площадь поселений мидии в бухте составляет лишь доли процента от площади поселения митиластера, а число животных - единицы процента, биомасса и количество ассимилируемой энергии различаются не столь значительно. Это следствие характерного для данного вида мидии высокого темпа роста и скорости питания, а также интенсификация этих особенностей при поселении на искусственных субстратах, расположенных в толще воды.

Таким образом, поселения животных из ценозов обрастания, несмотря на относительно малую площадь, занимаемую ими, сравнительно с площадью, на которой располагаются бентические организмы, могут играть существенную роль в энергетике экосистем в прибрежной части моря.

Связь жизненного цикла микроспоридии *Steinhausia mytilorum* (Field, 1924), паразитирующей в черноморской мидии *Mytilus galloprovincialis* Lam., с половым циклом хояина

Е.В.КУДИНСКАЯ

(Одесский сельскохозяйственный институт)

The microsporidia *Steinhausia mytilorum* (Field) - a Black Sea mussel parasite. Life cycle as related to the sex cycle of the host

E.V.Kudinskaya

Важным условием выяснения перспектив промысла, охраны запасов мидий и рентабельности разведения их в условиях марихозяйств является знание паразитологической ситуации, защита моллюсков от болезней, в частности протозойных. Микроспоридии - облигатные внутриклеточные паразиты. Поражая половую железу, они способны существенно снижать плодовитость хояина, вплоть до полной каст-

рации.

Моллюски-хозяева собирались в основном районе скопления мидий - в северо-западной части Черного моря.

Обследовали мидий с раковинной длиной 10-70 мм. Вегетативные стадии микроспоридий обнаружены у всех размерно-возрастных групп мидий с момента появления гонады, т.е. начиная с 20 мм, в течение всех сезонов года, однако летом зараженность выше, чем в зимние месяцы, экстенсивность инвазии может достигать 96%. Паразиты встречаются в яйцеклетках как женских, так и гермафродитных гонад, а также в клетках соединительной ткани, окружающей ацидуом. Заражение моллюсков спорами начинается в сентябре. В это время зараженность минимальна. В ооцитах отмечаются мелкие паразиты вегетативной стадии диаметром 2 мкм, более крупные - 6 мкм с ядром 2.5 мкм, а также удлиненные клетки до 13 мкм в длину. Подобные стадии паразитов можно встретить на протяжении всего года. Поражаются только вителлогенные ооциты. Нет сложившегося мнения о способе попадания трофозонтов в новые клетки. Нам пришлось наблюдать у ооцитов, связанных со стенкой ацикуса половинкой своей поверхности, инвагинацию клеточной мембраны со стороны, прилегающей к стенке. Внутри образованного канала имелась гранула 3 мкм в диаметре. Возможно, это внедряющийся в клетку меронт, и именно так происходит расселение паразита после очередной мерогонии. Остается открытым вопрос о выходе меронтов из клеток. Поскольку в гонаде пораженных моллюсков всегда наблюдается резорбция ооцитов, можно предположить, что меронты освобождаются после распада последних, когда большое количество паразитов в клетке хозяина (до 16 меронтов) вызывает ее гибель. Спорогония отмечается с середины июля по август. Цисты 18 мкм в диаметре, содержащие более 50 спор, встречаются только у не связанных с мембраной готовых к вымету ооцитов.

Считается, что у черноморской мидии имеется два пика размножения - в начале и конце лета. Таким образом, во время первого пика выметываются яйца, пораженные мелкими микроспоридиями вегетативной стадии, а во время второго - яйца, несущие цисты и погибающие во внешней среде с освобождением спор, а также яйца, незначительно пораженные, и свободные от паразита. Следовательно, заражение черноморской мидии идет двумя путями - трансовариально - посредством меронтов, и перорально - спорами. Причем трансовариальная передача приурочена к первому пику размножения; во время второго пика зараженность меронтами гораздо ниже. Яйца мидий, несущие цисты, не способны развиваться и давать личинок. Можно предположить, что осенью на коллекторы оседает более здоро-

вый спат, чем в начале лета. Таким образом, изучение развития паразитов необходимо для корректировки биотехники и отдельных аспектов организации марихозяйств, в частности выбора сроков установки коллекторов.

Интенсивность дыхания и поддерживающие пищевые рационы черноморских мидий

А.И.ИВАНОВ, П.Г.БОРОВИНСКИЙ, М.Е.ПЛАКСИНА

(Отделение экономики и экологии Мирового океана Морского гидрофизического института АН УССР, Одесса)

The respiration intensity and supporting feeding rations of the Black Sea mussel

A.I. Ivanov, P.G. Borovinsky, M.E. Plaksina

Для изучения интенсивности потребления кислорода мидиями нами применялся метод «замкнутых сосудов». Эксперимент проводили в июне 1982 г. при температуре воды  $21.3^{\circ}$  и солености северо-западной части моря у берегов Одессы, равной 14.2‰. Выполнено 80 опытов с моллюсками различных размеров (от 5 до 56 мм) и весом от 0.083 до 17.093 г. В каждом опыте были моллюски определенного размера. Данные эксперимента обработаны статистически на ЭВМ «Минск-32» по программе ФЭОР I (Галузо и др., 1977). При расчете поддерживающих пищевых рационов принимали эффективность ассимиляции пищи, равную 80% (Цихон-Лукашина, 1979).

Установлено, что интенсивность дыхания мидий зависит от веса тела и описывается уравнением  $Q = aw^k$ . Найдены коэффициенты уравнения регрессии: при  $w = 1$  г сухого веса,  $A = 0.688$  и  $k = 0.780$ . Рассчитанные для изучаемых размерных групп мидий пищевые рационы колебались в широких пределах от 0.840 до 32.846 ккал/сут в зависимости от веса моллюска.

Экология и развитие личинок приморских гребешков в лабораторной культуре

Ю.Э.БРЕГМАН, Г.М.ГУЙДА

(Тихоокеанский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии, Владивосток)

Larvae ecology and development of the Pacific Scallop under laboratory conditions

Yu.E.Bregman, G.M.Guyda

Успех работы морских хозяйств по культивированию двустворчатых моллюсков в значительной степени зависит от климатических условий, и в неурожайные годы, например в 1980 г., объемы сбора опата приморских гребешков (*Patinopecten yessoensis*) и тихоокеанских устриц (*Crassostrea gigas*) снижались в десятки раз. В связи с этим и возникла задача разработки биотехнологии получения и выращивания личинок приморских гребешков до живнестойкой стадии в заводских условиях. Имелась в виду и необходимость создания биотехники для проведения мероприятий по генетическому улучшению культивируемых моллюсков.

В настоящей работе делается попытка исследовать совместное воздействие температуры воды, плотности посадки личинок и концентрации корма на развитие культуры личинок.

Работа проводилась на экспериментальной морской базе ТИНРО на о.Попова (зал.Петра Великого) в 1980-1982 гг. Половые продукты получали от 3-4-летних гребешков с донных плантаций. Сперматозоиды добавлялись в количестве 10 экз./яйцо. В течение первых 2 суток эмбрионы содержались в кюветах при плотности от 200 до 10 яиц на  $1 \text{ см}^2$  и концентрации 1 экз. на  $0.07 \text{ мл}$  воды. На стадии велигера часть личинок переносили в пятилитровые цилиндрические пробы для ведения массовых культур, остальные использовали для постановки многофакторных экспериментов по совместному влиянию на выживаемость и рост личинок температуры воды, плотности посадок личинок ( $\text{экз. мл}^{-1}$ ), количества корма ( $\text{тыс. клеток} \cdot \text{личинка}^{-1} \cdot \text{сут}^{-1}$ ).

При обеспечении необходимой чистоты воды выживаемость и скорость развития эмбрионов сильно зависят от ее температуры и плотности посадки личинок. Так, за первые 48 ч при начальной плотности 190 яиц/ $\text{см}^2$  смертность при  $18^\circ$  составляла  $75 \pm 10.0\%$ , при  $14^\circ$  -  $10 \pm 8\%$ , при плотности 10 экз./ $\text{см}^2$  - достоверно не различается при разных температурах и составляет 70-75%.

Скорость развития эмбрионов (до стадии трохофоры) положительно коррелирует с температурой ( $Q_{10} = 2.0$ ). По данным факторных

экспериментов, наибольшие выживаемость ( $50 \pm 6.8\%$ ) и размеры личинок (140–150 мкм) достигаются при  $14^{\circ}$ , начальной плотности посадок личинок 8 экз./мл и количества корма 6 тыс. клеток/(лич. · сут), наименьшие показатели ( $35 \pm 4.8\%$  и 115–120 мкм) – соответственно при  $18^{\circ}$ , 12 экз./мл и 3 тыс. кл./(лич. · сут).

В массовых культурах начальная плотность личинок 10 экз./мл уменьшается в 8–10 раз, а количество осевших особей (т.е. спата) составляет 5–8% от первоначально взятого количества оплодотворенных яиц.

Экспериментальное исследование энергообмена приморского грешка *Patinorecten yessoensis* (Jay) (Bivalvia)

Л.Г.МАКАРОВА

(Тихоокеанский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии, Владивосток)

The experimental study of energy metabolism of the scallop *Patinorecten yessoensis* (Jay) (Bivalvia)

L.G.Makarova

Для последующего расчета пищевых потребностей приморских грешков в лабораторной культуре и определения режима кормления исследовались зависимость скорости их энергообмена от массы тела.

Изучались моллюски в возрасте от сеголеток до 8 лет, с высотой раковины от 6 до 160 мм и весом от 0.024 до 620 г (включая раковину, тело и мантийную жидкость). Материал брали из коллекторов, садков и с грунта в бухте Алексева (Японское море). К условиям опыта грешков акклиматизировали в течение 3 ч.

Скорость потребления кислорода определялась методом замкнутых сосудов с определением растворенного в воде кислорода по Винклеру. Моллюсков массой 0.02–10 г помещали в 0.6-литровые респирационные камеры; массой 10–100 г – в 1.4-литровые; массой 100–620 г – в 3.6-литровые камеры. Количество особей в камере в зависимости от их размеров варьировало от 1 до 90 экз. Продолжительность экспозиции составляла 2–6 ч. Опыты проводились при температурах 15 и  $20^{\circ}$ . Всего было сделано 100 измерений на 450 грешках. Результаты выражены в  $\text{мг O}_2 \cdot \text{экз.}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$ .

С увеличением массы грешков количество потребляемого ими кислорода в единицу времени закономерно возрастает. Например, грешки живой массой 0.02 г потребляют  $0.004 \text{ мг O}_2 \cdot \text{экз.}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$ , а массой 620 г –  $18.8 \text{ мг O}_2 \cdot \text{экз.}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$  при  $20^{\circ}$ . Интенсивность обмена с увеличением массы падает от  $0.2 \text{ мг O}_2 \cdot \text{г}^{-1} \cdot \text{ч}^{-1}$  у особей

массой 0.02 г до 0.03 мг  $O_2 \cdot г^{-1} \cdot ч^{-1}$  у моллюсков с массой 620 г, подтверждая, таким образом, общеизвестную закономерность о снижении интенсивности обмена с увеличением массы животных.

С помощью ЭВМ были рассчитаны параметры уравнения типа  $R = a \cdot W^b$ , где  $R$  - скорость обмена, мг  $O_2 \cdot экз. \cdot г^{-1} \cdot ч^{-1}$ ;  $W$  - масса тела, г живого ( $W_{ж}$ ), сырого ( $W_{сыр}$ ) и сухого ( $W_{сух}$ ) вещества при 15 и 20°. Соответственно

$$R = 0.101 W_{ж}^{0.79 \pm 0.08}, 0.089 < 0.101 < 0.114 \quad \text{при } 15^\circ,$$

$$R = 0.159 W_{ж}^{0.79 \pm 0.08}, 0.140 < 0.159 < 0.179 \quad \text{при } 20^\circ.$$

$W_{ж}$  от 0.02 до 620 г

Пространственная и возрастная изменчивость моллюска *Ratinopecten yessoensis* (Jay) по биохимико-генетическим маркерам и морфологическим признакам

О.Ю.ПРАВДУХИНА, О.П.КОДОЛОВА, Б.М.ЛОГВИНЕНКО

(Московский университет)

Spatial and temporal variability of some biochemical-genetical markers and morphological characters of the molluscs *Ratinopecten yessoensis* (Jay)

O.Yu Pravdukhina, O.P.Kodolova, B.M.Logvinenko

Было проведено исследование пространственной и возрастной изменчивости приморского гребешка *Ratinopecten yessoensis* (Jay) по частотам аллелей полиморфных систем белков и некоторым морфологическим признакам с целью изучения популяционной структуры этого вида.

Методом электрофореза в полиакриламидном геле были исследованы выборки приморского гребешка (658 экз.) из нескольких точек Японского моря - зал. Посыет (СССР, материал из садков), зал. Ольга (СССР, естественное скопление), зал. Муцу (Япония, материал из садков), а также садковый материал разного возраста, полученный в разные сезоны 1980-1981 гг. из садков в бухте Алексеева (о-в Попова).

При анализе электрофореграмм мышечных водорастворимых белков (миогенов), и  $\alpha$ -глицерофосфатдегидрогеназы ( $\alpha$ -ГФДГ) было обнаружено 5 генетически детерминированных двухаллельных кодоминантных систем (Му-I, Му-II, Му-III, Му-IV,  $\alpha$ -ГФДГ), каждая из которых контролируется соответствующим локусом. Анализ зависимости между исследованными локусами по гипотезе независимого комбинирования показал, что зависимость между всеми исследованными локусами отсутствует и частоты аллелей каждой обнаружен-

ной нами генетически детерминированной системы могут характеризовать популяцию независимо друг от друга.

В результате сравнения трех географически удаленных выборок по частотам аллелей пяти локусов обнаружено, что выборки из заливов Посыет и Ольга ни в одном случае достоверно не различаются между собой и их нельзя отнести к генетически разобщенным группировкам (разным популяциям). С другой стороны, выборка из зал. Муцу безусловно относится к другой популяции, так как достоверно отличается от выборок из заливов Ольга и Посыет по всем исследованным локусам, а один из локусов (Му-П) фиксирован в этой выборке по аллелю В.

Для исследования возрастной изменчивости приморского гребешка были взяты выборки из двух генераций (садки в бухте Алексеева). Из I генерации взяты выборки моллюсков возраста 1+ и 2+, из II генерации - 10 мес, 1+, 2. Во всех выборках распределение фенотипов соответствовало закону Харди-Вайнберга, что говорит о равновесии популяции за исследуемый период. Сравнение выборок по частоте аллелей исследованных локусов внутри каждой генерации показало небольшое, но статистически достоверное уменьшение частоты аллеля А локуса Му-1, причем эти изменения обнаруживаются лишь до возраста одного года. При сравнении выборок старше одного года как из одной генерации, так и из разных генераций за наблюдаемый период не обнаружено достоверных различий ни по одному исследуемому локусу, что указывает на отсутствие видимого отбора по этим локусам за исследуемый период.

При анализе выборок *P. judaeensis* по общепринятым морфологическим признакам (индексам) обнаружено их разнообразие в зависимости от места обитания. Выборки из заливов Посыет, Ольга, Муцу достоверно различаются по всем исследованным индексам, причем эти различия в 10 случаях из 30 превышают коэффициент подвидового уровня (С,Д). Выборки разного возраста из одного места обитания (бухта Алексеева) и относящиеся к одной генерации достоверно различаются между собой по большинству индексов, что связано с аллометрическим ростом раковин *P. judaeensis*. Одновозрастные выборки из разных генераций (бухта Алексеева), взятые в разные годы, достоверно отличаются по большинству морфометрических признаков. По-видимому, формирование раковин моллюсков прежде всего зависит от экологических условий, которые могут быть различными в одном и том же месте в разные годы.

Таким образом, обнаруженные нами биохимико-генетические маркеры могут служить основой для детального изучения популяционной структуры *P. judaeensis*, а также для генетического контроля при

его культивировании и селекции. Морфометрические признаки в силу их большой экологической и возрастной изменчивости, по-видимому, не могут быть использованы для изучения популяционной структуры *P. yessoensis*.

Дифференциация систем приспособления моллюсков сем. Tecturidae к экстремальным и умеренным изменениям солености среды  
В.Я.БЕРГЕР, Л.М.ЯРОСЛАВЦЕВА, П.В.ЯРОСЛАВЦЕВ.

(Зоологический институт АН СССР, Ленинград; Институт Биологии моря ДВНЦ АН СССР, Владивосток)

Differentiation of adaptation system of molluscs of the fam. Tecturidae to extreme and moderate changes of environmental salinity

V.Ja.Berger, L.M.Yaroslavtseva, P.V.Yaroslavtsev

Для выяснения вопроса о путях эволюции адаптации животных к факторам среды необходим сравнительный анализ экологических особенностей близкородственных видов, обитающих в различных условиях. В связи с этим нами было предпринято изучение приспособлений к экстремальным и умеренным изменениям солености у моллюсков сем. Tecturidae. Работа выполнена в 1980-1981 гг. на станции «Взмыв» Института биологии моря ДВНЦ АН СССР (Японское море, залив Петра Великого) и на Беломорской биологической станции Зоологического института АН СССР (Белое море, Кандалакшский залив). О способности моллюсков приспосабливаться к экстремально низкой солености судили по их выживаемости в пресной воде и по эффективности герметизации мантийной полости, показателем которой служило отношение скоростей потери солей в дистиллированной воде присосавшимися и перевернутыми моллюсками, измерявшихся электрокондуктометрическим методом. Реакция моллюсков на менее значительные изменения солености (от 33 до 12‰) оценивалась по скорости потребления кислорода, содержание которого в воде непроточных респирометров определялось методом Винклера.

Сравнение показывает, что наиболее эффективными механизмами приспособления к экстремальному опреснению внешней среды из 6 исследованных видов обладают моллюски *Collisella dogruova*. Устойчивость к пресной воде и способность противостоять обессоливанию организма, плотно присасываясь к субстрату, резко убывает по мере перехода от типично литоральных к сублиторальным видам. Менее всего выдерживает пребывание в пресной воде (не более 1 ч) и хуже герметизирует мантийную полость *Asmaea pallida*. Моллюски

рода *Collisella* по убыванию устойчивости и эффективности изолирующей реакции располагаются в следующий ряд: *C.dorsuosa* - *C. radiata* - *C.versicolor*.

По чувствительности процессов энергетического обмена к изменениям солености от 12 до 33‰ три вида моллюсков, относящихся к этому семейству, располагались иным образом. Лучшее всех переносили снижение солености *C.radiata*, тогда как моллюски двух других видов реагировали на опреснение среды примерно одинаково.

Следовательно, высокая устойчивость отдельных видов к экстремальному опреснению внешней среды не обязательно сопровождается их повышенной способностью адаптироваться к умеренным изменениям солености. Эти данные подтверждают сделанное нами ранее заключение о принципиальных отличиях механизмов приспособления моллюсков к экстремальным и умеренным изменениям солености, свидетельствуют об относительной независимости соответствующих адаптивных систем и о том, что их дифференциация происходит на начальных этапах процесса адаптивной радиации видов.

Предварительные данные по питанию некоторых видов брюхоногих переднежаберных моллюсков семейства Buccinidae, подсемейства

Volutopsinae

Ю.И.КАНТОР

(Институт эволюционной морфологии и экологии животных, Москва)

Preliminary data on feeding of several species of prosobranch gastropods of the family Buccinidae, subfamily

Volutopsinae

Yu.I.Kantor

Питание брюхоногих моллюсков сем. Buccinidae к настоящему времени изучено плохо. Подробно исследовалось питание только двух массовых атлантических видов: *Neptunea antiqua* и *Buccinum undatum*. Основу рациона составляют различные полихеты и двусторчатые моллюски. Много предпринято планомерное изучение содержимого пищеварительного тракта видов подсем. Volutopsinae. В отличие от остальных изученных видов Букцинид, у волутопсин кишечник, как правило, наполнен у всех вскрытых особей.

Выявлено следующее (в скобках после названия вида приведено число вскрытых экземпляров, после описания пищи - число особей, в кишечнике которых найдена эта пища): *Volutopsis largillierii* (Petit) (4) - скелетные элементы рук офиур (3), детрит (1); *V. norvegicus* (Gmelin) (5) - остатки офиур (4), спиккулы известко-

вых губок, вероятно *Geodia* sp. (2), детрит (1); *Pyrulofusus deformis* (Reeve) (3) - остатки офиур (3); *Lusivolutopeius hyd-gastiniferus* Kantor (1) - спиккулы морской звезды *Henricsea* sp.; *L. limatus* (Dall) (2) - диатомовый ил с раковинами *Foraminifera* и спиккулами *Aplousophora* (2); *L. filiosus* (Dall) (2) - колеса из цупалец *Muriotrochus mitsukurii* (1), колеса из кожи туловища *M. rinki* (голотурии) (2); *L. middendorffii* (Dall) (3) - комменсальные инфузории (1, у молодого экземпляра с высотой раковины 27.5 мм), руки офиур (2); *V. fragilis* (Dall) (4) - остатки офиур (4); *Nabevolutopeius hirasei* (Pilsbry) (2) - диатомовый ил (1), песок (1).

Таким образом, для большинства изученных видов характерно питание иглокожими, что ранее не отмечалось для букцинид. Один из вскрытых экземпляров *V. norvegicus* был зафиксирован на стадии питания. Оказалось, что животное не соскабливает радулой слои пищи, а целиком проталкивает большие куски рук офиур в пищевод, которые без дальнейших изменений оказываются в желудке. То же было найдено и у *L. middendorffii*, у которых в желудке находились куски рук офиур длиной до 1 см. Для захвата пищи, по крайней мере у рода *Volutopeius*, служат латеральные зубы с двумя мощными изогнутыми зубцами, действующими наподобие щипцов. У большинства экземпляров видов, питающихся офиурами, пищеварительный тракт был настолько сильно набит остатками их скелета, что они застревали в эпителии и с трудом могли быть извлечены оттуда. Такое большое количество остатков говорит о том, что эти животные не собиратели мертвых животных, а активные избирательные хищники. Возможно, что помимо иглокожих *Volutopeiinae* поедают и другие организмы, но этого нельзя сказать по содержимому кишечника.

Биотопическое распределение и кормовое значение пресноводных моллюсков бассейна р. Печоры

Ю.В.ЛЕШКО, Л.Н.СОЛОВКИНА

(Коми филиал АН СССР, Коми филиал Всесоюзного Географического общества, Сыктывкар)

Biotope distribution and trophic significance  
of fresh-water molluscs of Pechora drainage area

Yu.V. Leshko, L.N. Solovkina

В руслах рек, пойменных, надпойменных и тундровых озерах Печорского бассейна можно выделить следующие основные биотопы: вод-

ные растения, или различного характера, песчано-галечный грунт, пески заиленные, камни с наидком либо с обрастаниями. Большинство пресноводных моллюсков бассейна, в составе которых в настоящее время определено 52 вида, тяготеет к растительному субстрату. Исключительно среди зарослей макрофитов в пойменных водоемах встречено 14 видов, а всего на этом биотопе обнаружено 40 видов. В руслах рек на высших водных растениях обитает 16 видов, в обрастаниях камней - 12. Наибольшее число фитофилов чаще всего и в наибольшем количестве поселяются на рдестах. На камнях заиленных и с моховыми обрастаниями показатели численности и биомассы моллюсков выше, чем на камнях, обросших нитчатыми водорослями. Ряд более пластичных фитолимнофильных форм (*Lymnaea stagnalis*, *Valvata sibirica* и др.) в некоторых уральских притоках Печоры поселяются на камнях, заиленных в разной степени, часто с моховыми обрастаниями; смене биотопов способствуют, видимо, благоприятный газовый режим и относительно постоянная температура в горных реках.

По отдельным районам бассейна и в водоемах разного типа преобладают различные биотопы, например в нижнем течении Печоры - пески, в р.Усе - заиленная галька и т.д., поэтому меняется и соотношение преобладающих видов моллюсков, однако доминантных среди них только 5. В большинстве районов по численности доминируют *Lymnaea ovata* и *Anisus astrophicus* (55-59% от всех видов моллюсков), в нижней Печоре *Pisidium amnicum* (69%), в других частях бассейна - *Valvata depressa* (53%) и *Ameletoda asiatica* (30%). Кроме последнего вида, все остальные эвритопны, они отмечены на 8-9 биотопах в руслах рек и пойменных водоемах. *A. asiatica* заселяет главным образом водные растения в пойменных водоемах, где по обилию с ней конкурируют только *Lymnaea stagnalis* и *Sphaerium corneum*: частота встречаемости в пробах выше 70%, доля по количеству от всех видов моллюсков выше 80%.

Почти повсеместно основное кормовое значение сохраняют виды, самые распространенные и преобладающие в бентосе по численности или биомассе. Состав доминантных видов или степень преобладания в бентосе и пище рыб не совпали в Вапуткиных озерах Большеземельской тундры и некоторых уральских притоках Печоры, что объясняется трудностями изучения глубин в тундровых озерах и горных реках, где сосредоточен нагул моллюскоедов. В других случаях подобные факты происходят вследствие массовых скоплений моллюсков на специфических биотопах, недоступных рыбам, или благодаря избирательной способности потребителей.

В целом по бассейну моллюски встречаются в пище 10 видов рыб,

и интенсивным малакофагам относятся 6 видов: сиг-пыжьян, чир, хариус, плотва, язь, а в тундровых озерах и пелядь. Встречаемость моллюсков в пище по отдельным районам бассейна для чира типична в пределах 67-90%, у хариуса она колеблется от 12 до 54, у плотвы - от 27 до 84, у язя - от 10 до 62%. Максимальным количеством моллюсков в желудке одной рыбы (2.5 тыс.) и наиболее высокой их долей в составе кормовых беспозвоночных (до 83%) выделяется сиг-пыжьян. На отдельных участках уральских рек, в дельте Печоры и Вахуткиных озерах удельный вес моллюсков в пище сига достигает 92-100%.

В Вахуткиных озерах прослежены сезонные изменения в питании сига: с июля по октябрь значение моллюсков падает по частоте встречаемости и количеству от 84 до 20%, по весу от 97 до 24%, что может быть связано с их осенней миграцией в ил. У хариуса потребление моллюсков в Вахуткиных озерах максимальных величин достигает также в июле-августе: частота встречаемости 80%, доля по численности 50%, по весу - 73%.

В тундровых озерах установлено совпадение спектров питания моллюскоедов. Наименьшими индексы сходства пищи (до 10%) оказались у пеляди и хариуса из Вахуткиных озер, у чира и сига из Падимейских и у чира и хариуса из Харбейских озер. Наиболее высокими СП-индексами (62-63) отличаются рыбы с большой плотностью популяций: сиг и хариус Падимейских, пелядь и сиг Харбейских озер.

Для Печоры в связи с проектом переброски части ее стока на юг актуален прогноз изменений биотопов и соответственно малакофауны в зоне намеченного затопления. Учитывая данные по существующим водохранилищам, следует ожидать снижения относительной доли сига в составе промысловых рыб. Его современные кормовые станции окажутся на большей глубине с особенно замедленным водообменом. Основную площадь ложа займут затопленные леса, усилятся влияние болот, поэтому преимущественное развитие получат малоценные моллюскоеды, прежде всего - плотва.

Биотопическое распределение и возрастная структура речной живородки в Киевском водохранилище

О.В.ЛЕВИНА

(Институт гидробиологии АН УССР, Киев)

Biotope distribution and age structure

of *Viviparus viviparus* (L.) in the Kiev Reservoir.

O.V.Levina

В весенне-летний период 1977-1979 гг. наблюдали распределение речной живородки *Viviparus viviparus* (L.) в нескольких различных биотопах верхней части Киевского водохранилища. Исследованы биотопы на следующих станциях: 1) Междуречье - побережье одного из пойменных островов с песчаными, слегка заиленным дном, наличием густых зарослей манника, хорошим водообменом; 2) Острый Рог - побережье большого острова, грунт - слегка заиленный песок, густые заросли манника; 3) Теремцы - побережье самой верхней точки водохранилища, характеризующееся значительной проточностью, особенно в весенний период, грунты песчаные, слабо заиленные, отмечено почти полное отсутствие высших водных растений, за исключением редких одиночных кустиков рдеста гребенчатого; 4) Сорокошичи - на месте затопленного болота, закрытое мелководье со слабым водообменом, грунт - супесь, сильно заиленная, с большим количеством неразложившихся растительных остатков, разнообразны высшие водные растения: рогоз, манник, оусак, роголистник, в обилии развиваются нитчатые водоросли.

Содержание растворенного кислорода на станциях Междуречье и Теремцы 80-100% насыщения, Сорокошичи - 50-80% и Острый Рог - 57-67%. По химизму воды станций Междуречье, Теремцы и Сорокошичи сходны между собой; отличается по гидрохимическим показателям лишь станция Острый Рог, заполняемая припятскими водами с пониженными величинами pH, высоким содержанием железа и окрашенных гуминовых веществ.

Наиболее плотно заселены биотопы открытых мелководных участков с песчаными, слабо заиленными грунтами, занятые ассоциацией манника большого - Острый Рог и Междуречье. Здесь плотность достигала в весенне-летний период 1000 и более особей на  $1 \text{ м}^2$  с биомассой до  $2 \text{ кг/м}^2$ . Минимальная плотность отмечена на станции Теремцы - 15-30 экз./ $\text{м}^2$  с биомассой 50-70 г/ $\text{м}^2$ . Лимитирующим фактором, ограничивающим уровень количественного развития живородки на этой станции, выступает отсутствие зарослей высших водных растений. Станция Сорокошичи характеризуется средней плотностью - от 12 до 120 экз./ $\text{м}^2$  при биомассе 40-128 г/ $\text{м}^2$ .

Исследованные биотопы различаются не только по плотности заселения их живородкой, но и по возрастной структуре ее. Для выборок из Междуречья и Острого Рога характерна высокая численность молоди этого года рождения или сеголеток (возраст 0+). Сеголетки в выборке из Междуречья составили 67% общей численности моллюска, а в выборке из Острого Рога - 82%. Очевидно, на этих станциях складываются наиболее благоприятные условия для размножения моллюска.

В выборке из Острого Рога на втором месте после новорожденной молоди находится группа годовиков (12% общей численности). Последующие возрастные группы двух- и трехлетних особей имеют примерно одинаковый удельный вес в общей численности - 5-6%. В выборке из Междуречья после группы сеголеток превалирует по численности группа трехлетних особей (16% общей численности), заметную роль играет также группа четырехлетних (7%). Выборка из Сороки отличается более выравненной относительной ролью отдельных возрастных групп. Доминирует группа новорожденной молоди, но роль ее в общей численности заметно ниже - 34%. Последующие возрастные группы одно-, двух-, трех- и четырехлетних особей играют примерно одинаковую роль в общей численности - 10-15%.

Особое положение по своей возрастной структуре занимает выборка из Термцов. Здесь отсутствовала новорожденная молодежь и выборка состояла только из взрослых особей. Доминировали группы трех- (28% общей численности) и двухлетних особей (25%). Отмечена высокая концентрация старых особей (возраста 5+ и 6+) - 22% общей численности.

Изменение репродуктивной системы Valvatidae в процессе онтогенеза

Т.Я.СИТНИКОВА

(Ленинградский университет)

Developmental changes of the reproductive system of Valvatidae

T.Ya.Sitnikova

Возрастные изменения половой системы моллюсков сем. Valvatidae до настоящего времени изучены недостаточно, хотя ее строение и функционирование обсуждалось неоднократно. На основании результатов, полученных при изучении возрастных изменений репродуктивной системы эндемичного байкальского моллюска вида *Megalovalvata baicalensis* (Gerstf.), можно выделить те же три основные

стадии, что и у лимнеид (Березкина, 1980): ювенильная, стадия мужской половой зрелости и стадия одновременной гермафродитности.

Ювенильную стадию можно разделить на три периода. В первом ювенильном периоде у *M. baicalensis* (с диаметром раковины 2.3-3.2 мм при 1.5-2.0 оборотах) гонада недифференцирована, гаметогенез в ней не наблюдается. Гонадукт представлен в виде едва заметного тяжа, разделяющегося на два протока - яйцевод и семяпровод. Формируется совокупительный орган. Во втором ювенильном периоде (с диаметром раковины до 6.2 мм при 2.2-2.5 оборотах) в основном происходит дифференциация мужских и женских отделов: образование простаты, бурс, оотекальной железы, петлеобразного отдела яйцевода. В третьем ювенильном периоде *M. baicalensis* (диаметр раковины до 8.5 мм при 2.6-2.8 оборотах) гонада еще не полностью дифференцирована, но проявляются начальные стадии гаметогенеза. Длина гонадукта составляет около 2.5 мм, ширина - около 0.8 мм, все части которого сформированы, но крайне малы и не развиты гистологически.

Стадия мужской половой зрелости - у моллюсков (с диаметром раковины 10.0-10.6 мм при 3.2-3.4 оборотах) гонада уже дифференцирована, полости ее и семенного пузырька заполнены спермой. Иногда в гонаде даже визуально можно различить небольшое количество яйцеклеток. Гонадукт, длиной до 7.5 мм и шириной до 3.2 мм, характеризуется полным развитием простаты и совокупительного органа. Женская часть гонадукта остается недоразвитой: сравнительно небольшие размеры белковой и оотекальной желез, еще не функционирующих. Остается неизясненным, способны ли моллюски на данной стадии к копуляции.

Переход на стадию одновременной гермафродитности (диаметр раковины до 15 мм при 3.4-4.0 оборотах) осуществляется завершением формирования яйцевода с железами - длина всего гонадукта до 9.2 мм, ширина до 4.7 мм - и параллельным процессом образования яйцеклеток и сперматозоидов в гонаде. На данной стадии моллюски способны к копуляции и откладке яиц в синкапсулах.

Таким образом, у вальватид на ранних стадиях онтогенеза наблюдается протерандрия, но с переходом на дефинитивную стадию моллюски становятся одновременными гермафродитами.

Самооплодотворение в размножении пресноводных пульмонат  
Г.В.БЕРЕЗКИНА, Я.И.СТАРОБОГАТОВ

(Смоленский педагогический институт; Зоологический институт  
АН СССР, Ленинград)

Self-fertilization in the reproduction  
of fresh-water pulmonate snails

G.V.Beryozkina, Ya.I.Starobogatov

Вследствие гермафродитизма пресноводные пульмонаты могут размножаться двумя путями - перекрестным оплодотворением и самооплодотворением. Второй из них делает специфическим характер и направленность генетических процессов, протекающих в популяциях моллюсков, и поэтому определение относительной величины самооплодотворения весьма важно.

Такая работа проведена нами на примере видов, представляющих три разных семейства: *Biomphalaria tenagophila* Orbigny (сем. Planorbidae), *Planorbarius banaticus* Lang (сем. Bulinidae), а также *Lymnaea fragilis* L. и *L.stagnalis* L. (сем. Lymnaeidae); последние два вида генетически и физиологически близки, вследствие чего некоторые их популяции сохранили способность к скрещиванию. Проведенный генетический эксперимент был основан на скрещивании гомозиготных особей - носителей двух аллельных генов: рецессивного гена частичного альбинизма и доминантного гена нормальной пигментации тела - в случае с *Pl.banaticus* и *B. tenagophila*, а в случае с лимнейдами - рецессивного гена низкого завитка раковины, характерного для *L.stagnalis*, и доминантного гена высокого завитка, отличающего *L.fragilis*. Певенильные доминантная и рецессивная особи одного вида (для лимнейд соответственно по одной особи от каждого вида) помещались в один садок. По возможности в ходе наблюдений фиксировали все случаи спаривания и поведение каждого моллюска при этом. Позднее опыт разделили на два варианта: в одном случае после спаривания или в начале периода овипозиции рецессивные особи изолировались от доминантных, в другом в течение всего эксперимента моллюски содержались совместно. Все кладки яиц, отложенные отдельно сидящими рецессивными особями или - при парном содержании - обоими моллюсками, ставились на развитие. Молодь анализировалась на проявление у них родительских признаков. Генетическими маркерами самооплодотворения выступали рецессивные гены: если молодая особь была альбиносом или имела раковину с низким завитком, считали, что она развилась из самооплодотворенной яйцеклетки (если молодь обладала противоположными признаками, ее считали гибридной или

развившейся из яиц, отложенных доминантным родителем).

Параллельно с опытом было поставлено несколько контролей. Чтобы определить закономерности овипозиции при "чистом" самооплодотворении у моллюсков каждого вида, двух-трехнедельные особи с рецессивными признаками помещались в садки строго по одной (контроль-1). Для проверки возможности нормальной откладки яиц моллюсками в условиях лаборатории, а также с целью выяснения, не ограничено ли скрещивание разных форм и особенно видов, в садки отсаживали по две рецессивные особи: либо *B.tenagophila*, либо *Pl.banaticus*, либо *L.stagnalis* (контроль-2). Ход овипозиции у моллюсков в контроле и результаты развития их кладок яиц сравнивали затем с опытом. Результаты экспериментов оказались следующими.

Рецессивные *B.tenagophila*, изолированные после их участия в спаривании в роли "самки", размножались далее за счет полученной аллоспермы путем перекрестного оплодотворения. Автогамия хотя и имела место, но развитие зародышей из самооплодотворенных яйцеклеток протекало ненормально, и они погибали еще внутри яйцевых капсул (у 71.4% достоверно определенных случаев). Количество самооплодотворенных яиц несколько возрастало к концу репродуктивного периода, но качественно они не менялись. В целом относительная величина самооплодотворения варьировала здесь в пределах от 0 до 33.3% и составила в среднем 2.02%. Коэффициент инбридинга был равен 0.010.

Показательно, что в контроле-1 моллюски того же вида, но не участвовавшие в спаривании, размножались только путем автогамии и с той же интенсивностью, что и при парном содержании.

у *Pl.banaticus* кладки "самок", изолированных после участия в копуляции, содержали только перекрестнооплодотворенные яйцеклетки на протяжении 31-43 дней овипозиции. Затем начали появляться самооплодотворенные яйца, но их процент возрастал очень медленно. Размножение путем полной автогамии началось на 104-127-й день репродуктивного периода. Интенсивность яйцекладки здесь была достаточно высокой.

У "самок" *L.stagnalis* относительная величина самооплодотворения не превышала 30% на протяжении 2-3 недель овипозиции; далее она постепенно увеличивалась и на 77-93-й день со дня спаривания достигла 100%.

Эксперимент с изоляцией особей показал также, что аллосперма со дня ее поступления в половые пути "самки" сохраняла способность оплодотворять яйцеклетки на протяжении 70-86 дней у *L.stagnalis*, 81-124 дней у *Pl.banaticus* и 36-69 дней у *B.tena-*

морфила. У последнего вида это совпало с продолжительностью нормальной яйцекладки. У *L.stagnalis* и *Pl.banaticus* размножение на этом не прекратилось, но, учитывая специфику жизненных циклов у этих видов, можно говорить о том, что указанные сроки близки к максимальной продолжительности периода яйцекладки у моллюсков в естественных условиях. Следовательно, накопление аллоспермы при массовом спаривании половозрелых моллюсков весной (однолетних особей — летом) создает возможность для перекрестного оплодотворения на протяжении всего репродуктивного периода.

Опыт с совместным содержанием особей разных форм или видов показал, что автогамия имеет место в размножении всех изученных нами моллюсков, но ее относительная величина различна у разных видов. У *Pl.banaticus* в среднем она составила 7.18%, коэффициент инбридинга здесь был равен 0.037. У *B.tenagophila* яйцевые капсулы с самооплодотворенными яйцеклетками появлялись на протяжении всего периода наблюдений. Здесь их развитие протекало в основном нормально. Относительная величина самооплодотворения в среднем 14.48%. Коэффициент инбридинга 0.078.

В размножении *L.stagnalis* самооплодотворение занимало более важное место. Среднее относительное количество таких яиц 40.19%, коэффициент инбридинга 0.251.

На протяжении репродуктивного периода уровень автогамии менялся от 0 до 36.4% у *Pl.banaticus*, от 0 до 100% у *B.tenagophila* и от 15.8 до 76.3% у *L.stagnalis*, причем у первого вида она полностью отсутствовала в течение III-139 дней овипозиции, а у последнего практически каждая кладка яиц содержала некоторое количество самооплодотворенных яйцеклеток. У *B.tenagophila* только единичные микрокапсулы, и притом к концу периода размножения, содержали свыше 50% капсул с самооплодотворенными яйцами. Изменения в характере оплодотворения яйцеклеток на протяжении репродуктивного периода обусловлены несколькими причинами. Наиболее удобно рассмотреть их на примере размножения *L.stagnalis*.

Перед началом овипозиции любой из моллюсков отдает свою сперму и принимает сперму от другой особи. Интересно, что когда прудовик копулировал вначале как «самец», а затем как «самка», то в начале его размножения величина самооплодотворения была сравнительно небольшой и очень редко превышала 40%. Если же порядок спаривания был обратным, то в первых кладках уровень автогамии был намного значительнее — 65-79%. Это можно объяснить лишь тем, что при спаривании «самец» выводит не только аутосперму, но и полученную ранее аллосперму. Следовательно, последняя хранится

там же, где и собственная, - в семенных пузырьках или нижнем отделе гермафродитного протока. Аналогичная картина наблюдалась и в дальнейшем: всякий раз, когда *L. stagnalis* копулировал как "самка", имело место уменьшение числа самооплодотворяемых яиц; наоборот, после копуляции в роли "самца" оно возрастало.

Перемещением аллоспермы мы объясняем появление жизнеспособных гомозигот в потомстве *B. tenagophila*, небольшого количества альбиносов - во второй половине репродуктивного периода у *P1. banaticus*, а также увеличение относительного уровня самооплодотворения в начале размножения у *L. stagnalis*, сидящих в паре с *L. fragilis*, по сравнению с изолированными после копуляций особями того же вида.

Второй причиной изменения процента самооплодотворения яйцеклеток является непрерывное протекание сперматогенеза. Быстрый и постоянный приток аутоспермы меняет соотношение между ней и аллоспермой. Кроме того, накопление большого количества сперматозоидов побуждает моллюска к спариванию, где он, помимо аутоспермы, отдает и часть аллоспермы. Все это вызывает увеличение вероятности самооплодотворения.

В заключение укажем, что высокая относительная величина аутогамии в размножении прудовиков, вероятно, не связана с тем, что скрещивались разные виды: овипозиция у *L. stagnalis* в опыте и в контроле-2 проходила одинаково, и жизнеспособность яйцеклеток была сходной. Причину возрастания вероятности самооплодотворения следует искать в другом. Общеизвестно, что лимнейды являются очень широко распространенной и разнообразной в видовом отношении группой. Их характеризует очень высокая степень изменчивости, а отсюда - способность поселяться в пресных водоемах с широкой амплитудой колебания важнейших экологических факторов. Основой для этого может быть только ускоренная реализация генофонда, которая и обеспечивается самооплодотворением значительной части яйцеклеток.

Гистологическое строение овотестиса *Lymnaea stagnalis* L.  
на разных стадиях репродуктивного цикла

Н.Д.КРУГЛОВ, Ж.А.ЯКОВЛЕВА

(Смоленский педагогический институт)

The histological structure of ovotestis of *Lymnaea stagnalis*  
L. at different stages of the reproductive cycle

N.D.Kruglov, J.A.Jakovleva

Для более глубокого изучения биологии размножения лимнеид необходимы тщательные гистологические исследования овотестиса на разных этапах репродуктивного цикла. Несмотря на внимание в последние годы исследований в области биологии размножения лимнеид, работ посвященных изучению микроструктур овотестиса в отечественной литературе крайне мало. В зарубежной литературе часть исследований по сперматогенезу животных обобщена в сводке Э.С. Рузена-Ранге (Roosen-Runge, 1980).

В своей работе мы стремились в какой-то мере восполнить существующий пробел в данной проблеме. Нами изучено гистологическое строение овотестиса при сперматогенезе и овогенезе у *Lymnaea stagnalis* L. Моллюсков культивировали в лабораторных условиях по нашей методике (Круглов, 1980) от рождения и до 220-дневного возраста. Через каждые 10-15 дней брали пробы для анатомо-конхологических и гистологических исследований. Одновременно учитывали поведение моллюсков при копуляции, а также появление кладок яиц. Зарисовывали раковину, препарировали половую систему. Для гистологических исследований брали печень вместе с овотестисом. Фиксировали в жидкости Буэна. Срезы толщиной в 5-7 мкм окрашивали гематоксилин-эозином (половые клетки), по методу Маллори (коллагеновые волокна), алдегид-фуксин (эластические волокна).

Многочисленные ацинусы овотестиса отделяются от ткани печени хорошо выраженной прослойкой из рыхлой соединительной ткани. В стенке ацинуса отмечены коллагеновые и эластические волокна. Все ацинусы сообщаются с общим гермафродитным протоком, по которому половые клетки выводятся из овотестиса. Анализ серийных гистологических препаратов показал, что на разных этапах онтогенеза в просветах ацинусов без правильной ориентации находятся небольшие, округлой формы, малодифференцированные герминативные клетки - гонии. Дальнейшее их развитие приводит к образованию сперматогоний и овогоний. Развитие сперматогоний и овогоний идет параллельно. В одних и тех же ацинусах мы постоянно обнаруживали одновременное присутствие сперматогоний, сперматочитов и овоцитов на разных стадиях развития.

Клетки сперматогенного эпителия разной степени зрелости сгруппированы вокруг питающих клеток (клеток Сертоли) и не теряют с ними связь до полной зрелости сперматозоидов.

Вокруг овоцитов питающие клетки образуют фолликулы, в которых на более поздних стадиях развития появляется просвет, частично заполненный зернистым зооинофильным секретом. С возрастом у моллюсков увеличивается количество и зрелость овоцитов. Однако зрелые сперматозоиды появляются значительно раньше (на 2-3 недели) зрелых овоцитов, что является проявлением своеобразного механизма, исключающего самооплодотворение в молодом возрасте.

В настоящее время известно, что половое размножение у гастропод контролируется гормонами дорсальных тел и латеральных долей церебральных ганглиев, а также гормоном парных групп каудодорсальных клеток, расположенных недалеко от церебральной комиссуры (Joosse, 1976).

Вероятно, опережающее развитие сперматогенеза связано с недостаточной гормональной активностью дорсальных тел, контролирующей женское половое размножение. Пик сперматогенеза совпадает с активной копуляцией моллюсков и интенсивной резорбцией аллоспермы в семязприемнике. Именно в этот период наблюдается реакция активизация овогенеза и овуляции. Так, до копуляции у моллюсков, содержащихся при круглосуточном электрическом освещении, мы не наблюдали зрелых овоцитов, а через 14 суток после первых копуляций в просветах акцинусов были отмечены готовые к овуляции овоциты с ярко-оранжевыми гранулами в цитоплазме, а еще через неделю моллюски этой возрастной группы отложили первую кладку яиц. Это свидетельствует о стимулирующей роли продуктов резорбции аллоспермы процессов овогенеза и овуляции (Круглов, 1980).

Гаметогенез и некоторые особенности гермафродитизма у лимнейд  
Г.В.БЕРЕЗКИНА

(Смоленский педагогический институт)

Gametogenesis and some peculiarities of the Lymnaeidae  
hermaphroditism

G.V.Beryozkina

Для выявления закономерностей гаметогенеза и уточнения общепринятой оценки лимнейд как протерандрических гермафродитов изучалась половая система *Lymnaea atra* Schrank, *L. fragilis* L. и *L. stagnalis* L. В качестве материала использованы 50 прудовиков, выращенных в лаборатории, в возрасте от 15 до 150 дней, а

также 30 моллюсков, собранных в водоемах Смоленской обл. в равное время года. Одновременно с гистологическим исследованием их гермафродитной железы для каждой особи определялись обшая морфология гонодукта и размеры отдельных его элементов.

У всех трех видов моллюсков преобразование зачатка гонады в активную гермафродитную железу совершается на протяжении первых 20-25 дней постэмбрионального развития. Мужская и женская фазы деятельности гонады полностью совмещены: сперматогенез и оогенез начинаются одновременно, в каждом из ацинусов гермафродитной железы они протекают параллельно друг другу на протяжении всей жизни особи.

При температуре воды 20-22° продолжительность сперматогенеза около 20 дней. В гермафродитной железе 40-45-дневных прудовиков уже присутствуют полностью сформированные и готовые к перемещению в семенные пузыри сперматозоиды.

В одно время с преобразованием первых сперматогониев в зрелые мужские половые клетки в ооцитах наблюдаются премейоз и превителлогенез. Начало вителлогенеза отмечено вскоре после отделения сперматозоидов от фагоцитарных клеток - клеток Сертоли. Первые зрелые яйцеклетки появляются на 20-25 дней позднее первых сперматозоидов, обычно к 65-70-дневному возрасту. В момент овуляции яйцеклетки ее ядро находится на стадии диакинеза профазы-I.

Гаметогенез - асинхронный: гональные клетки отделяются от герминативного эпителия непрерывно и неодновременно преобразуются в зрелые гаметы. В связи с этим в каждом из ацинусов присутствуют сперматогонимальные клоны и ооциты, находящиеся на самых разных стадиях развития.

Функционально-морфологическая картина, типичная для гермафродитной железы половозрелых прудовиков, формируется к 65-70-дневному возрасту. Дальнейшие преобразования сводятся к увеличению числа ацинусов.

Возрастные изменения в гонаде, а также размеры клеток - промежуточных и окончательных продуктов гаметогенеза, сходны у особей всех трех видов. Размеры сперматогониев, сперматоцитов и сперматид одинаково значительно увеличиваются по мере развития моллюсков.

Морфологическая дифференцировка мужского отдела гонодукта совершается на протяжении примерно первых полутора месяцев онтогенеза. Функциональная зрелость железистых органов начинает складываться только с 40-45-дневного возраста, после отделения первых сперматозоидов от фагоцитарных клеток. Она инициируется мужским гонадным гормоном, источником которого становится осно-

бодившиеся от сперматозоидов клетки Сертоли. К 65-70-дневному возрасту формирование мужского отдела половой системы завершается и молодые прудовики приступают к спариванию - активно в роли "самца" и пассивно в роли "самки". Впервые копулирующие моллюски располагают не только спермой, но и зрелыми яйцеклетками.

Функционально-морфологическая дифференцировка женского отдела гонадукта активизируется примерно с 45-дневного возраста, одновременно с началом вителлогенеза в первых ооцитах, и длится 35-45 дней. В связи с большей продолжительностью развития женских гаметалий в сравнении с мужскими, на фоне гермафродитного состояния гонады, при наличии в ней зрелых половых клеток обоих типов, у молодых прудовиков в развитии гонадукта имеет место протерандрия. В условиях лаборатории она охватывает период не более 15-20 дней. В течение этого времени завершается развитие женского отдела половой системы, идет накопление зрелых яйцеклеток, а также имеет место замена собственной спермы (аутоспермы) на копулятивную (аллосперму).

Первые кладки отмечены у 80-90-дневных моллюсков, однако в отдельных случаях продолжительность полового созревания может уменьшаться до 60 дней.

В естественной среде сезонные изменения климатических факторов определяют резкое удлинение продолжительности полового созревания у прудовиков и обуславливают относительную приуроченность сперматогенеза и оогенеза к определенному времени года.

Отделение оогониев от герминативного эпителия наблюдается с апреля по август, но рост ооцитов и особенно вителлогенез в них имеют место весной и в первой половине лета. Сперматогенез протекает на протяжении всего теплого периода, но сперматогенез активизируется в конце июля-августе при уменьшении светового дня и при понижении температуры. Интенсивное отделение сперматозоидов от фагоцитарных клеток и их удаление из гонады в семенные пузыри происходит в сентябре и октябре. Осеннее понижение температуры воды блокирует полностью вначале мейоз в ооцитах и сперматоцитах, а затем - размыкание сперматогониев и митотическое деление клеток герминативного эпителия. В зимнее время некоторое количество ооцитов дегенерирует, поскольку они являются одним из временных "депо" питательных веществ, расходуемых в соответствии с потребностями организма.

# Энергетический баланс пресноводных моллюсков

И.К.ТОДЕРАШ

(Институт зоологии и физиологии АН МССР, Кишинев)

Energy balance of the fresh-water molluscs

I.K.Toderash

В настоящем сообщении систематизированы и проанализированы собственные и многочисленные эмпирические данные экспериментальных работ по изучению роста, скорости энергетического обмена, интенсивности питания и калорийности массы тела у пресноводных моллюсков.

Выявлено, что для 3 видов двустворчатых и 5 видов брюхоногих моллюсков характерно неуклонное снижение калорийности ( $Q$  - кал/мг сыр. веса целого моллюска) по мере увеличения массы тела животного ( $W$  - мг сыр.веса). Для *Dreissena polymorpha*, например, рассчитано уравнение ( $n = 11$ ,  $r = 0.989$ )

$$Q = (0.486 \pm 0.062) W^{-0.168 \pm 0.024}. \quad (1)$$

Аналогичным способом для *Physa acuta* (по данным: Kamler, Mandeski, 1978) получено, что

$$Q = (0.765 \pm 0.027) W^{-0.194 \pm 0.020}. \quad (2)$$

При расчете интенсивности дыхания (выраженной в долях от энергетического эквивалента массы тела животных) установлен факт отсутствия достоверной разницы в уровне стандартного обмена у моллюсков разного систематического положения. Более того, обнаружено отсутствие или же очень слабая зависимость интенсивности энергетического обмена от массы тела у моллюсков, отличающихся по весу более чем на три порядка.

Действительно, по нашим данным, для *D. polymorpha* скорость потребления кислорода ( $R$  - мг  $O_2$  · экз.<sup>-1</sup> · ч.<sup>-1</sup>) в зависимости от массы тела ( $W_{\text{сыр.}}$  - мг) при 22° хорошо описывается уравнением ( $p = 0.05$ ,  $n=16$ ,  $r=0.995$ ,  $W_{\infty}/W_0 = 1603$ )

$$R = (0.000645 \pm 0.000120) W^{0.766 \pm 0.041} \quad (3)$$

или же с учетом (1)

$$R = (0.108 \pm 0.034) W^{0.934 \pm 0.048}, \quad (4)$$

где уже выражено в мг сыр.веса · экз.<sup>-1</sup> · сут.<sup>-1</sup>.

Сходным образом, используя уравнение

$$R = 0.000811 W^{0.776},$$

полученное (Kamler, Mandeski, 1978) для *P. acuta* при 22° ( $n=239$ ), с учетом (2) получим, что

$$R = (0.086 \pm 0.003) W^{0.970 \pm 0.020}. \quad (5)$$

Теперь уже из уравнений (4) и (5) подтверждается факт отсутствия достоверной разницы в скорости обмена у разноразмерных осо-

бей дрейссен и физы.

Исходя из современных представлений теорим роста показано, что качественную и количественную взаимосвязь и взаимозависимость составных элементов энергетического баланса водных пейкйлотермных животных можно выразить формулой

$$\lg(I - K_2) = \lg a + b \lg W \quad (6)$$

в которой  $K_2$  - коэффициент чистой эффективности роста, рассчитанный на основе экспериментальных данных по скорости роста и энергетического обмена, выраженных в эквивалентных единицах;  $a$  и  $b$  - константы уравнения регрессии.

Параметры данного уравнения рассчитаны методом наименьших квадратов для 3 видов двусторчатых и 5 видов брюхоногих моллюсков. Показано, что с помощью уравнений типа (4), (5) и (6) очень легко описать 3-образную кривую соматического роста животных. Дальнейший анализ также показал, что значения степенного коэффициента в уравнении, связывающего скорость ассимиляции пищи с массой тела, практически совпадают с его значениями из опытов ряда авторов (Алимов, 1981, и др.) по прямому определению скорости фильтрации и интенсивности питания моллюсков.

#### Плодовитость и развитие пресноводных моллюсков

А.Ф.АЛИМОВ, Е.С.АРАКЕЛОВА

(Зоологический институт АН СССР, Ленинград)

Fertility and development of fresh-water molluscs

A.P.Alimov, E.S.Arakelova

Изучение количественной стороны развития и размножения моллюсков необходимо для анализа динамики численности, возрастного состава, продукционных возможностей их популяций. В данной работе обобщены собственные данные авторов и материалы других исследователей по особенностям размножения и развития брюхоногих и двусторчатых моллюсков пресных вод.

Индивидуальная плодовитость ( $I$  - число яиц или эмбрионов у одной особи) как у брюхоногих, так и двусторчатых моллюсков находится в степенной зависимости от их линейных размеров ( $L$ ) или массы ( $W$ ):

$$I = a \cdot L^b \quad \text{или} \quad I = a_1 \cdot W^{b_1}$$

при этом величина коэффициента  $b$  находится в пределах 2-3,  $b_1$  - 0.56-0.8. Абсолютная плодовитость (суммарное число яиц или моллюды у живородящих видов, выметанное за время жизни животного) ниже у живородящих видов, по сравнению с яйцекладущими. У живоро-

дящих моллюсков более крупные по размерам новорожденные особи и более низкая смертность на ранних стадиях развития. Изолированные особи оказываются более плодовитыми при прочих равных условиях, чем особи того же вида в массовой культуре. Это обстоятельство следует учитывать при использовании экспериментальных данных для оценки генеративной продукции популяций моллюсков.

Моллюски с коротким жизненным циклом (например, некоторые лимнейды или сфермиды) погибают почти сразу после окончания периода размножения. Животные с продолжительностью жизни более года размножаются ежегодно. Число кладок и лич в кладках прогрессивно снижается к концу периода размножения. Например, у видов, которые в начале периода размножения откладывают кладки ежедневно, интервал между кладками к концу периода размножения достигает нескольких суток.

Длительность и скорость эмбрионального развития у моллюсков определяются главным образом температурой. А именно — с увеличением температуры скорость развития возрастает. Температуры, при которых начинают развиваться моллюски у разных видов умеренных широт, различны. Однако для большинства видов гастропод и двусторчатых моллюсков оптимальные температуры развития эмбрионов находятся в пределах 15–25°. В пределах оптимальных температур скорость развития находится в прямой зависимости от температуры, подчиняется правилу суммы температур. Это позволяет определить температуру «биологического нуля» (температура, при которой начинается развитие) и сумму эффективных температур, необходимую для полного развития эмбрионов (выход из кладки или материнской раковины). Например, для моллюсков *Lymnaea ovata* и *L. stagnalis* температуры биологического нуля и суммы эффективных температур составляет соответственно 12 и 13°, 81 и 87 градусо-дней.

Полученные количественные закономерности для размножения и развития пресноводных моллюсков находятся в хорошем соответствии с аналогичными закономерностями, известными для других пресноводных животных. Они могут и должны быть использованы при различных продукционных исследованиях, а также при изучении популяционной экологии моллюсков.

Об интенсивности потребления кислорода униондами  
Ю.А.СТАДНИЧЕНКО  
(Иттомирский педагогический институт)  
Oxygen consumption intensity of the Unionid molluscs  
Yu. A.Stadnichenko

Исследовалось влияние температуры на интенсивность поглощения кислорода видами рода *Unio* (*U.limosus*, *U.conus*, *U.rostratus*, *U.tumidus*), *Colletopterum* (*C.ponderosum rumanicum*) и *Anodonta* (*A.cygnea*, *A.zellensis*). Интенсивность дыхания у первых пяти из перечисленных видов исследовалась впервые.

При постановке эксперимента животных по одному экземпляру помещали в литровые емкости с предварительно отстоянной водопроводной водой, которые экспонировались при нужной температуре (от +3 до +28°) на протяжении часа. Определение содержания кислорода в воде проводили по методу Винклера. Особое внимание было уделено стандартизации условий эксперимента, в том числе продолжительности периода акклимации, который составлял у исследованных животных не более 2 сут. В лаборатории моллюсков содержали в плоскодонных куветах без воды. Всего выполнено 1016 анализов.

Оказалось, что интенсивность поглощения кислорода (в мг  $O_2$ /ч, на 1 г тотального веса моллюсков) при температуре 10-14° и прочих равных условиях очень близка у разных видов семейства и колеблется в пределах от 0.01 до 0.03. Интенсивность потребления кислорода мягкими частями тела составляет у *A.cygnea* и *C.ponderosum* 0.01-0.02, у *A.zellensis* 0.05, у видов рода *Unio* 0.04 мг  $O_2$ /ч.

Используя поглощение кислорода моллюсками в качестве показателя интенсивности их общего обмена, мы установили границы верхнего и нижнего температурных пессимумов, характерных для исследованных видов. Первый из них соответствует значениям температур среды от +3 до +8-10°, а второй лежит в пределах от +23 до +28°. Тепловой преферендум для унионид из водоемов Центрального Полесья составляет диапазон температур от +10 до +23°.

В условиях оптимального температурного режима, как показали наши исследования, поглощение кислорода возрастает примерно в 2.5 раза в сравнении с потреблением его в условиях нижнего температурного пессимума. Зависимость интенсивности поглощения кислорода униондами от температурного фактора соответствует закону Вант-Гоффа, хотя у границы верхнего температурного оптимума значение  $Q_{10}$  по нашим данным, падает, приближаясь к 1.

К вопросу об определении продукции некоторых видов *Unio* и *Anodonta* в Цимлянском водохранилище  
Л.И.ВОЛЬВИЧ, М.П.МИРОШНИЧЕНКО, Б.О.СКАБИЧЕВСКИЙ  
(Волгоградское отделение ГосНИОРХ)

On estimation of production of some *Unio* and *Anodonta* species  
in Taimlyansk water reservoir

L.I.Volvich, M.P.Miroshnichenko, B.O.Skabichevsky

Опыты по изучению роста *Unio pictorum* и *Anodonta cygnea* проводились в верхнем плесе Цимлянского водохранилища в течение вегетационного периода 1981 г. Моллюски группировались по размерам и помещались в садки из деревянного каркаса (50x40x30 см), обтянутого 3-миллиметровой безузловой делью. Садки закреплялись на понтоне и опускались на глубину около 3 м в водоем. В каждый садок помещалось по 20-30 экз. моллюсков определенной размерной группы, включающей особей длиной от 9.1 до 101.7 мм *U.pictorum* и от 20.6 до 117.6 мм *A.cygnea* с интервалом 10 мм. Общее число моллюсков, заложенных для наблюдения за ростом, составило соответственно для указанных видов 253 и 342 экз. Трижды в день измерялась температура воды. Ежемесячно осуществляли промеры длины всех особей.

Для перехода к весовым показателям использовали уравнения функциональной зависимости между длиной и массой тела, полученные на основании измерений и взвешиваний 550 экз. *U.pictorum* и 690 экз. *A.cygnea*. Уравнения имеют следующий вид:

для перловицы  $W = 0.000192 + 0.000014 L^{2.86 \pm 0.012}$ ,

для беззубки  $W = 0.0000782 + 0.000006 L^{3.04 \pm 0.019}$ .

Определялась зависимость между удельной скоростью роста, с одной стороны, и величиной, обратной массе ( $\frac{1}{W}$ ), а также температурой воды ( $t^{\circ}\text{C}$ ), с другой. В качестве расчетных были получены следующие уравнения:

для *U.pictorum*  $E_W = 0.048 - \frac{1}{W} + 0.0021$ ,

для *A.cygnea*  $E_W = 0.151 - \frac{1}{W} + 0.0005 t^{\circ}\text{C} - 0.0102$ .

Определяющее влияние на удельную скорость весового роста имела масса тела. Влияние температуры практически не сказывалось.

Полученные расчетные уравнения были использованы для определения удельной скорости роста, а затем продукции и Р/В-коэффициентов изучаемых видов моллюсков в Цимлянском водохранилище.

Продукция за этот период *U.pictorum* колебалась на различных биотопах от 2.02 до 405.84 г/м<sup>2</sup>, при этом Р/В варьировал от 0.8 до 1.6, составляя средневзвешенную величину 0.8. Прирост биомассы *A.cygnea* составлял от 0.08 до 242.28 г/м<sup>2</sup> с оборотом от 0.9

*E. vuiesica* крупнее в литорали. Весовых групп чаще всего 2: в профундали около 1 и 2 мг, а в других зонах, например, 2 и 4 или 1 и 5 мг.

Многочисленный вид *E. splendens* лишен четких весовых групп. Самые крупные особи найдены в профундали.

У остальных, менее обильных видов можно только отметить тенденции укрупнения в сторону профундали (*S. cornutum*, *E. astrakhanica*, *E. rivularis*) или, наоборот, уменьшения веса (*E. caesia*, *E. humerosa*, *E. tanuga*, *E. ponderosa*, *N. torquatum*, *N. alpinum*).

Расширение ареала видов *Dreissena* в связи со строительством каналов межбассейновой переброски стока

Т.А.ХАРЧЕНКО, Л.В.ШЕВЦОВА

(Институт гидробиологии АН УССР, Киев)

Expansion of *Dreissena* area in connection with construction of the canals for interbasin water transfer

T.A.Kharchenko, L.V.Shevtsova

Гидростроительство в нашей стране в значительной мере способствует расселению моллюсков *Dreissena* (*D. polymorpha* Pall., *D. bugensis* Andr.). Особенно большую роль в расширении ареалов видов этого рода играют каналы межбассейновой переброски стока рек, поскольку в этом случае транспортировка воды осуществляется на значительные расстояния. На Украине к каналам подобного типа относятся Северо-Крымский, Днепр-Донбасс и строящийся канал Дунай-Днепр.

В Северо-Крымский канал дрейссена попала из Каховского водохранилища еще в первый год его заполнения. По мере строительства канала она продвигалась дальше, заселяя все новые пространства, и к 1979 г. распространилась по всему магистральному руслу и разветвленной сети распределителей и оросительных систем. В канале количественные показатели дрейссены увеличиваются от начала водотока к его конечным участкам, где численность составляет 4-5 тыс. экз./м<sup>2</sup> и биомасса до 1 кг/м<sup>2</sup>. В местах массового развития дрейссены играет роль детерминанта консорции, способствует увеличению численности и разнообразия других организмов бентоса. В последние годы благодаря строительству канала эти моллюски стали наиболее массовыми гидробионтами Крымского полуострова.

В настоящее время введена в эксплуатацию первая очередь канала Днепр-Донбасс, который в дальнейшем соединит бассейны двух рек - Днепра и Северского Донца. Исследования, проведенные на

этом канале в вегетационный период 1981 г., показавали, что водоток интенсивно заселяется дрейссеной, однако темпы ее распространения по каналу замедлены, поскольку воды пока незначительны и скорости течения небольшие (0.1 м/с и ниже). Такой гидрологический режим, видимо, более благоприятен для развития *D. bugensis*, численность которой достигла 75-80% от общей численности дрейссены в канале. Сейчас дрейссена продвинулась из водосточника (Днепродзержинское водохранилище) по каналу на расстояние около 50 км. Первые 20-30 км водотока заселены очень интенсивно. Так, на бетонной стенке джера, расположенного в начале канала, толщина оброста составляла 20 см, численность моллюсков достигала 30 тыс. экз./м<sup>2</sup>, а биомасса 50 кг/м<sup>2</sup>. Интересно, что в этом канале отмечены две популяции дрейссены - первая, как уже было сказано, заселила канал, попав в него из Днепродзержинского водохранилища; вторая находится в средней части канала на 110-120 км; биофондом здесь послужила река Орель, в пойме которой проложено магистральное русло канала. В реке доминирует *D. polymorpha* (до 90% численности), в канале же, как и в начальных участках, преобладает *D. bugensis*. Случайный занос дрейссены из реки в канал на много ускорил ее продвижение по нему, и в ближайшие годы следует ожидать появления этих моллюсков в Северском Донце, поскольку водой из канала пополняется эта река, а из нее дрейссена попадет в канал Северский Донец-Донбасс.

В связи со строительством водохозяйственного комплекса Дунай-Днепр ареал дрейссены в настоящее время расширяется не только в южном и восточном направлениях, но и в западном. Работы, проведенные в 1980-1982 гг. на Татарбунарской оросительной системе, показали, что дрейссена из Дуная (водосточник системы) попала в каналы и водохранилища этой системы и интенсивно их заселила. При этом пять водохранилищ, расположенных по трассе магистрального канала, за годы существования системы превратились в источник поступления дрейссены в канал после весеннего его заполнения водой. В самом Дунае плотность поселения дрейссены сравнительно невысокая (около 1000 экз./м<sup>2</sup> при биомассе 185 г/м<sup>2</sup>), в канале же эти показатели значительно выше; так, осенью 1980 г. численность моллюсков на бетонных откосах водотока составляла 8-9 тыс. экз./м<sup>2</sup>, а биомасса до 5 кг/м<sup>2</sup>. Эти исследования показали, что массовое развитие дрейссены следует ожидать и в водоемах строящегося водохозяйственного комплекса Дунай-Днепр, трасса которого будет составлять 280 км. В систему комплекса войдет 6 водохранилищ: Сасынское, Нижне-Днестровское, Хаджибейское, Тилигульское, Березанское и Днепр-Бугское. В трех из них - оз. Сасын,

до 1.8 раза. Средневзвешенная величина P/B за вегетационный период у беззубки оказалась выше, чем у перловицы - 1.0.

О среднем весе некоторых видов Pisidiidae

В.Я.ТИММ

(Институт зоологии и ботаники АН СССР, Тарту)

On the average weight of some Pisidiidae species

V.Ya.Timm

Материал собран автором в 1964-1981 гг. на Псковско-Чудском озере дночерпателем. Пробы брались ежегодно в первой половине июня на 22 постоянных станциях (4 литоральных, 9 сублиторальных и 9 профундальных). Всего обработано 1188 проб зообентоса. Моллюски фиксировались в 70%-ном этаноле и взвешивались по видам на торсионных весах с точностью до 1 мг.

Среди 80 обнаруженных видов моллюсков 43 вида относятся к двустворчатым, в том числе 30 к пизидидам из родов *Musculium* (1), *Amesoda* (1), *Sphaerium* (1), *Pisidium* (2), *Euglesa* (22), *Neopisidium* (3).

Пизидиид оказалось в среднем по озеру 136 экз./м<sup>2</sup>, с био-массой 1.19 г/м<sup>2</sup>. Наиболее многочисленными были виды *E.splendens* (16% особей), *P.ammicum* (13%), *E.henslowana* (12%), *E.dupuiana* (10%), *P.inflatum* (8%) и *E.sueticica* (7%). Большую часть общего веса пизидиид составили *P.inflatum* (31.9%), *P.ammicum* (18.2%), *E.henslowana* (11.9%), *E.dupuiana* (7.5%) и *S.corneum* (6.8%).

Ниже для каждого вида дается средний индивидуальный вес (мг) во всем озере, в литорали, сублиторали и профундали; вес самой крупной особи и, наконец, число взвешенных особей:

|                                   |      |       |      |       |     |     |
|-----------------------------------|------|-------|------|-------|-----|-----|
| <i>Musculium guskholti</i> Norm.  | 99.5 | 103.0 | -    | 96.0  | 103 | 2   |
| <i>Amesoda scaldiana</i> (Norm.)  | 38.8 | -     | 27.3 | 42.6  | 62  | 8   |
| <i>Sphaerium corneum</i> (L.)     | 75.5 | 50.4  | 75.7 | 100.0 | 108 | 24  |
| <i>Pisidium amicum</i> (Müll.)    | 19.9 | 34.7  | 22.6 | 12.6  | 105 | 441 |
| <i>P. inflatum</i> (Mühlf.)       | 31.8 | 36.0  | 34.5 | 26.4  | 82  | 269 |
| <i>Euglesa splendens</i> (Baudon) | 1.4  | 1.3   | 1.3  | 1.6   | 4   | 530 |
| <i>E. crassa</i> Stelfox          | 1.3  | 1.5   | 1.3  | 1.2   | 3   | 147 |
| <i>E. fedderseni</i> (Westerlund) | 4.4  | 4.1   | 3.9  | 4.8   | 10  | 44  |
| <i>E. humerosa</i> Pir.et Star.   | 3.6  | 5.3   | 4.2  | 1.5   | 11  | 16  |
| <i>E. tanuga</i> Timm             | 4.4  | 6.7   | 6.3  | 4.3   | 9   | 33  |
| <i>E. pulchella</i> (Jenyns)      | 5.0  | 3.9   | 7.3  | 3.8   | 15  | 27  |
| <i>E. ruut</i> Timm               | 4.5  | 4.0   | 5.2  | 4.0   | 11  | 8   |
| <i>E. henslowana</i> (Sheppard)   | 8.2  | 6.8   | 7.4  | 9.6   | 40  | 390 |

Тилигульском и Хаджибейском лиманах в связи с опреснением произойдет полная смена ценозов; эта картина уже наблюдается на оз. Сасмы, который опреснен. Биотопы, ранее занимаемые морскими обрастателями, заселятся дрейссеной. В Днестровском, Березанском и Днепро-Бугском лиманах имеются свои биофонды дрейссены. После полного опреснения лиманов площади, занятые моллюсками, значительно увеличатся. Поскольку в Днепре кроме *D. polymorpha* в массовом количестве встречается также *D. bugensis*, следует ожидать продвижение этого вида по каналу в сторону Дуная.

Таким образом, в каналах создаются благоприятные условия для массового развития дрейссены (большая поверхность твердых подводных субстратов, достаточное количество пищи, оптимальный скоростной и газовый режимы). В целом расширение ареала дрейссены посредством каналов следует рассматривать как положительное явление, принимая во внимание активное участие этих моллюсков в процессах самоочищения водотоков.

Распределение и роль *Dreissena polymorpha* в перифитоне водоема-охладителя Чернобыльской АЭС

А.А.ПРОТАСОВ, С.А.АФАНАСЬЕВ, О.О.ИВАНОВА

(Институт гидробиологии АН УССР, Киев)

The distribution and role of *Dreissena polymorpha* in the periphyton of the cooling water body of the Chernobyl NPS

A.A.Protasov, S.A.Afanasiev, O.O.Ivanova

Летом 1979-1981 гг. проводились исследования зооперифитона в водоеме-охладителе Чернобыльской АЭС, в результате которых выяснено, что дрейссена (*Dreissena polymorpha* Pallas) является наиболее существенным компонентом зооперифитона и составляет 90-98% биомассы во многих биотопах пруда-охладителя.

Водоем служит для охлаждения воды, поступающей в систему технического водоснабжения АЭС, это создает своеобразный температурный режим. Для отбора проб были выбраны две крайние точки: бетонные облицовки водозабора канала (температуры, близкие к естественным) и откосы струеразбивающей дамбы (максимальные значения температур - на 8-10° выше естественных), а также ряд промежуточных (направляющая дамба). Установлено, что различия температуры воды по акватории на глубине более 1.5-2 м постепенно уменьшаются, и на глубине свыше 3 м мало различаются практически во всех точках.

Из результатов наших исследований видно, что в 1979 г. самые

высокие показатели обилия дрейссены были на водозаборе -  $248000 \text{ экз./м}^2$ ,  $12 \text{ кг/м}^2$ , а самые низкие - на верхнем бьефе струеразбивающей дамбы, где найдены только оседающие велигеры в количестве  $2087 \text{ экз./м}^2$ . Несоизмеримым оказалось значительное обилие дрейссены на нижнем бьефе струеразбивающей дамбы, расположенном в зоне непосредственного влияния подогретой воды. Здесь численность моллюсков была выше, чем даже на откосе направляющей дамбы, обращенном к водозабору (соответственно  $79\,000$  и  $57\,000 \text{ экз./м}^2$ ). На откосе направляющей дамбы, обращенном к сбросу, численность дрейссены была гораздо ниже -  $10\,000 \text{ экз./м}^2$ .

В 1980 г. характер распределения моллюсков в водоеме несколько изменился. Так, дрейссена почти полностью элиминировала на всех станциях, расположенных в зоне максимального влияния сбросных подогретых вод. Здесь найдены лишь оседающие велигеры и единичные взрослые особи. На откосе направляющей дамбы, обращенном к водозабору, напротив, обилие дрейссены значительно возросло по сравнению с 1979 г. -  $4\,107\,000 \text{ экз./м}^2$ ,  $8.5 \text{ кг/м}^2$ . В водозаборном канале изменился характер распределения моллюсков по глубинам, обилие дрейссены снижалось до глубины  $1 \text{ м}$ , на глубине  $2 \text{ м}$  - численность такого же порядка, что и в 1979 г., а на глубине более  $3 \text{ м}$  отмечено значительное увеличение численности за счет оседающих велигеров. В целом по станциям наблюдается снижение биомассы моллюсков до  $6.2 \text{ кг/м}^2$ . В 1981 г. характер распределения моллюсков остался тем же при общем уменьшении количества дрейссены в водоеме. Все эти изменения объясняются общим повышением температуры воды, связанным с подилучением в 1980 г. второго блока АЭС, а также изменениями гидрологического режима водоема и уменьшением площадей твердых субстратов в связи с их заиливанием.

Учитывая количественное распределение дрейссены, а также площади субстратов, ее занятые, мы оценили ее запасы в водоеме. В 1979 г. по минимальной оценке общие запасы дрейссены на исследованных биотопах составили  $1642.1 \text{ т}$ , по максимальной -  $2956.5 \text{ т}$ . Зная размерный состав популяции, а также интенсивность обмена у равноразмерных групп (Алимов, 1965; Винберг, 1976), мы оценили функциональную роль дрейссены в водоеме. С учетом времени активной фильтрации, которое, согласно Львовой (1980), было принято равным  $20 \text{ ч/сут}$ , был рассчитан суммарный объем профильтрованной воды, который составил  $1.02-1.29 \cdot 10^9 \text{ л/20 ч}$ , т.е.  $1/5-1/6$  часть всего объема водоема. В летний период в воде водоема-охладителя ЧАЭС содержится около  $15 \text{ мг/л}$  взвеси. Исходя из этого было рассчитано, что на профильтрованной воде дрейссена мо -

|                                       |      |      |      |      |    |     |
|---------------------------------------|------|------|------|------|----|-----|
| <i>E. dupuiiana</i> (Normand)         | 6.4  | 6.4  | 5.1  | 7.5  | 20 | 315 |
| <i>E. suecica</i> (Clessin)           | 2.3  | 3.5  | 2.4  | 1.8  | 6  | 245 |
| <i>E. peipsi</i> Timm                 | 5.4  | 6.3  | 4.5  | 6.1  | 10 | 88  |
| <i>E. volgensis</i> Pir. et Star.     | 7.4  | 7.3  | 10.0 | 5.0  | 11 | 9   |
| <i>E. ponderosa</i> (Stelfox)         | 12.1 | 13.1 | 12.0 | 11.7 | 30 | 71  |
| <i>E. supina</i> (Schmidt)            | 11.2 | -    | 11.2 | -    | 13 | 7   |
| <i>E. conica</i> (Baudon)             | 17.5 | -    | 17.5 | -    | 20 | 2   |
| <i>E. tenuisculpta</i> Pir. et Star.  | 6.3  | 5.5  | 5.3  | 7.2  | 27 | 133 |
| <i>E. astrahanica</i> Pir. et Star.   | 2.1  | 1.9  | 1.9  | 2.5  | 3  | 49  |
| <i>E. pihkva</i> Timm                 | 4.8  | 4.8  | -    | -    | 6  | 31  |
| <i>E. acuminata</i> (Clessin)         | 1.9  | 2.0  | 1.4  | 2.2  | 5  | 102 |
| <i>E. rivularis</i> (Clessin)         | 4.6  | 3.5  | 4.3  | 5.0  | 25 | 104 |
| <i>E. globularis</i> (Clessin)        | 3.1  | 2.6  | 3.4  | 3.0  | 8  | 17  |
| <i>E. fossarina</i> (Clessin)         | 4.2  | 4.3  | 4.0  | 4.3  | 15 | 138 |
| <i>Neopisidium torquatum</i> (Stelf.) | 0.8  | 0.9  | 0.9  | 0.7  | 1  | 47  |
| <i>N. alpinum</i> (Odhnor)            | 1.1  | 1.2  | 1.0  | 1.0  | 2  | 22  |
| <i>N. stelfoxi</i> Pir. et Star.      | 0.6  | 0.6  | -    | -    | 1  | 14  |

У некоторых видов были обнаружены весовые группы, представляющие собой, по всей вероятности, разные поколения или возрастные группы.

Средний вес видов *Pisidium* уменьшается в более глубоких зонах озера. *P. amnicum* имеет в профундали Чудского и Псковского озер 2 весовые группы (до 10 и около 20 мг); крупные особи (40 мг) очень редки. В профундали Теплого озера - 3 группы (20, 30 и 50 мг), причем совсем мелких не обнаружено. В сублиторали Чудского озера наблюдаются также те группы, как в профундали, но очень крупных особей больше и их вес может достигать 105 мг. В литорали обитают средние и очень крупные особи (20 и 40-60 мг).

*P. inflatum* имеет в профундали Чудского и Псковского озер 3 четкие группы (до 10, около 25 и до 50 мг). Самые крупные обитают в сублиторали (до 82 мг); границы групп здесь часто стираются. В литорали Теплого озера наблюдаются опять 3 обособленные группы (до 10, 30 и до 80 мг).

*E. henslowiana* крупнее в профундали. На отдельных станциях Чудского озера обнаружены группы 4, 10, 17 или же 7, 17 и до 40 мг; в Теплом озере 8, 15 и до 30 мг; в Псковском - 5, 10 и 20 мг. В сублиторали нет самой тяжелой группы, а в литорали обитают в Чудском озере только особи с весом до 10 мг, в Псковском также отдельные покрупнее, до 20 мг.

У *E. dupuiiana* 3 весовые группы: в профундали Чудского озера 2, 8 и 20 мг и Псковского - 5, 10 и 16 мг; в сублиторали она помельче (8, 8 и 13 мг), а в литорали редка.

жет осадить 153-198 т взвеси/сут. Количество минерализованного органического вещества составило 1.4-1.7%, что позволяет высоко оценить роль дрейссены в трансформации органического вещества.

О роли *Dreissena polymorpha* в биогенной миграции микроэлементов экосистемы Кучурганского лимана.

Б.Н.ЗУБКОВА, И.К.ТОДЕРАШ

(Институт зоологии и физиологии АН МССР, Кишинев)

The role of *Dreissena polymorpha* in biogenic migration of microelements in Kuchurgansk estuary ecosystem

B.I.Zubkova, I.K.Toderash

*Dreissena polymorpha*, как один из наиболее массовых представителей двустворчатых моллюсков, играет существенную роль в различных биологических процессах континентальных водоемов. Специальными работами советских и зарубежных авторов убедительно показано, в частности, какова роль моллюска в процессах биологического самоочищения воды, какое место занимает в рационе ценных промысловых рыб и какие серьезные биологические помехи создает обильное его развитие в различных системах водопользования. Однако количественная оценка роли популяции *D. polymorpha* в биогенной миграции микроэлементов в пресноводных экосистемах остается еще практически невыясненной. Именно с этой целью нами были отобраны и проанализированы на предмет определения микроэлементов разновозрастные группы популяции моллюска из Кучурганского лимана-охладителя Молдавской ГРЭС, в котором одновременно изучалась динамика микроэлементов в воде, взвешенных веществах и донных отложениях.

Полученные данные свидетельствуют о том, что величины коэффициента концентрации микроэлементов, рассчитанные по отношению к их содержанию в воде, варьируют от нескольких десятков до десятков тысяч и составляют в среднем соответственно в мягких тканях и раковине: для меди - 1494 и 107, марганца - 3772 и 371, никеля - 15 618 и 3828, титана - 682 000 и 3647, ванадия - 1301 и 2311, алюминия - 77 589 и 5541.

Содержание микроэлементов в мягких тканях, по средним данным для разновозрастных групп, равно для меди 32.9, для марганца 321.0, для никеля 53.1, для титана 102.3, для ванадия 12.1, для алюминия 434.5 мкг/г абсолютно сухого вещества, при влажности около 85%.

Сопоставление концентраций микроэлементов показало, что в

пересчете на абсолютно сухое вещество в раковине моллюска количество исследуемых микроэлементов значительно ниже, чем в донных отложениях (верхний слой в 10 см), в то же время содержание таких химически важных элементов, как медь и марганец, в мягких тканях близко или выше, чем в мле, а алюминия, титана, никеля и ванадия в 5-20 раз ниже.

Мягкие ткани дрейссены концентрируют в десятки и сотни раз больше микроэлементов (в пересчете на золу), нежели раковина, и с увеличением возраста моллюска разница возрастает.

Дополнительные расчеты показали, что только за 1980-1981 гг. популяцией дрейссены по всей акватории Кучурганского лимана вовлеклось в круговорот вещества более 3283 кг микроэлементов, в том числе около 898 кг марганца, 99 кг меди, 314 кг никеля, 265 кг титана, 489 кг ванадия, 1226 кг алюминия.

В процессе потребления дрейссены рыбами утилизируется менее 2% указанных микроэлементов. При отмирании моллюска только 37% общего количества микроэлементов, содержащегося в целом моллюске, легко переходит в водную среду. Остальная их масса вместе с мертвой ракушкой "консервируется" в донных отложениях и таким образом выключается из цикла биогенной миграции микроэлементов в экосистеме водоема-охладителя.

Осмотическая регуляция у *Dreissena polymorpha* при разных сочетаниях температуры и солености среды

В.В.ХЛЕБОВИЧ, Н.В.АЛАДИН, А.Ю.КОМЕНДАНТОВ  
(Зоологический институт АН СССР, Ленинград)

Osmotic regulation in *Dreissena polymorpha* in relation to temperature-salinity combinations

V.V.Khlebovich, N.V.Aladin, A.Yu.Komendantov

Изучалась осмотическая регуляция *Dreissena polymorpha* при различных комбинациях температуры и солености.

Животных собирали в июне 1982 г. в Куршском заливе у пос.Рыбачий Калининградской обл. ( $\Delta = -0.07^{\circ}$ , температура  $10-12^{\circ}$ ). Среда низкой минерализации приготавливали разведением воды залива ( $\Delta = 0-0.07^{\circ}$ ) дистиллированной водой; среды соленостью от 1‰ и выше готовили из океанической воды (32‰) также разведением дистиллированной водой. Пойманных моллюсков (длина раковины  $26 \pm 2$  мм) по 5 экз. помещали в сосуды с 30-50 мл воды разной солености и переносили в камеры с температурами 2-3, 10 и  $22^{\circ}$ . Время акклимации - 12 сут. Воду в сосудах меняли ежедневно. В

течение опыта животных не кормили. К концу эксперимента при 2-3<sup>0</sup> дрейссены погибли в средах выше 6‰, при 10<sup>0</sup> - выше 5‰ и при 22<sup>0</sup> - выше 2‰. Гемолимфу акклиматизированных к различным сочетаниям температуры и солености моллюсков брали из предсердия капилляром. Осмотическое давление гемолимфы определяли на микрокриоскопе Бобовича-Виноградова в модификации Аладина (1979).

Из полученных данных следует: 1) при соленостях морской воды от 1‰ и выше уровень осмотического давления гемолимфы дрейссены прямо пропорционален температуре - он максимален при температуре 22<sup>0</sup> и минимален при 2-3<sup>0</sup>; 2) в воде низкой минерализации - при разных разведениях воды Курского залива - прямая пропорциональность зависимости отмечается только для температур 2-3 и 22<sup>0</sup>, соответствующие им кривые изменения осмотического давления гемолимфы практически параллельны; 3) в воде низкой минерализации в диапазоне примерно от разбавленной вдвое воды Курского залива до минимальных концентраций опыта осмотическое давление гемолимфы у моллюсков из 10<sup>0</sup> было практически независимым от осмотического давления внешней среды.

Низкая осмотическая концентрация гемолимфы как общее свойство двустворчатых моллюсков, проникших в пресные воды

В.В.ХЛЕБОВИЧ, А.Ю.КОМЕНДАНТОВ

(Зоологический институт АН СССР, Ленинград)

The low osmotic concentration of the haemolymph as a general feature of Bivalvia penetrated into fresh waters

V.V.Khlebovich, A.Yu.Komendantov

Из пресноводных двустворчатых моллюсков в отношении осмотической регуляции их внутренней среды наиболее полно исследовались представители сем. Unionidae, отличающиеся от других пресноводных организмов исключительно низкой осмотической концентрацией гемолимфы. Наши исследования 4 видов унионид Курского залива показали, что осмотическое давление их гемолимфы в 3-4 раза ниже такового, создаваемого «критической соленостью» - 5-8‰ (Хлебович, 1974). Почти столь же низкие значения осмотического давления внутренней среды отмечались для представителей сем. Hyridae (депрессия гемолимфы *Hyridella australis* - 0.16±0.02<sup>0</sup>) и Dreissenidae - у *Dreissena polymorpha* (Хлебович и др., наст. сб.). Кроме того, мы располагаем материалом, свидетельствующим о том, что столь же «жидкая» гемолимфа характерна для обитающих в пресных водах представителей других семейств двуствор-

чатых моллюсков.

*Margaritana margaritifera* (сем. *Margaritiferidae*) из ручьев Карельского побережья Белого моря. Нормальные показатели осмотического давления гемолимфы (депрессия среды обитания -  $0.01^{\circ}$ ) составили  $-0.08 \pm 0.02^{\circ}$ .

*Ameioba scaldiana* (сем. *Sphaeriidae*) из пресных прудов Куршской косы - в окрестностях пос. Рыбачьего Калининградской обл. После 5 сут акклимации при температуре  $22^{\circ}$  к воде Куршского залива ( $\Delta = -0.07^{\circ}$ ) депрессия гемолимфы была  $-0.11 \pm 0.025^{\circ}$ , а к той же воде, разведенной дистиллированной в 20 раз, -  $-0.07 \pm 0.014^{\circ}$ .

*Corbicula japonica* (сем. *Corbiculidae*) из эстуария р. Гладкой (зал. Посет, Японское море). При  $15-17^{\circ}$  моллюски более недели акклимировались к различным концентрациям воды Куршского залива ( $\Delta = -0.06^{\circ}$ ), разбавленной дистиллированной водой. Депрессия гемолимфы в воде Куршского залива составляла  $-0.08 \pm 0.03^{\circ}$ , а при разведении ее 1:5, 1:10 и 1:50 была  $-0.07 \pm 0.03^{\circ}$ .

*Mya arenaria* (сем. *Myidae*) - звригалинный морского происхождения вид. Пойманные в Рижском заливе особи были акклимированы к опреснению вплоть до воды Куршского залива ( $\Delta = -0.06^{\circ}$ , т.е. соленость около 1‰). Депрессия гемолимфы этих мий была  $-0.16 \pm 0.03^{\circ}$ .

Таким образом, чрезвычайно низкое осмотическое давление гемолимфы пресноводных или проникающих в пресные воды двустворчатых моллюсков, резко отличающее эту группу от других, обитающих в сходных условиях, оказывается характерным для представителей самых разных семейств. Ранее было принято считать эту физиологическую особенность результатом длительной эволюции соответствующих групп в пресных водах. Широкое распространение этого свойства в различных семействах с разной историей и особенно наличие его у эстуарных (*Corbicula japonica*) или даже звригалинных морских форм (*Mya arenaria*) позволяет считать низкие значения осмотического давления гемолимфы общей чертой двустворчатых моллюсков, проникших или проникающих в пресные воды.

О видовой специфичности уровня осмотической регуляции гемолимфы у Unionidae

В.В.ХЛЕБОВИЧ, Н.В.АЛАДИН, А.Ю.КОМЕНДАНТОВ  
(Зоологический институт АН СССР, Ленинград)

The level of the osmotic regulation of the haemolymph as a specific character of the Unionidae

V.V.Khlebovich, N.V.Aladin, A.Yu.Komendantov

Показатели уровня осмотического давления гемолимфы не могут быть использованы для суждений о видовой специфичности в тех случаях, когда исследуются моллюски из вод разной минерализации и температуры, степень воздействия которых на конечный результат обычно существенна.

Наша работа проводилась на Биологической станции Зоологического института АН СССР (пос. Рыбачий Калининградской обл.). Унионид собирали 12 и 13 июля 1982 г. в Куршском заливе на узкой полосе побережья, не превышающей 100 м. Температура воды около 20°,  $\Delta$  от -0.06 до -0.07°. Животных переносили в лабораторию, где они около суток содержались при той же минерализации и температуре. Гемолимфу брали капилляром из предсердия. Пробы анализировались на микрокриоскопе Бобовича-Виноградова в модификации Аладина (1979). В количестве, достаточном для статистической обработки, добыто 4 вида унионид (определения Я.И.Старобогатова). Данные об осмотическом давлении их гемолимфы ( $\Delta$ ) приводятся ниже ( $p=99\%$ ):

|                            |           |                    |
|----------------------------|-----------|--------------------|
| <i>Anodonta piscinalis</i> | (11 экз.) | -0.11 $\pm$ 0.015° |
| <i>A. ponderosa</i>        | (11 экз.) | -0.09 $\pm$ 0.012° |
| <i>Unio tumidus</i>        | (10 экз.) | -0.08 $\pm$ 0.012° |
| <i>U. conus</i>            | ( 6 экз.) | -0.08 $\pm$ 0.012° |

Единство времени и места взятия материала дает основания считать его пригодным для исследования видовой специфичности физиологических показателей. Оценка достоверности различий средних (Ашмарин и др., 1975) приводит к следующим выводам. Существенные различия имеются между *A.piscinalis* и *A.ponderosa*, а также между *A.ponderosa* и *U.tumidus*. Абсолютно достоверные различия доказаны для пар *A.piscinalis*-*U.tumidus*, *A.piscinalis*-*U.conus* и *A.ponderosa*-*U.conus*. Различия в показателях осмотического давления гемолимфы между *U.tumidus* и *U.conus* оказались несущественными. Таким образом, у унионид в ряде случаев уровень осмотической регуляции гемолимфы может быть видовой характеристикой.

Устойчивость двустворчатых моллюсков к экстремальным факторам и ее зависимость от их экологических и морфофункциональных особенностей

Н.Ф.СМИРНОВА

(Гидрологический институт, Ленинград)

Resistance of Bivalvia to the extremal factors and its dependence on their ecological and morphofunctional peculiarities

N.F.Smirnova

Исследована устойчивость наиболее массовых двустворчатых моллюсков Белого и Японского морей и Рыбинского водохранилища к обсыханию, опреснению, осолонению и высоким температурам (целых организмов и тканей). Проведен анализ распространения, термопатии, солеустойчивости и морфологических характеристик, отражающих степень изолированности внутренних органов от воздействия внешней среды.

В результате исследования резистентности моллюсков к обсыханию показано, что каждый из изученных видов имеет определенный уровень устойчивости к этому фактору, который уменьшается у морских моллюсков в следующем порядке (в часах): *Mytilus edulis* (240), *Mya arenaria* (228), *Grenomytilus grayanus* (216), *Spisula sachalinensis* (168), *Arca boucardi* (156), *Modiolus difficilis* (120), *Patinopecten yessoensis* (60), *Macoma baltica* (60). Устойчивость пресноводных моллюсков к обсыханию уменьшается в последовательности: *Anodonta piscinalis* (264), *Unio pictorum* (240), *U. tumidus* (216), *Dreissena polymorpha* (120).

Результаты опытов по влиянию полного опреснения на морских моллюсков показали строгую специфичность выносливости к этому фактору. Наиболее устойчивыми оказались эврибионтные виды (в часах): *M.edulis* (288), *M.arenaria* (180), *Sp.sachalinensis* (156), *M.baltica* (96), а менее выносливыми — сублиторальные виды: *G.grayanus* (120), *M.difficilis* (60), *A.boucardi* (50), *P.yessoensis* (24). Из исследованных пресноводных моллюсков наиболее выносливыми к действию различных концентраций солей были особи *Dg.polyomorpha*; значительно хуже переносят воздействие даже незначительного осолонения уникониды, устойчивость которых к этому фактору уменьшается в ряду: *U.pictorum*, *U.tumidus* и *A.piscinalis*. Размах индивидуальной изменчивости устойчивости видов моллюсков к обсыханию, опреснению и солености убывает в той же последовательности, что и их устойчивость к этим факторам.

Опыты по теплоустойчивости мерцательного эпителия и целых ор-

ганизов молясков показали, что наиболее устойчивыми к действию экстремально высоких температур оказались субтропические виды: *Streblospio gigas*, *Anadara broughtoni*, *Barnea philippensis inornata*, *Mya japonica*, *Mytilus coruscus*. Несколько менее устойчивыми были клетки мерцательного эпителия и целого организма низкобореальных видов: *Patinorecten yessoensis*, *Swiftorecten swifti*, *Modiolus difficilis*, *Crenomytilus grayanus*. Литоральные виды *M. edulis*, *M. arenaria*, *M. baltica* имеют сходную высокую теплоустойчивость. Наиболее низкая резистентность к высоким температурам наблюдалась у бореально-арктического сублиторального вида *Tridonta borealis*. Теплоустойчивость пресноводных молясков убывает в ряду: *U. pictorum*, *U. tumidus*, *Sphaerium corneum*, *A. piscinalis* и *Dr. polymorpha*.

Проведенный анализ степени изолированности внутренних органов молясков от воздействия внешней среды, выраженной в процентном соотношении длины сифональных и биссусных вырезок к периметру всей раковины, показал, что лучше всего из всех исследованных морских молясков защищены жизненно важные органы у *M. edulis*, *Sp. aschalinensis*, *Cr. grayanus*, *M. difficilis*. Из пресноводных молясков наибольшая сомкнутость раковин наблюдалась у *Dr. polymorpha*.

С помощью корреляционных матриц и метода главных компонент рассмотрены взаимозависимость и степень значимости различных экологических и морфофункциональных характеристик в устойчивости видов к экстремальным факторам. В результате такого анализа показано, что диапазон наследственной температурной и соленостной выносливости определяет широту ареала видов и размах их распределения по вертикали; устойчивость разных видов молясков находится в прямой корреляции с их выносливостью к температуре и солености; устойчивость целых организмов молясков к изученным факторам зависит не только от их происхождения, распределения и экологии, но и от степени изолированности их жизненно важных органов раковинной от внешних воздействий, в то время как теплоустойчивость мерцательного эпителия определяется только термотолерантностью видов. У видов, отличающихся максимальной устойчивостью к обсыханию и различным соленостям, наблюдается и наибольшая индивидуальная изменчивость выживаемости при воздействии этих факторов.

Результаты исследований показали, что видоспецифичными являются не только теплоустойчивость тканей, но, при предварительном содержании молясков в одинаковых условиях, и теплоустойчивость целых организмов и их выносливость к обсыханию и изме-

нениям солености, что позволяет использовать эти показатели в качестве эколого-физиологических характеристик видов, пригодных наряду с другими признаками для их дифференциации.

**Влияние фенольной интоксикации на интенсивность дыхания моллюсков**

А.П.СТАДНИЧЕНКО, В.Л.ВЕСЕЛЬСКАЯ, Т.В.ГРОВОВА, О.И.КИРИЛЮК,  
В.И.МЕЛЬНИК, Ю.А.СТАДНИЧЕНКО

(Житомирский педагогический институт)

The effect of phenol intoxication on the intensity of  
respiration of molluscs

A.P.Stadnichenko, V.L.Veselskaya, T.V.Grobova, O.I.Kirilyuk,  
V.I.Melnik, Yu.A.Stadnichenko

Проблема борьбы с загрязнением водной среды предусматривает всестороннее исследование действия различных токсикантов на организм гидробионтов.

Нами изучено влияние различных концентраций фенола на интенсивность дыхания ряда унioniid. Выбор показателя для оценки патогенного воздействия токсиканта на моллюсков обусловлен тем, что количество поглощенного животными кислорода свидетельствует об общей интенсивности их обмена, а значит и о степени напряженности защитно-приспособительных процессов, протекающих в их организме.

В опытах использованы *Unio conus borysthenicus* Kob. и *Aplodonta cyncea* (L.) из р.Гушвы (Житомирская обл.). Исследована интенсивность дыхания моллюсков после часовой экспозиции в растворах фенола различной концентрации (50, 100, 200, 300, 400, 500, 1000 мг/л), а также при содержании их в растворе токсиканта (концентрация фенола - 50 мг/л) в течение 1, 2 и 5 сут. Определение кислорода в воде осуществлялось методом Винклера. Всего выполнено 1733 анализа. Поскольку из абиотических факторов на интенсивность дыхания животных очень большое воздействие оказывает температура окружающей среды, особое внимание при постановке эксперимента было уделено поддержанию постоянного температурного режима (температура растворов составляла +19-20°). Во всех опытах использованы животные, подвергнутые предварительной 5-6-суточной акклимации к условиям высушивания (моллюсков содержали в плоскодонных кюветах без воды).

В контроле зарегистрировано следующее потребление кислорода животными (мг  $O_2$ /ч на одну особь): для *A.cyncea* 0.059 ± 0.014,

для *U. cornu* -  $0.045 \pm 0.009$  при размахе колебания этого показателя от 0.009 до 0.098. Поглощение кислорода в пересчете на 1 г общего веса и веса мягких частей тела составляло у *A. cygnea*  $0.001 \pm 0.0004$  и  $0.002 \pm 0.0004$ , у *U. cornu* -  $0.0007 \pm 0.0001$  и  $0.002 \pm 0.0006$  соответственно. Низкие значения приведенных показателей в сравнении с таковыми, полученными другими исследователями (Иванчик, 1957, 1969), обусловлены, вероятно, снижением напряженности жизненных функций организма моллюсков, обусловленным длительным периодом их акклимация.

В растворах фенола с концентрациями 50 и 100 мг/л интенсивность дыхания моллюсков (на особь) значительно возрастает: в первом из них она повышается у *A. cygnea* в 5.5, а у *U. cornu* - в 4 раза, во втором - в 8.6 и в 11 раз соответственно. В более концентрированных растворах фенола (от 200 до 1000 мг/л) с повышением концентрации токсиканта отмечается неуклонное понижение интенсивности дыхания. Различия между опытом и контролем являются статистически достоверными ( $p > 99.9\%$ ) для концентраций фенола от 200 до 500 мг/л включительно. При концентрации 1000 мг/л потребление кислорода подопытными животными приближается к исходным значениям этого показателя.

Результаты исследования свидетельствуют о том, что при воздействии невысоких концентраций фенола (до 100 мг/л) в организме моллюсков развиваются защитно-приспособительные процессы, проявляющиеся, в частности, в повышении уровня поглощения кислорода. Более высокие концентрации фенола оказывают на организм моллюсков угнетающее воздействие, что находит свое выражение в понижении степени потребления кислорода этими животными. Аналогичным изменениям подвергается интенсивность дыхания моллюсков под воздействием некоторых иных токсических веществ, например растворов сернокислого железа и солевого аммиака (Гайдаш, Шматов, 1969).

Установлено (Смирнова, 1971), что улитки (*Unio pictorum*, *U. tumidus*, *Colletopterum piscinale*) при концентрациях фенола до 100 мг/л длительное время сохраняют жизнеспособность. Однако, несмотря на это, как показали наши исследования, моллюски в этих условиях не остаются безразличными к действию токсиканта, о чем свидетельствует статистически достоверное ( $p > 99.9\%$ ) возрастание интенсивности поглощения ими кислорода. Например, через сутки после затравки фенолом (50 мг/л) интенсивность дыхания *U. cornu* возрастает более чем в 2 раза против нормы. С увеличением срока экспозиции (наблюдения проводились до 5 сут) отмечается повышение названного показателя: через 2 сут он превышает норму в 3

раза, а через 5 сут - в 3.5 раза.

Патогенное воздействие фенола на организм моллюсков связано (Fries, Tripp, 1981) в первую очередь со сдвигами в функциях эпителиального барьера, обусловленными структурно-функциональными изменениями ряда цитоплазматических органелл. При этом мембраны и энергетические системы клеток продолжают функционировать.

Влияние трематодной инвазии на защитные свойства организма моллюсков

А.П.СТАДНИЧЕНКО, А.Б.БУБОН, Р.В.ЛИТВИНЧУК

(Литомирский педагогический институт)

The effect of Trematoda invasion on the defense mechanisms of molluscs

A.P.Stadnichenko, A.B.Bubon, R.V.Litvinchuk

Моллюски не образуют антител. Защитные способности этих животных обусловлены действием эпителиального барьера, неспецифических факторов гуморальной защиты и фагоцитирующих клеток (гемоцитов).

Гемоциты (амебоциты) пресноводных брюхоногих моллюсков представлены тремя типами клеток - прогемоцитами (агранулоцитами), возинофильными микрогранулоцитами и базофильными гранулоцитами. Распознают и фагоцитируют инородный материал прогемоциты и базофильные гранулоциты. Прогемоциты поглощают клеточный детрит, бактерии, одноклеточные грибы, а многоядерные плазмодии, формирующиеся из базофильных гранулоцитов, фагоцитируют фрагменты тканей.

Инвазия моллюсков партенитами трематод сопровождается лейкоцитозом (Lie et al., 1975; Jeong et al., 1980; Stumpf, Gilbertson, 1980, и др.), что связано с интенсивным функционированием продуцирующего гемоциты органа, расположенного между перикардием и почкой, функционирующего у зараженных особей и пребывающего в латентном состоянии у незараженных животных. Лейкоцитоз сочетается обычно с деградуацией фагоцитирующих гемоцитов, реализующих лизосомы (Foley, Cheng, 1977), и с возрастанием аминокатаболической активности плазмы гемолимфы моллюсков, что способствует, как полагают (Yoshino, Cheng, 1977), расщеплению инородных белков перед фагоцитозом.

Мы попытались выяснить, как влияет инвазия трематодами на способность гемоцитов моллюсков к фагоцитозу. Объектом исследования были *Planorbis purpuratus* (Müll.) и *Lymnaea fragilis* (L.) из водоемов Центрального Полесья, свободные от заражения и инвазии.

рованные партенитами трематод. Гемолимфу получали по разработанной нами методике (Стадниченко, 1969). В качестве фагоцитируемого материала использовали пивные дрожжи. Методика эксперимента и изготовления мазков заимствована у Фрайса и Триппа (Fries, Tripp, 1981).

Оказалось, что в случаях тяжелой инвазии при развитии в организме моллюсков общего патологического процесса происходит ослабление его защитных свойств. Это выражается, в частности, в понижении активности прогемоцитов. Например, у *L. fragilis*, свободных от инвазии, интактные прогемоциты, содержащие дрожжевые клетки, составляли около 58% от общего числа этих клеток их гемолимфы, в то время как у особей, инвазированных спороцистами *Opristhiglyphe galeae* Лоова, этот показатель снижался до 46% ( $p > 99.9\%$ ). При заражении *P. purpurea* партенитами *Cotylurus cornutus* Rud. также наблюдается тенденция к некоторому ослаблению способности к фагоцитозу у прогемоцитов, хотя оно и не так ярко выражено, как у инвазированных *L. fragilis*.

Базофильные гранулоциты, поглотившие дрожжевые клетки, составляют и у свободных от инвазии моллюсков, и у зараженных партенитами трематод около 40–50% от общего числа гемоцитов этой группы.

У инвазированных особей среди фагоцитирующих прогемоцитов возрастает доля тех из них, которые поглотили 1–2 дрожжевые клетки, в то время как доля прогемоцитов, поглотивших 3 и более дрожжевых клеток, заметно снижается. Для базофильных гранулоцитов отмечена обратная зависимость.

При инвазии трематодами ограничиваются способности к фагоцитозу каждого отдельно взятого гемоцита. Об этом свидетельствует тот факт, что у незараженных *L. fragilis* и *P. purpurea* максимальное отмеченное нами число дрожжевых клеток у интактных гемоцитов достигало 8, в то время как у инвазированных особей оно не превышало 4.

Влияние возраста и трематодной инвазии на содержание липидов в гемолимфе некоторых пресноводных моллюсков

О.В.ГУМИНСКИЙ

(Иттомирский педагогический институт)

The influence of age and invasion of Trematodes on content of lipids in hemolymph of some fresh-water molluscs

O.V.Guminsky

В литературе имеется ряд работ, выполненных гистохимическими методами, посвященных нарушению липидного обмена у моллюсков, инвазированных партенитами трематод. Утверждается, что при инвазии трематодами содержание липидов в гемолимфе моллюсков не уменьшается. Работ, посвященных этой теме, выполненных биохимическими методами, нет.

Материалом для нашей работы служили *Planorbis banaticus* (Lang), *P. purpura* (O.F.Müller), *P. cornutus* (Linné), собранные в сентябре-ноябре 1981 г. Около месяца моллюски содержались в аквариумах. В это время активно питались.

Определение общих липидов проводилось по несколько модифицированной нами методике Готлиба-Розе. Для анализа использовали гемолимфу, что исключало неточности, связанные с неравномерной локализацией общих липидов в тканях моллюска.

У исследованных моллюсков обнаружены партениты *Sergaria rugosa* La Val. (дочерние спороцисты на разных стадиях зрелости, церкарии; редко встречались метациеркарии).

Содержание общих липидов в гемолимфе всех исследованных нами моллюсков в пределах от 0.0002 до 1.60%; при средних значениях для зараженных: *P. banaticus*  $0.54 \pm 0.11$ , *P. purpura*  $0.63 \pm 0.10$ , *P. cornutus*  $0.36 \pm 0.04$ ; для незараженных: *P. banaticus*  $0.52 \pm 0.05$ , *P. purpura*  $0.38 \pm 0.03$ , *P. cornutus*  $0.41 \pm 0.02$ .

Исходя из результатов исследования, мы попытались выявить зависимость содержания общих липидов от возраста моллюсков. Поскольку определение возраста представителей сем. *Bulinidae* затруднено, мы разбили всю совокупность исследуемых моллюсков на 12 размерных групп (интервал 1 мм). Обнаружено, что с возрастом уменьшение общих липидов в гемолимфе как зараженных, так и незараженных моллюсков носит статистически достоверный характер. У зараженных моллюсков сравнивались группы с диаметром раковины 26-27 и 28-29 мм ( $p=95.2\%$ ), у незараженных - с диаметром раковины 20-23 и 28-31 мм ( $p=99.9\%$ ).

Содержание липидов у зараженных и свободных от инвазии моллюсков уменьшается с возрастом неравномерно. Кривая, отражающая

эту зависимость, имеет ярко выраженные пики и спады, причем для зараженных и незараженных моллюсков они наблюдаются в одних и тех же размерных группах (увеличение - 26-27, спад - 28-31 мкм). Однако статистически достоверный перепад в содержании общих липидов между этими группами выявлен только у зараженных моллюсков.

Это свидетельствует о том, что возрастные колебания содержания общих липидов выражены гораздо сильнее у моллюсков, зараженных паразитами трематод, чем у свободных от инвазии.

Эпibiонтные инфузории массовых видов моллюсков водоемов Молдавии

И.В.ШУБЕРНЕЦКИЙ

(Институт зоологии и физиологии АН МССР, Кишинев)

The epibiont ciliates from mass molluscs species of Moldavian reservoirs

I.V.Shubernetsky

Эпibiонтные инфузории (Ciliata, Peritricha) широко распространены в различных типах водоемов. Вместе с тем их фауна, количественное развитие и взаимоотношения с животными-носителями в нашей стране изучены крайне слабо. В период с 1972 по 1981 г. в проточно-руслевом Дубоссарском водохранилище, Кучурганском лимане-охладителе МГРЭС, в Днестре и других водоемах республики на наличие перитрих было обследовано 511 экз. моллюсков, относящихся к 9 наиболее массовым видам: *Dreissena polymorpha*, *Sphaeriatrum rivicola*, *Lymnaea stagnalis*, *Viviparus contectus*, *Valvata piscinalis*, *Litoglyphus naticoides*, *Theodoxus fluviatilis*, *Planorbis planorbis* и *Physa fontinalis*. Фауна эпibiонтов представлена 27 видами инфузорий, относящимися к 10 родам (*Trichodina*, *Scyphidia*, *Epistylis*, *Opercularia*, *Intrastylum*, *Vorticella*, *Carchesium*, *Zoothamnium*, *Cothurnia*, *Pyxicola*), однако значительного таксономического разнообразия достигают лишь два рода - *Vorticella* (10 видов) и *Zoothamnium* (5 видов). В отличие от других видов гидробионтов, являющихся субстратом для прикрепления кругоресничных инфузорий, таксономическое обилие последних на моллюсках во многом зависит от видовой принадлежности носителя. Наиболее разнообразен видовой состав эпibiонтов на *Dreissena polymorpha* (16 видов), *Lymnaea stagnalis* (13 видов) и *Viviparus contectus* (11 видов), а наименее - на *Physa fontinalis* (1 вид).

Специфичность фауны эпibiонтов к их носителям составляет всего 3.7% (1 вид - *Scyphidia physarum*) и значительно уступает дру-

гим гидробионтам, например ракообразным - 81% (55 видов). Наиболее велико сходство видового состава инфузорий, эпизобиотирующих на моллюсках, с таковыми на водных растениях. Так, 22 из 27 обнаруженных видов встречается на различных растениях и детрите и лишь 4 - на других видах водных беспозвоночных. Низкая специфичность к носителю изученных инфузорий объясняется малоподвижным образом жизни моллюсков, а также невысокой морфологической разчлененностью их тела. Подавляющее большинство инфузорий обитает на раковине и покрывающих ее обрастаниях, а у двустворчатых также и на бисоусных нитях. Лишь 3 вида (*Scyphidia phragum*, S. sp., *Trichodina* sp.) найдены непосредственно на теле моллюсков. Как и у других малоподвижных носителей, у моллюсков преобладают эпизобионты трибы *Contractilia* (66%), а количество колонимальных видов составляет 44%.

Определенный интерес представляет количественное развитие перитрих. Численность инфузорий на моллюсках в значительной мере зависит от типологических особенностей водоема и степени его загрязнения. Наибольшее количество эпизобионтов наблюдалось на одной особи носителя в Днестре - до 75 тыс. экз. и в Дубоссарском водохранилище - до 5 тыс. экз.

Существенное значение играет и сезонный фактор. В Днестре и в Кучурганском лимане-охладителе максимальное развитие инфузорий характерно для зимне-весеннего периода, а в Дубоссарском водохранилище - для весеннего и осеннего. На различных видах моллюсков количество инфузорий-эпизобионтов колеблется в значительных пределах. Максимальное количество эпизобионтов может достигать 5 тыс. экз. на *Lymnaea stagnalis* и *Physa fontinalis*, 6.5 тыс. экз. на *Littoglyphus naticoides*, 8.1 тыс. экз. на *Dreissena polymorpha*, 30 тыс. экз. на *Theodoxus fluviatilis*, 35 тыс. экз. на *Sphaeriastrium rivicola*, 75 тыс. экз. на *Viviparus costectus* и лишь немногим более 10 экз. на *Valvata piscinalis*.

Взаимоотношения между моллюсками и их эпизобионтами носят обычно форму типичного комменсализма, хотя возможно, что в случае массового развития инфузорий, последние оказывают и определенное отрицательное воздействие на носителей.

Экологические особенности распространения моллюсков в зонах ирригации

В.В.ГОРОХОВ

(Всесоюзный институт гельминтологии ВАСХНИЛ, Москва)

Ecologic peculiarities of molluscs spread in zones of irrigation

V.V.Gorokhov

Интенсивное развитие ирригации в условиях Средней Азии и других зонах страны с использованием новых строительных материалов ведет к быстрому освоению значительных территорий. Так, например, в Туркменской ССР протяженность оросительной и дренажной сети в 2 раза превышает длину всех рек республики. В значительной мере подобное явление сказывается и на распространении моллюсков, особенно сем. *Lymnaeidae*.

В целях снижения потерь воды строятся железобетонные лотки-водоводы (кавалы) с водовыпусками (гидрантами), из которых вода поступает на пастбища и поля. При обследовании лотков-водоводов в условиях юга Киргизии (Баткенский р-н Омской обл.) моллюсков *Lymnaea truncatula* обнаруживали на резиновых прокладках в стыках лотков, несмотря на течение воды со скоростью 0.4-0.6 м/с. В подобных местах образуются своеобразные завихрения воды, течение ее замедляется и *L. truncatula* удерживается на поверхности. В основном же моллюски *L. truncatula* (реже и *Physa acuta*) удерживаются в фетробразном слое толщиной до 0.5 см, покрывающем дно лотков, с плотностью заселения от 3 до 10 экз. на площади 10x10 см. Реже *L. truncatula* обнаруживали на стенках лотков. Наибольшая численность моллюсков отмечена в бетонных колодцах-водовыпусках; на 4 м периметра колодца обнаруживали в среднем 14-20 моллюсков. Широкое использование лотков-водоводов в Киргизии и других районах Средней Азии привело к тому, что *L. truncatula* имеет тенденцию к широкому расселению на территориях, где ранее она не обитала. Моллюски попадают в ирригационную сеть из мест водосбора в горных районах, на высоте более 2000 м. Естественные обитания этих моллюсков находятся в родниках, ручьях и мочажинах с рН воды 6. Течением ручьев моллюски с гор сносятся в долину в лотки-водоводы, по которым разносятся по всей Баткенской долине, где ранее этот моллюск не обитал. Строительство оросительной системы повлекло за собой широкое расселение этого моллюска и обусловило появление новой проблемы - фасциолеза. *L. truncatula* заселял поливаемые территории у населенных пунктов, на пшеничных и льняных полях, бетонные емкости для поения животных и нако-

пители питьевой воды с плотностью заселения 25-30 экз. на погонный метр, что в свою очередь вызывает ухудшение эпизоотологической и эпидемиологической обстановки по фасциолёзу. *L. auricularia*, вселившаяся в этот район, отмечена только в сбросных каналах с плотностью заселения от 1 до 10 экз. на 10 см<sup>2</sup>. Редко этот моллюск обнаруживали в лотках-водоводах. Виды *Planorbidae* найдены лишь у родников. Вблизи от водоемов не редка и *Xeropicta sandaharica* в виде локальных популяций. Подобную же картину можно встретить в Таласской и Чуйской долинах, где *L. truncatula* является преобладающим видом, за исключением ряда водоемов с широко распространенной *P. acuta*. В оросительных системах Каракалпакии и хаузах преобладает *L. auricularia* var. *persica*, крайне редка *L. truncatula*, так же как и виды *Planorbidae*. В то же время у арыков на растительности часто встречается *Macrochla-mys sogdiana* с плотностью поселения 10 экз./м<sup>2</sup>.

В Туркмении в оросительной сети, питаемой водой из Амударьи, преобладают моллюски из фауны этой реки. В каналах и арыках особенно широко расселен *L. auricularia* с плотностью популяции от 1 экз. на 10-15 пог. м до 100 экз. и более на 1 м<sup>2</sup> в более мелких арыках. *L. truncatula* обнаружена лишь на отмелях в арычной сети с pH воды 6, а *L. auricularia* - с pH 7. В подобных условиях не редка *P. acuta*, а у арыков отмечаются локальные популяции *Xeropicta sandaharica*. Тем не менее в равнинной части этой республики малакофауна бедна. В оросительных системах, питаемых из р. Мургаба обнаружены лишь *L. auricularia*. В оросительных системах, питаемых смешанной водой из Амударьи и Мургаба, преобладали виды из Амударьи. В этой зоне крайне редки *Planorbidae*.

Строительство оросительных систем в указанных зонах повлекло за собой расселение *Lymnaeidae* со значительной плотностью популяций, которые в этих системах нашли благоприятные экологические условия и тем самым вызвали появления заболеваемости фасциолёзом, что в свою очередь влечет за собой необходимость борьбы с моллюсками.

Влияние мелиорации земель на распространение моллюсков  
А.М.САЗАНОВ  
(Всесоюзный институт гельминтологии ВАСХНИЛ, Москва)  
The influence of melioration of soils on distribution of  
snails  
A.M.Sazanov

Мелиорация земель оказывает существенное влияние на распространение моллюсков, расширяя зоны их обитания (орошение и обводнение) или, наоборот, значительно ограничивая их (осушительные мелиорации). Это ярко прослеживается на примере некоторых моллюсков - промежуточных хозяев гельминтов, что определяет актуальность и практическое значение данного вопроса.

Сооружение оросительных систем ведет к возникновению новых водоемов. Эти водоемы, обязанные своим происхождением сознательной деятельности человека, отнесены Ладным (1950) к группе искусственных и рассматриваются как водоемы оросительных систем (оросительные каналы, рисовые поля, хауам, сбросные водоемы).

В процессе работы, проведенной в Ростовской обл. и Кашицкой АССР, нами обследованы все элементы оросительной системы, включая оросительную сеть и систему сброса воды. При этом отмечено, что оросительные и сбросные каналы заселяются в основном моллюсками двух видов - *Lymnaea ovata* и *Planorbis planorbis*, которых мы рассматриваем как типичных представителей фауны беспозвоночных для водоемов данного типа. Стационарность обитания их в этих водоемах подтверждается, в частности, наличием яйдекладок и новой генерации моллюсков.

*Lymnaea truncatula*, при очень редких случаях обнаружения малочисленных популяций этого вида в оросительных и сбросных каналах и сугубо временном существовании в них, рассматривается нами в качестве нетипичного (случайного) обитателя водоемов оросительной системы.

Наибольшая плотность *L. ovata* (до 400 экз./м<sup>2</sup>) свойственна участковым каналам, являющимся последним звеном постоянной оросительной системы. Здесь, по-видимому, создаются наиболее благоприятные условия для размножения моллюсков; не исключается также и возможность частичного перемещения их в эти каналы током воды из вытекающих звеньев оросительной сети. Хозяйственные и особенно межхозяйственные оросительные каналы, в силу их значительной заполненности водой, крутых береговых откосов и относительно большой скорости течения в период поливов, гораздо меньше или совершенно не заселены моллюсками. Такая же зависимость

степени заселенности ими от категориям каналов свойственна и водо-сборно-сбросной сети. Исключение могут представлять лишь те каналы, при строительстве или эксплуатации которых нарушены требования гидротехники.

Степень заселенности оросительной системы моллюсками определяется и качеством ремонтных работ, особенно тем, насколько тщательно проводится очистка каналов от ила и растительности. Замыление и зарастание их создают благоприятные условия для развития и размножения моллюсков.

Плотность популяции моллюсков, населяющих оросительные каналы, зависит также от частоты пропуска по ним воды, что связано в свою очередь с особенностями возделывания отдельных сельскохозяйственных культур.

На водный режим каналов оказывают влияние и климатические особенности года. Постоянное наличие воды или влажности может быть также результатом плохой герметичности затворов, отделяющих канал от питающей его магистрали. В каналах оросительной и сбросной сети в местах обитания моллюсков pH воды составлял 6.6-6.7.

Малакофауна рисовых полей, а также водоемов, связанных своим происхождением с оросительной системой, в обследованных нами зонах была представлена главным образом теми же двумя видами моллюсков - *L. ovata* и *P. planorbis*. Довольно часто здесь встречался обыкновенный прудовик (*Lymnaea stagnalis*).

Результаты работы, проведенной в Московской, Калининской и Калининградской областях, показали, что осушение как открытым, так и закрытым способами обеспечивает надежную ликвидацию забо-лоченности и связанных с ней биотопов пресноводных моллюсков. Единственными местами их обитания при том и другом способах осушения служат осушительные каналы (коллекторы).

Видовой состав моллюсков, населяющих осушительные каналы, богаче, чем это было отмечено нами для каналов оросительной сети. В них обнаружено 8 видов моллюсков: *L. stagnalis*, *L. palustris*, *L. truncatula*, *L. ovata*, *P. planorbis*, *Physa fontinalis*, *Planorbis cornutus* и *Bithynia leachi*.

Водный режим осушительных каналов непостоянен и в значительной степени зависит от климатических особенностей года (осадки, температура), что определяет фауну моллюсков и особенно плотность их популяций. На распределение моллюсков влияет и характер почвы.

Наиболее благоприятные условия для обитания *L. truncatula* создаются в каналах или на отдельных участках их с глинистым или илистым грунтом, небольшим слоем воды и пологими склонами.

Влияние сброса подогретых вод Молдавской ГРЭС на состав, биотопическое распределение и развитие моллюсков в Кучурганском лимане-охладителе

М.З.ВЛАДИМИРОВ

(Институт зоологии и физиологии АН МССР, Кишинев)

The influence of Moldavian power station warmed up waters flow on molluscs composition, biotopical distribution and development in Kuchurgan estuary-cooler

M.Z.Vladimirov

За последние годы с увеличением теплового пресса на экосистему Кучурганского лимана-охладителя Молдавской ГРЭС произошло упрощение структуры ведущих компонентов бентических биоценозов, включая моллюсков, которые очень чувствительны к повышению температуры воды. В результате, по наблюдениям за 1976-1982 гг., фауна моллюсков в лимане насчитывает всего 23 вида против 37 в 1964-1970 гг., на первом этапе становления его как водоема-охладителя (Ярошенко, 1973).

Под влиянием нарастающего теплового воздействия на состав гидробиофауны лимана исчезли некоторые виды моллюсков (*Adacna laeviscula fragilis*, *Hypanis colorata*, *Sphaerium solidum*, *Pisidium amicum*, *Gyraulus albus* и др.). Численность популяций ряда видов (*Fagotia acicularis*, *P. asperi*, *Theodoxus danubialis*, *Turricaria caesia lineata*, *Bithynia tentaculata* и др.) в лимане-охладителе резко сократилась, и некоторые из них находятся на грани исчезновения.

Доминантными оказались отдельные теплолюбивые виды моллюсков с широким адаптивным потенциалом (*Dreissena polymorpha*, *Theodoxus fluviatilis*, *Hypanis pontica*, *Lymnaea peregra* и др.), способные выживать при температуре воды 30-32°.

В зоне активной циркуляции сбросных теплообменных вод в низовье лимана, по сравнению с верховьем (контрольный слабоподогреваемый участок), количественное развитие многих видов подавлялось, так как повышение температуры отрицательно влияет на их воспроизводство. В частности, если в верховье лимана средняя плотность дрейссены за вегетационный период 1981 г. на заиленных грунтах достигла 2435 экз./м<sup>2</sup> при биомассе 981.2 г/м<sup>2</sup>, то в низовье лимана эти показатели не превышали 109 экз./м<sup>2</sup> и 32.8 г/м<sup>2</sup>. Объясняется это, по-видимому, еще и ограниченным выносом велигеров дрейссены в нижний участок лимана, поскольку значительная их доля гибнет после прохождения трубок конденсаторов, а также оседает в сбросном канале (плотность дефинитивных стадий

достигает в летнее время 35 тыс. экз./м<sup>2</sup> с биомассой 8.6 г/м<sup>2</sup>), а затем в массе отмирает при повышении температуры воды выше 32°. При такой температуре в сбросном канале летом встречаются *Physella integra* (максимальная плотность 6 экз./м<sup>2</sup>, биомасса 0.2 г/м<sup>2</sup>), *Lymnaea stagnalis* (до 18 экз./м<sup>2</sup>, 0.6 г/м<sup>2</sup>), *Theodoxus fluviatilis* (до 90 экз./м<sup>2</sup>, 10.5 г/м<sup>2</sup>).

В зоне влияния сбросных теплых вод в нижнем участке лимана средняя численность *Th. fluviatilis* на песчано-каменном биотопе составляет 12 экз./м<sup>2</sup> (биомасса 0.9 г/м<sup>2</sup>), а в верховье - 24 экз./м<sup>2</sup> (биомасса 1.4 г/м<sup>2</sup>). Этот вид доминирует среди моллюсков на макрофитах, обильно представленных в лимане-охладителе.

На илисто-песчаных грунтах почти по всей акватории лимана обитает *Hydras pontica* (максимальная плотность 40 экз./м<sup>2</sup>, биомасса 28 г/м<sup>2</sup>), *Viviparus contectus* (27 экз./м<sup>2</sup>, 186.7 г/м<sup>2</sup>), *Borysthenia paticina* (66 экз./м<sup>2</sup>, 4.8 г/м<sup>2</sup>), *Lithoglyphus naticoides* (45 экз./м<sup>2</sup>, 5.2 г/м<sup>2</sup>). Некоторые виды моллюсков встречаются лишь на участках, примыкающих к зонам активной циркуляции термальных вод (*Turricaspiia caspia lineata*, *Bithynia tentaculata* и др.), но их популяции малочисленны.

В связи с планируемым расширением мощности Молдавской ГРЭС и дальнейшим нарастанием теплового воздействия на экосистему лимана, следует ожидать новых изменений в структуре и количественном развитии моллюсков, но ведущая роль в экосистеме сохранится за теплолюбивыми оксифильными каспийскими видами (дрейссена, теодоксус и др.).

Поиск биологического ограничения численности *Lymnaea truncatula* (Müller, 1774)

В.В.ГОРЧАКОВ, А.М.САЗАНОВ

(ИВМИ Нечерноземной зоны РСФСР ВАСХНИЛ, Горький;

Всесоюзный институт гельминтологии ВАСХНИЛ, Москва)

Research for biological control of *Lymnaea truncatula*

(Müller, 1774)

V.V.Gorchakov, A.M.Sazanov

Возрастающая актуальность проблемы охраны окружающей среды побуждает исследователей к поиску «нехимических» способов регуляции численности моллюсков - промежуточных хозяев гельминтов.

В последнее время опубликована серия работ Ронделанда (Rondeland, 1975-1982) об успешном использовании наземного психрофильного моллюска *Zonitoides nitidus* (Müller, 1774) в целях

биологического контроля над численностью промежуточного хозяина фасциолы обыкновенной - малого прудовика (*Lymnaea truncatula*). Следует заметить, что опыты и наблюдения по элиминации малого прудовика проводились в водоемах временного типа. Однако при исследованиях долговременных культурных пастбищ (ДКП) Волго-Ватского района в течение 1977-1979 гг. мы обнаруживали этого моллюска преимущественно в каналах-собираателях открытой осушительной сети ДКП. Данные биотопы отличало постоянство гидрологического режима, более высокий уровень снежного покрова, повышенные температуры. В связи с этим возник вопрос, может ли *Z.nitida* обитать в мелiorативных каналах и питаться малым прудовиком.

В июне 1979 г. поставили опыт в биотопе малого прудовика, расположенном на участке канала-собираателя, в который интродуцировали *Z.nitida*, разместив их по обоим берегам канала, численность в 2 раза меньшей, чем *L.truncatula*. Зонитиды прижились и стали размножаться. Хищническая деятельность их выражалась в нападении на прудовиков и поедании особей величиной менее 2 мм. К октябрю численность малого прудовика на опытном участке, в сравнении с контролем, была снижена на 65-66%. Популяция состояла преимущественно из взрослых моллюсков. Положительные результаты данного опыта в первый год вселения *Z.nitida* в биотопы *L.truncatula* сходны с данными Ронделанда. Однако при интродукции этого моллюска в каналы осушительной сети пастбищ необходимо учитывать то обстоятельство, что *Z.nitida* является промежуточным хозяином для *Muellerius capillaris* и *Dicrocoelium lanceatum* - возбудителей гельминтозов сельскохозяйственных животных.

Трофические связи моллюсков с земноводными в пойме нижнего Днестра

Ф.В.КОЗАРЬ, Ф.А.ГОНТЯ

(Тираспольский педагогический институт)

Trophic links of the molluscs and amphibians of the lower Dniester

F.V.Kozar, F.A.Gontya

Исследования проводились в 1980-1981 гг. в пойме нижнего течения Днестра. Было изучено содержимое 369 желудков следующих видов амфибий: лягушки озерной, тритона гребенчатого, жерлянки краснобрюхой и чесночницы обыкновенной - методом прижизненного извлечения пищевого комка (Булахов, 1976). Материал собирали с

марта по ноябрь в одно и то же время суток (с 21.00 по 2.00 ч), что позволяет объективно оценить биологическую значимость моллюсков в питании амфибий на протяжении всего их активного периода жизнедеятельности. При определении биологического значения моллюсков в пище амфибий кроме применения классических показателей встречаемости и количества съеденных улиток (в % от общего числа экземпляров всех животных, употребляемых в пищу амфибиями) мы пользовались показателем биомассы съеденного корма.

Весной брюхоногие моллюски в питании озерной лягушки занимают второе место после насекомых. В этом сезоне моллюски представлены в пищевом рационе лягушек 3 видами: сукцинеидами (*Succinea elegans* Risso, *S. putris* L.) и зонитидами (*Retinella nitens* Mich). Доля моллюсков, являвшихся во всех сезонах вторым кормом по своему значению в питании озерных лягушек, от сезона к сезону меняется. Сезонные изменения потребления моллюсков в их питании носят четкую закономерность. Весной доля моллюсков в питании лягушек наибольшая — 19.8% по биомассе, 26.5% по встречаемости и 30.1% от общего числа съеденных пищевых объектов. Полученные данные объясняются тем, что весной, при большей влажности почвы и воздуха, плотность моллюсков выше (200 экз./м<sup>2</sup>), по сравнению с летним сезоном (15–20 экз./м<sup>2</sup>), — с одной стороны, а с другой — весной энтомофауна еще бедна и выбор у амфибий в пище невелик. Летом, оставаясь также на втором месте по своей значимости в пищевом рационе лягушек, доля моллюсков уменьшается: 15.3% по биомассе, 4.2% по встречаемости и 4.5% от общего числа съеденных животных. Приведенные цифры указывают на незначительное колебание величины показателя биомассы съеденных амфибиями моллюсков, в отличие от остальных показателей. Это объясняется тем, что основой биомассы моллюсков в пище лягушек весеннего сезона являются сукцинеиды и зонитиды, масса которых невелика (0.3–0.4 г/экз.), лесной слизень *Derogaster laevis* (Müll.) в их питании в это время отсутствует. В летнем сезоне появление в пищевом рационе амфибий лесного слизня с одновременным снижением количества съеденных сукцинеид и зонитид не приводит к резким отличиям величины данного показателя между весенним и летним сезонами.

Осенью доля моллюсков, по сравнению с летним сезоном, несколько увеличивается: 7.2% против 4.2% по встречаемости, 6.2% против 4.5% по количеству съеденных экземпляров животных, хотя биомасса съеденных амфибиями моллюсков уменьшается до 3.4% против 15.3%. Снижение данного показателя объясняется выпадением из пищевого рациона лягушек лесных слизней, которые имеют большую биомассу (0.5–1.3 г/1 экз.) по сравнению с сукцинеидами и

зонитидами.

Весной моллюски в питании гребенчатого тритона по всем показателям занимают первое место: 64.1% по биомассе, 84.7% по встречаемости и 82.1% по числу съеденных экземпляров животных. Примечательно, что доля моллюсков в его питании на протяжении лета и осени не претерпевает существенных колебаний. Летом и осенью значения этих показателей следующие: 55.3, 76.1 и 73.2%; 61.3, 79.1 и 80.9% соответственно. Доля моллюсков в питании краснобрюхой жерлянки в весенний период составляет: 48.1, 55.0 и 48.1%; летом и осенью 31.3, 30.0 и 28.7%; 33.4, 31.3 и 30.4% соответственно. У чесночницы обыкновенной величина показателей наименьшая: весной 11.1, 14.3 и 10.0%; летом 6.4, 5.5 и 7.8%; осенью 7.1, 6.4 и 7.9%.

Значимость моллюсков в питании амфибий зависит от степени «наземности» амфибий, уменьшаясь на протяжении всех сезонов в сторону от полуводных к наземным экологическим группам амфибий. Сходность сезонной динамики изменений доли моллюсков в пищевом рационе рассмотренных видов амфибий проявляется в уменьшении их потребляемости амфибиями летом, по сравнению с весной, с последующим незначительным увеличением к осени. Характер сезонной динамики доли моллюсков в питании рассмотренных видов амфибий является следствием, с одной стороны, сезонных изменений в распределении, численности и биомассы моллюсков в пойме нижнего течения Днестра, с другой – принадлежностью и спецификой трофики конкретной экологической группы амфибий.

Значение водорослей в питании наземных моллюсков Succineidae в условиях Каневского заповедника

А.В.КОРИКИН, И.Ю.КОСТИКОВ

(Киевский университет)

The importance of algae for succineid molluscs feeding under conditions of Kaniv reserve

A.V.Korzyushin, I.Yu.Kostikov

Некоторые особенности экологии сукцинеид, в частности высокая гидрофильность и амфибиотический образ жизни большинства видов, тесная связь с поверхностью почвы, позволяли предполагать, что водоросли, как почвенные, так и водные, могут иметь существенное значение в их питании. Для проверки этого и выяснения соотношения различных компонентов в питании сукцинеид в семи различных биотопах заповедника было собрано несколько десятков моллюсков

всех четырех обитающих здесь видов семейства: *Succinea putris*, *Succinella oblonga*, *Oxyloma elegans*, *O. sagaii*. Исследовалось под микроскопом содержимое пищеварительного тракта от глотки до места впадения протоков пищеварительной железы.

Анализ состава этих проб показал, что основными пищевыми объектами для сукцинеид служат высшие растения и их остатки, водоросли и грибы. Водоросли играют значительную роль в питании всех изученных видов, причем у некоторых особей эоб был полностью забит их клетками. По-видимому, в некоторых биотопах они служат важнейшим источником пищи для этих моллюсков. В содержимом пищеварительного тракта сукцинеид обнаружены представители 56 видов из пяти отделов водорослей: сине-зеленые - 5, эвгленовые - 1, зеленые - 19, желто-зеленые - 8 и диатомовые - 23 вида. Основное значение в питании моллюсков имеют зеленые, преимущественно представители порядка *Chlorococcales*, и диатомовые водоросли. Они представлены наибольшим количеством видов и преобладают по численности клеток. Среди этих водорослей выявлены как почвенные, так и типично водные формы; соотношение тех и других зависит от характера биотопа, в котором собраны моллюски. Однако без специального изучения альгофлоры, в частности пространственного распределения водорослей в местах обитания сукцинеид, делать какие-либо выводы о способе питания последних преждевременно.

Продолая анализ состава пищи 17 экз. сукцинеид из различных биотопов. Эти данные показывают, что состав пищи моллюсков одного вида в биотопах разного типа заметно отличается, и напротив, питание разных видов, обитающих в одном биотопе, оказалось сходным. По-видимому, у этих моллюсков отсутствует узкая пищевая специализация. Однако с учетом данных о биотопической приуроченности отдельных видов этого семейства можно сделать вывод, что питание водорослями наиболее характерно для *O. sagaii*, особенно тесно связанной с влажной почвой, *S. putris* и *S. oblonga* в типичных местообитаниях (влажные луга или лесная подстилка, соответственно) питаются в основном высшей растительностью, хотя и в этом случае водоросли присутствуют в их рационе.

Таким образом, полученные нами данные позволяют составить представление о качественном составе пищи сукцинеид, и в частности о видовом составе поедаемых ими водорослей.

|                                                                                                                                                                                                                                   |     |
|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| Алдеева-Марковская Е.Б. О биоценотических взаимоотношениях<br>двустворчатых моллюсков <i>Crenomytilus grayanus</i> (Dunker)<br>и <i>Modiolus difficilis</i> (Kuroda et Habe) в заливе<br>Петра Великого (Японское море) . . . . . | 175 |
| Алимов А.Ф., Аракелова Е.С. Плодовитость и развитие пресно-<br>водных моллюсков . . . . .                                                                                                                                         | 212 |
| Альмухамбетова С.К. О биотопическом распространении <i>Pupill-<br/>oidea</i> в горных системах Тянь-Шаня . . . . .                                                                                                                | 158 |
| Амитров О.В. Насколько наши коллекции отражают истинный<br>состав комплексов (на примерах по палеогеновым гастро-<br>подам) . . . . .                                                                                             | 39  |
| Андрусенко Н.А. К современному географическому распростра-<br>нению солоноватоводных моллюсков рода <i>Caspihydrobia</i><br>на территории Центрального Казахстана . . . . .                                                       | 127 |
| Антипова Т.В., Нейман А.А. Распределение возрастных групп<br>некоторых видов двустворчатых моллюсков в юго-восточ-<br>ной части Баренцева и в Карском море . . . . .                                                              | 168 |
| Антонов П.И. Изменчивость морфологических признаков<br><i>Dreissena polymorpha</i> (Pallas) в различных участках ее<br>ареала . . . . .                                                                                           | 64  |
| Бергер В.Я., Ярославцева Л.М., Ярославцев П.В. Дифференци-<br>ация систем приспособления моллюсков сем. <i>Testuridae</i><br>к экстремальным и умеренным соленостям среды . . . . .                                               | 195 |
| Березкина Г.В. Гаметогенез и некоторые особенности гермафро-<br>дитизма у лимнеид . . . . .                                                                                                                                       | 208 |
| Березкина Г.В., Старобогатов Я.И. Самооплодотворение в раз-<br>множении пресноводных пульмонат . . . . .                                                                                                                          | 203 |
| Богданов И.П. Значимость признаков в диагностике моллюсков<br>рода <i>Oenopota</i> (Gastropoda, Turridae) . . . . .                                                                                                               | 51  |
| Брегман Ю.Э., Гуйда Г.М. Экология и развитие личинок при-<br>морских гребешков в лабораторной культуре . . . . .                                                                                                                  | 191 |
| Булатов К.В. Хромосомный полиморфизм черноморской мидии<br>( <i>Mytilus galloprovincialis</i> Lam.) . . . . .                                                                                                                     | 71  |
| Валовая Н.А. К вопросу о существовании мидии и митилястера в<br>прибрежной зоне Черного моря . . . . .                                                                                                                            | 164 |
| Викторовская Г.И. Морфологическая характеристика хромосом<br>некоторых промысловых моллюсков . . . . .                                                                                                                            | 73  |
| Владимиров М.З. Влияние сброса подогретых вод Молдавской<br>ГРЭС на состав, биотопическое распределение и развитие                                                                                                                |     |

|                                                                                                                                                                          |     |
|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| моллюсков в Кучурганском лимане-охладителе . . . . .                                                                                                                     | 240 |
| Волова Г.Н. Фауна и распределение двустворчатых моллюсков в северной и западной частях Охотского моря . . . . .                                                          | 86  |
| Вольвич Л.И., Мирошниченко М.П., Скабичевский Б.О. К вопросу об определении продукции некоторых видов <i>Unio</i> и <i>Anodonta</i> в Цимлянском водохранилище . . . . . | 215 |
| Ворокина А.А. Двустворчатые моллюски семейств <i>Musculidae</i> и <i>Musculanidae</i> в верхнекайнозойских отложениях Юга СССР . . . . .                                 | 87  |
| Галкин Ю.И. Колебания климата и распространение <i>Iothia fulva</i> (Müller) (Gastropoda, Lepetidae) . . . . .                                                           | 94  |
| Галкина В.Н. Участие моллюсков <i>Mytilus edulis</i> в круговороте органического вещества в прибрежной зоне моря . . . . .                                               | 181 |
| Гладенков Ю.Б. Плиоценовые и эоплейстоценовые комплексы моллюсков окраинных бассейнов Северитихоокеанской области: их распространение и эволюция . . . . .               | 97  |
| Гоголев А.Ю. Особенности роста <i>Modiolus difficilis</i> (Bivalvia, Mytilidae) на грунтах различной плотности . . . . .                                                 | 177 |
| Гоголев А.Ю. Экологическая дивергенция <i>Modiolus difficilis</i> и <i>Crenomytilus grayanus</i> (Bivalvia) . . . . .                                                    | 173 |
| Гоним П.Ф. Формирование понтической пресноводной фауны на территории Южной Украины и Молдавии . . . . .                                                                  | 119 |
| Гоним П.Ф., Зосимович В.Ю., Куличенко В.Г., Савронь Э.Б. История формирования малакофауны олигоцен-миоцена Северной Украины . . . . .                                    | 118 |
| Голиков А.Н., Сиренко Б.И. К построению системы брихоногих моллюсков отряда <i>Naticiformes</i> холодных и умеренных вод северного полушария . . . . .                   | 26  |
| Голиков А.Н., Скарлато О.А., Федяков В.В. Раковинные брихоногие и двустворчатые моллюски Белого моря и их экологические особенности . . . . .                            | 81  |
| Гонтя Ф.А. Распределение и динамика численности моллюсков биоценозов Дубоссарского водохранилища . . . . .                                                               | 112 |
| Горахов В.В. Экологические особенности распространения моллюсков в зонах ирригации . . . . .                                                                             | 236 |
| Горчаков В.В., Сазанов А.М. Поиск биологического ограничения численности <i>Littoraea truncatula</i> (Müller, 1774) . . . . .                                            | 241 |
| Горячев В.Н. Становление фауны брихоногих моллюсков рода <i>Neptunea</i> Röding, 1798 (Gastropoda, Buccinidae) . . . . .                                                 | 92  |
| Гульбин В.В., Малюткина М.В. Раковинные брихоногие моллюски северной части Японского моря . . . . .                                                                      | 89  |
| Гульбин В.В., Чан Дин Нам. Брихоногие моллюски литорали южной части Вьетнама . . . . .                                                                                   | 91  |

|                                                                                                                                                                      |     |
|----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| Гуминский О.В. Влияние возраста и трематодной инвазии на содержание липидов в гемолимфе некоторых пресноводных моллюсков . . . . .                                   | 233 |
| Гундризер В.А. Эколого-географические особенности малакофауны нижнего Енисея . . . . .                                                                               | 137 |
| Долгих В.Н. Состав и распространение семейства Pisidiidae в западносибирской части Субарктики . . . . .                                                              | 44  |
| Дрегольская И.Н. Соотношение между генетической и случайной изменчивостью плодовитости <i>Lymnaea fragilis</i> (L.) из двух водоемов Ленинградской области . . . . . | 60  |
| Кусупова А.К. К изучению наземных моллюсков Байнаульских гор (Казахский мелкосопочник) . . . . .                                                                     | 157 |
| Загорская Е.П. Видовой состав и распространение моллюсков семейства Pisidiidae в Куйбышевском водохранилище . . . . .                                                | 121 |
| Загубиженко Н.И. Малакофауна пойменных озер степного Приднепровья . . . . .                                                                                          | 109 |
| Замиятская Е.К. Распределение моллюсковых танатоценозов и исходных комплексов (современных сообществ) Среднего Каспия . . . . .                                      | 98  |
| Затравкин М.Н. Unionidae фауны СССР и их роль как промежуточных хозяев и элиминаторов трематод . . . . .                                                             | 40  |
| Затравкин М.Н., Богатов В.В. К фауне моллюсков бассейна среднего течения Буреи . . . . .                                                                             | 145 |
| Эдун В.Н., Васкес-Гонсалес М.-М. Малакофауна подстилки экосистем лесов Предкарпатя . . . . .                                                                         | 149 |
| Зубкова Е.И., Тодеран И.К. О роли Dreissena polymorpha в биогенной миграции микрореагентов экосистемы Кучурганского лимана . . . . .                                 | 222 |
| Зыкин В.С. К истории пресноводной малакофауны палеоцена и эоценоцена юга Западной Сибири . . . . .                                                                   | 142 |
| Иванов А.И., Боровинский П.Г., Пляскин М.Е. Интенсивность дыхания и поддерживающие пищевые рационы черноморских мидий . . . . .                                      | 190 |
| Иванов Д.Л. К вопросу о единстве Amphineura (Mollusca) . . . . .                                                                                                     | 3   |
| Иванчик Г.С., Юрчик М.И. Пресноводные моллюски Касперовского водохранилища . . . . .                                                                                 | 114 |
| Исатуллаев З.И. Экологические группировки пресноводных моллюсков Средней Азии . . . . .                                                                              | 132 |
| Исатуллаев З.И., Старобогатов Я.И. Зоогеографическая характеристика и история малакофауны пресных и солоноватых вод Средней Азии . . . . .                           | 130 |
| Казанников Е.А. К формированию малакофауны артезианских водо-                                                                                                        |     |

|                                                                                                                                                                                                 |     |
|-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| емов Прикаспийской низменности . . . . .                                                                                                                                                        | 122 |
| Кантор Ю.И. Изменчивость радулы и ее таксономическая ценность для Buccinidae (Gastropoda, Pectinibranchia) . . .                                                                                | 49  |
| Кантор Ю.И. Предварительные данные по питанию некоторых видов переднежаберных моллюсков семейства Buccinidae, подсемейства Volutorinae . . . . .                                                | 196 |
| Клячко С.И. Особенности изотопного состава углерода ( $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ) карбоната раковин некоторых морских моллюсков. . .                                                        | 166 |
| Кодолова О.П., Логвиненко Б.М. Об уровне электрофоретического сходства между мигренами некоторых наземных моллюсков из рода Bradybaena . . . . .                                                | 76  |
| Коварь Ф.В., Гонти Ф.А. Трофические связи моллюсков с земноводными в пойме нижнего Днестра . . . . .                                                                                            | 242 |
| Комедантов А.Ю. Соленостная зависимость поглощения растворенного в воде глицерина тремя видами дальневосточных эстуарных двустворчатых моллюсков . . . . .                                      | 170 |
| Кориншин А.В., Костиков И.Ю. Значение водорослей в питании наземных моллюсков Succineidae в условиях Каневского заповедника . . . . .                                                           | 244 |
| Кривошеина Л.В. Изменение малакофауны бассейна верхнего Иртыша . . . . .                                                                                                                        | 125 |
| Круглов Н.Д. Специфичность моллюсков к заражению личинками трематод как метод систематики лимнейд . . . . .                                                                                     | 46  |
| Круглов Н.Д., Старобогатов Я.И. Эндемичные Lymnaea подрода Peregrina в Сибирской подобласти Палеарктики . . .                                                                                   | 139 |
| Круглов Н.Д., Яковлева М.А. Гистологическое строение ово-тестиса Lymnaea stagnalis L. на разных стадиях репродуктивного цикла . . . . .                                                         | 207 |
| Крылова Л.И. Малакофауна антропогена Южного Зауралья . . . .                                                                                                                                    | 143 |
| Кудинская Е.В. Связь жизненного цикла микроспоридии Steinhausia mytilorum (Field, 1924), паразитирующей в черноморской мидии Mytilus galloprovincialis Lam., с половым циклом хозяина . . . . . | 188 |
| Кудинский О.Ю., Мартынова Н.В. Состояние половой железы черноморской мидии из прибрежной зоны Одесского залива . .                                                                              | 186 |
| Кузьмович Л.Г. Пресноводные моллюски в биоценозах рыбоводческих водоемов запада Подольской возвышенности . . . .                                                                                | 110 |
| Лавина О.В. Биотопическое распределение и возрастная структура речной живородки в Киевском водохранилище . . . . .                                                                              | 200 |
| Левко Ю.В., Соловкина Л.Н. Биотопическое распределение и кормовое значение пресноводных моллюсков бассейна р. Печоры . . . . .                                                                  | 197 |

|                                                                                                                                                                                                                                 |     |
|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| Ляхарев И.М., Миничев Ю.С. Слизни как один из главных типов организации бриконогих моллюсков . . . . .                                                                                                                          | 32  |
| Ляхарев И.М., Шилейко А.А. Основные тенденции в эволюции Succineidae (Pulmonata) . . . . .                                                                                                                                      | 36  |
| Логвиненко Б.М., Иконова В.А. Сравнительный анализ общих белков различных органов и тканей моллюсков Unionidae европейской части СССР . . . . .                                                                                 | 77  |
| Лукашева Т.А. Поток энергии через поселения черноморской мидии . . . . .                                                                                                                                                        | 187 |
| Макарова Л.Г. Экспериментальное исследование энергообмена приморского гребешка <i>Ratinorostea yessoensis</i> (Jay) (Bivalvia) . . . . .                                                                                        | 192 |
| Малахов В.В., Медведева Л.А. К вопросу об эволюции личиночных форм у двустворчатых моллюсков . . . . .                                                                                                                          | 14  |
| Мартинсон Г.Г., Толстикова Н.В. История формирования пресноводной малакофауны мезокайнозой . . . . .                                                                                                                            | 102 |
| Масленикова Л.А. Сперматогенез у <i>Anadara broughtoni</i> (Schrenck) (Bivalvia) . . . . .                                                                                                                                      | 172 |
| Матёнки П.В. Перспективы исследования популяционной структуры видов моллюсков для паразитологии . . . . .                                                                                                                       | 79  |
| Матёнки П.В., Пахорукова Л.В., Уголкина Н.Г., Махеева В.М., Широкова М.А. Опыт исследования внутривидового полиморфизма наземных моллюсков и реальность теломного-географических экстраполяций полученных результатов . . . . . | 78  |
| Мельничук Н.В. Закономерности распространения моллюсков в ископаемых почвах плейстоцена Украины . . . . .                                                                                                                       | 153 |
| Миничев Ю.С. Особенности эволюции кутикулярных образований пищеварительного аппарата заднежаберных моллюсков . . . . .                                                                                                          | 28  |
| Мотуз В.М. Пресноводные моллюски плейстоцена Белоруссии . . . . .                                                                                                                                                               | 116 |
| Наумов А.Д. К изучению <i>Portlandia aestivalis</i> (Mossawitsch) . . . . .                                                                                                                                                     | 171 |
| Наумова Л.А., Ставинская А.М., Игумнова Л.В. Видовой состав и особенности биотопического распространения пресноводных моллюсков Припятского Полесья . . . . .                                                                   | 106 |
| Новиков Е.А. Итоги изучения пресноводных моллюсков Западной Сибири . . . . .                                                                                                                                                    | 135 |
| Островская Р.М., Побережный Е.С., Петренко Н.К. Использование байкальских эндемичных моллюсков как объекта цитогенетического мониторинга . . . . .                                                                              | 70  |
| Пахорукова Л.В. Генотипический анализ некоторых форм наземных моллюсков Тянь-Шаня . . . . .                                                                                                                                     | 80  |
| Плигин Ю.В. Современное распространение моллюсков понто-                                                                                                                                                                        |     |

|                                                                                                                                                                                                                 |     |
|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| каспийского комплекса в Днепровских водохранилищах . . .                                                                                                                                                        | 107 |
| Побережный Е.С., Даубан Т.А., Островская Р.М. Спонтанная полиплоидия у байкальских моллюсков рода <i>Benedictia</i> ( <i>Gastropoda</i> , <i>Prosobranchia</i> ) . . . . .                                      | 67  |
| Побережный Е.С., Петренко Н.К., Островская Р.М. Кариологическое исследование 10 видов байкальских эндемичных моллюсков ( <i>Gastropoda</i> , <i>Prosobranchia</i> ) . . . . .                                   | 68  |
| Полищук В.В. Малакологические подтверждения значительного подъема уровня Черного моря в голоцене . . . . .                                                                                                      | 101 |
| Попов С.В. Солоноватоводные фауны моллюсков ранних этапов развития Восточного Паратетиса . . . . .                                                                                                              | 100 |
| Правдухина О.Ю., Кодолова О.П., Логвиненко Б.М. Пространственная и возрастная изменчивость моллюска <i>Ratinopecten uvaensis</i> (Jay) по биохимико-генетическим маркерам и морфологическим признакам . . . . . | 193 |
| Присяжний В.А. Наземные моллюски неогена юго-восточного Казахстана . . . . .                                                                                                                                    | 160 |
| Протасов А.А., Афанасьев С.А., Иванова О.О. Распределение и роль <i>Dreissena polymorpha</i> в перифитоне водоема-охладителя Чернобыльской АЭС . . . . .                                                        | 220 |
| Розуменко А.Г. Моллюски верхнего Днепра . . . . .                                                                                                                                                               | 104 |
| Ромейко Л.В., Каменев Г.М. Зонально-географическая и вертикальная структура фауны <i>Bivalvia</i> северо-западной части Японского моря . . . . .                                                                | 84  |
| Рымжанов Т.С. Изменчивость некоторых среднеазиатских видов <i>Bradybaenidae</i> . . . . .                                                                                                                       | 74  |
| Садыхова И.А., Буяновский А.И. Данные по распределению и осадению личинок мидий в Баренцевом море (губа Зеленецкая Западная) . . . . .                                                                          | 180 |
| Сазанов А.М. Влияние мелиорации земель на распространение моллюсков . . . . .                                                                                                                                   | 238 |
| Селин Н.И. Взаимоотношения между хищным брюхоногим моллюском <i>Muscula heuvela</i> Dunker и мидией <i>Mytilus edulis</i> Linné . . . . .                                                                       | 183 |
| Сергиевский С.О. Комплексный подход к анализу зараженности популяций <i>Littorina obtusata</i> (L.) ( <i>Gastropoda</i> , <i>Prosobranchia</i> ) паразитами трематод . . . . .                                  | 56  |
| Сергиевский С.О. Полиморфизм окраски раковины моллюсков: параметрическая система . . . . .                                                                                                                      | 52  |
| Сергиевский С.О., Бергер В.Я. Популяционно-физиологический анализ полиморфизма окраски раковины <i>Littorina obtusata</i> (L.) ( <i>Gastropoda</i> , <i>Prosobranchia</i> ) . . . . .                           | 55  |

|                                                                                                                                                                           |     |
|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| Ситникова Т.Я. Изменение репродуктивной системы <i>Valvatidae</i> в процессе онтогенеза . . . . .                                                                         | 201 |
| Ситникова Т.Я., Старобогатов Я.М. О систематическом положении рода <i>Neomphalus</i> McLean, 1981 ( <i>Gastropoda</i> ) . . . . .                                         | 23  |
| Скарлато О.А., Старобогатов Я.М. Система двустворчатых моллюсков надотряда <i>Serpitibranchia</i> . . . . .                                                               | 7   |
| Славомежская Л.В. Организация и систематическое положение <i>Rissoacea</i> ( <i>Gastropoda</i> , <i>Pectinibranchia</i> ) . . . . .                                       | 15  |
| Смирнова Н.Ф. Устойчивость двустворчатых моллюсков к экстремальным факторам и ее зависимость от их экологических и морфофункциональных особенностей . . . . .             | 227 |
| Соколина Ф.М. Изменение эпителия моллюсков в онтогенезе . . . . .                                                                                                         | 63  |
| Солдатов А.Н. Биоэнергетика поселений <i>Bivalvia</i> - обработателей установок марикультуры . . . . .                                                                    | 163 |
| Стадниченко А.П., Бубон А.Б., Литвинчук Р.В. Влияние трематодной инвазии на защитные свойства организма моллюсков . . . . .                                               | 231 |
| Стадниченко А.П., Весельская В.Л., Грובה Г.В., Кириллик О.И., Мельник В.И., Стадниченко Ю.А. Влияние фенольной интоксикации на интенсивность дыхания моллюсков . . . . .  | 221 |
| Стадниченко Ю.А. Об интенсивности потребления кислорода унioniдами . . . . .                                                                                              | 214 |
| Старобогатов Я.М. Система отряда <i>Asochlidiiformes</i> ( <i>Gastropoda</i> ) . . . . .                                                                                  | 30  |
| Старобогатов Я.М., Ситникова Т.Я. Система отряда <i>Littoriniformes</i> ( <i>Gastropoda</i> , <i>Pectinibranchia</i> ) . . . . .                                          | 18  |
| Табунков В.Д., Чернышева Э.Р. Количественное распределение двустворчатых моллюсков у юго-восточного Сахалина, их роль в биоценозах и питании рыб . . . . .                | 164 |
| Тимм В.Я. О среднем весе некоторых видов <i>Pisidiidae</i> . . . . .                                                                                                      | 216 |
| Тодерам И.К. Энергетический баланс пресноводных моллюсков . . . . .                                                                                                       | 211 |
| Толстикова Н.В., Лядина К.А. История формирования малакофауны оз. Балхаш . . . . .                                                                                        | 128 |
| Увалиева К.К. Экологическая характеристика и распространение наземных моллюсков сем. <i>Bulininidae</i> (= <i>Enidae</i> ) Казахстана и сопредельных территорий . . . . . | 155 |
| Федяков В.В., Наумов А.Д. Распределение редких видов моллюсков в Белом море . . . . .                                                                                     | 63  |
| Харченко Т.А., Шевцова Л.В. Расширение ареала видов <i>Dreissena</i> в связи со строительством каналов межбассейновой переброски стока . . . . .                          | 213 |
| Хлебозич В.В., Аладин Н.В., Комендантов А.Ю. О видовой спе-                                                                                                               |     |

|                                                                                                                                                                       |     |
|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| цифичности уровня осмотической регуляции гемолимфы у<br><i>Unionidae</i> . . . . .                                                                                    | 226 |
| Хлебович В.В., Аладин Н.В., Комендантов А.Ю. Осмотическая<br>регуляция у <i>Dreissena polymorpha</i> при разных сочетаниях<br>температуры и солености среды . . . . . | 223 |
| Хлебович В.В., Комендантов А.Ю. Низкая осмотическая концен-<br>трация гемолимфы как общее свойство двустворчатых мол-<br>люсков, проникших в пресные воды . . . . .   | 224 |
| Хохутки И.М., Лазарева А.И. Биотопическая и географическая<br>изменчивость полиморфной структуры популяций <i>Bradybaena</i><br><i>fruticum</i> (Müll.) . . . . .     | 62  |
| Цихон-Луканина Е.А. Экологическая эволюция водных моллюсков .                                                                                                         | 161 |
| Чемоданов А.В., Максимович Н.В. Внутренняя структура раковин<br><i>Mytilus edulis</i> L. в губе Чула как отражение сезонной<br>периодичности их роста . . . . .       | 178 |
| Шапиро Я.С., Слепня Э.И. Индустриальный меланизм у сетчато-<br>го слизня как тератологический синдром . . . . .                                                       | 58  |
| Шиков Е.В. Особенности формирования фауны наземных моллюс-<br>ков антропогенных ландшафтов центра Русской равнины . . .                                               | 146 |
| Шилейко А.А. Особенности эволюции <i>Protobranchia</i> ( <i>Bivalvia</i> ) .                                                                                          | 5   |
| Шубернецкий И.В. Эпифитные инфузории массовых видов мол-<br>люсков водоемов Молдавии . . . . .                                                                        | 234 |
| Нворницкий В.И. Моллюски подстилки грабовых дубрав Верхне-<br>днепровского бассейна . . . . .                                                                         | 150 |
| Ялрынцева М.Л., Кузьмович Л.Г. Наземные моллюски Западной<br>Подольи и их зоогеографический анализ . . . . .                                                          | 161 |

# CONTENTS

|                                                                                                                                                                                                 |     |
|-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| Alimov A.P., Arakelova E.S. Fertility and development of fresh-water molluscs . . . . .                                                                                                         | 212 |
| Almukhambetova S.K. On biotope distribution of Pupilloidea in Tian-Shan Mountains . . . . .                                                                                                     | 158 |
| Amitrov O.V. To what degree our collections reflect the real composition of assemblages (the examples with the Paleogene gastropods) . . . . .                                                  | 39  |
| Andrusenko M.M. On the recent geographic distribution of the brakish-water molluscs of genus Caspiohydrobia in the Central Kazakhstan . . . . .                                                 | 127 |
| Antipova T.V., Neyman A.A. The distribution of some species of bivalve molluscs of different age groups in the south-eastern Barents Sea and in the Kara Sea . . . . .                          | 168 |
| Antonov P.I. The variability of morphological features of Dreissena polymorpha (Pallas) in the different parts its distribution area . . . . .                                                  | 64  |
| Avdeeva-Markovskaya E.B. The biocoenotic interrelations of bivalves Crenomytilus grayanus (Dunker) and Modiolus difficilis (Kuroda et Habe) in the Great Peter Bay (the Japan Sea) . . . . .    | 175 |
| Berger V.Ja., Yaroslavtseva L.M., Yaroslavtsev P.V. Differentiation of adaptation system of molluscs of the fam. Tecturidae to extreme and moderate changes of environmental salinity . . . . . | 195 |
| Beryoskina G.V. Gametogenesis and some peculiarities of the Lymnaeidae hermaphroditism . . . . .                                                                                                | 208 |
| Beryoskina G.V., Starobogatov Ya.I. Self-fertilization in the reproduction of fresh-water pulmonate snails . . . . .                                                                            | 203 |
| Bogdanov I.P. Significance of characters for identification of the genus Oenopota (Gastropoda, Turridae) . . . . .                                                                              | 51  |
| Bregman Yu.E., Guyda G.M. Larvae ecology and development of the Pacific Scallop under laboratory conditions . . . . .                                                                           | 191 |
| Bulatov K.V. Chromosomic polymorphism in Mytilus galloprovincialis Lam. . . . .                                                                                                                 | 71  |
| Chemodanov A.V., Maximovich N.V. The internal structure of the shells of Mytilus edulis L. in Chupa Bay as a result of seasonal periodicity of growth . . . . .                                 | 178 |
| Dolgin V.N. Species diversity and distribution of the family Pisidiidae in the West-Siberian Subarctic . . . . .                                                                                | 44  |

|                                                                                                                                                             |     |
|-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| Dregolskaya I.M. Genetic and random variation of the fertility of <i>Lymnaea fragilis</i> (L.) from two ponds of Leningrad region . . . . .                 | 60  |
| Pedyakov V.V., Naumov A.D. Distribution of rare molluscs in the White Sea . . . . .                                                                         | 83  |
| Galkin Yu.I. Distribution of <i>Iothia fulva</i> (Müller) (Gastropoda, Lepetidae) in view of fluctuations of the climate . . . . .                          | 94  |
| Galkina V.N. The role of <i>Mytilus edulis</i> in the circulation of organic matter in the coastal marine waters . . . . .                                  | 181 |
| Gladenkov Yu.B. Pliocene-Eopleistocene molluscs assemblages of some basins of the North Pacific: distribution and evolution . . . . .                       | 97  |
| Gogolev A.Yu. The ecological divergence of <i>Modiolus difficilis</i> and <i>Crenomytilus grayanus</i> (Bivalvia) . . . . .                                 | 173 |
| Gogolev A.Yu. The peculiarities of growth of <i>Modiolus difficilis</i> (Bivalvia, Mytilidae) in habiting the bottoms of different density . . . . .        | 177 |
| Golikov A.N., Scarlato O.A., Pedyakov V.V. Shell-bearing gastropods and bivalves of the White Sea and their ecological peculiarities . . . . .              | 81  |
| Golikov A.N., Sirenko B.I. To the system of prosobranchs of the order Naticiformes in the cold and temperate waters of the Northern Hemisphere . . . . .    | 26  |
| Gontya F.A. Distribution and dynamics of the number of molluscs in the biocenoses of the Dubossar reservoir . . . . .                                       | 112 |
| Gorchakov V.V., Sazanov A.M. Research for biological control of <i>Lymnaea truncatula</i> (Müller, 1774) . . . . .                                          | 241 |
| Gorokhov V.V. Ecologic peculiarities of molluscs spread in zones of irrigation . . . . .                                                                    | 236 |
| Goryachev V.N. The formation of the fauna of the genus <i>Neptunea</i> Röding, 1798 (Gastropoda, Buccinidae) . . . . .                                      | 92  |
| Gozhik P.F. The formation of Pontian fresh-water fauna on the territory of the Southern Ukraine and Moldavia . . . . .                                      | 118 |
| Gozhik P.F., Zosimovitch V.J., Kulitschenko V.G., Savron E.B. The history of formation of the Oligocenian-Miocenian molluscs of the North Ukraine . . . . . | 116 |
| Gulbin V.V., Teang Din Nam. The gastropods of the intertidal zone of the southern Viet-Nam . . . . .                                                        | 91  |
| Gulbin V.V., Malutina M.V. The gastropods from the north                                                                                                    |     |

|                                                                                                                                                                          |     |
|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| part of Japan Sea . . . . .                                                                                                                                              | 89  |
| Guminsky O.V. The influence of age and invasion of Trematodes on content of lipids in hemolymph of some fresh-water molluscs . . . . .                                   | 233 |
| Gundriser V.A. Ecological and geographical peculiarities of the malacofauna in the lower part of the Yenisei Drainage . . . . .                                          | 137 |
| Ivanov A.I., Borovinsky P.G., Plaksina M.E. The respiration intensity and supporting feeding rations of the Black Sea mussel . . . . .                                   | 190 |
| Ivanov D.L. On the unity of Amphineura (Mollusca) . . . . .                                                                                                              | 3   |
| Ivanchik G.S., Yurchik M.I. Fresh-water malacofauna of the Kasperovsk-Reservoir . . . . .                                                                                | 114 |
| Izzatulzaev Z.I. Ecological groups fresh-water molluscs of the Soviet Central Asia . . . . .                                                                             | 132 |
| Izzatullaev Z.I., Starobogatov Ya.I. Zoogeographical characteristics and origin of molluscan fauna of the fresh and brackish waters of the Soviet Central Asia . . . . . | 130 |
| Kantor Yu.I. Preliminary data on feeding of several species of prosobranch gastropods of the family Buccinidae, subfamily Volutopsinae . . . . .                         | 196 |
| Kantor Yu.I. The variability of radula and its taxonomical validity for Buccinidae (Gastropoda, Pectinibranchia) . . . . .                                               | 49  |
| Kazannikov E.A. On the formation of malacofauna of artesian reservoirs of the Caspian Lowland . . . . .                                                                  | 122 |
| Kharchenko T.A., Shevtsova L.V. Expansion of Dreissena area in connection with construction of the canals for interbasin water transfer . . . . .                        | 218 |
| Khlebovich V.V., Aladin N.V., Komendantov A.Yu. Osmotic regulation in Dreissena polymorpha in relation to temperature-salinity combinations . . . . .                    | 223 |
| Khlebovich V.V., Aladin N.V., Komendantov A.Yu. The level of the osmotic regulation of the haemolymph as a specific character of the Unionidae . . . . .                 | 226 |
| Khlebovich V.V., Komendantov A.Yu. The low osmotic concentration of the haemolymph as a general feature of Bivalvia penetrated into fresh waters . . . . .               | 224 |
| Khokhutkin I.M., Lazareva A.I. Biotopical and geographical variability of polymorphic population structure of Bradybaena fruticum (Müll.) . . . . .                      | 62  |
| Kiyashko S.I. Features of the isotopic composition of carbon ( $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ) of the shell carbonate in some                                            |     |

|                                                                                                                                                                          |     |
|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| marine molluscs . . . . .                                                                                                                                                | 166 |
| Kodolova O.P., Logvinenko B.M. The electrophoretic similarity level between the myogens of some species of the genus of terrestrial molluscs <i>Bradybaena</i> . . . . . | 76  |
| Komendantov A.Yu. Salinity dependent absorption of glycine water solution by three species of Far Eastern estuary bivalves . . . . .                                     | 170 |
| Kornushin A.V., Kostikov I.Yu. The importance of algae for succineid molluscs feeding under conditions of Kanev reserve . . . . .                                        | 244 |
| Kozar S.V., Gontya P.A. Trophic links of the molluscs and amphibians of the lower Dniester . . . . .                                                                     | 242 |
| Krivosheina L.V. Changing of malacofauna of basin of the upper Irtish . . . . .                                                                                          | 125 |
| Kruglov N.D. Specificity of molluscs to the infection by trematode larvae, as a tool of the molluscan taxonomy . . . . .                                                 | 46  |
| Kruglov N.D., Starobogatov Ya.I. Endemic <i>Lymnaea</i> of the subgenus <i>Peregrina</i> in the Siberian Subregion of Palearctic . . . . .                               | 139 |
| Kruglov N.D., Jakovleva J.A. The histological structure of ovotestis of <i>Lymnaea stagnalis</i> L. at different stages of the reproductive cycle . . . . .              | 207 |
| Krylova L.I. Anthropogene malacofauna of the Southern Transuralia . . . . .                                                                                              | 143 |
| Kudinskaya E.V. The myxosporidia <i>Steinhausia mytilorum</i> (Field) - a Black Sea mussel parasite. Life cycle as related to the sex cycle of the host . . . . .        | 188 |
| Kudinsky O.Ju., Martynova N.V. The state of genital gland of <i>Mytilus galloprovincialis</i> in the coastal zone of Odessa Bay . . . . .                                | 186 |
| Kusmovich L.G. The fresh-water molluscs in biocenoses of fish water-pools of the west of Podolia Hill . . . . .                                                          | 110 |
| Leshko Yu.V., Solovkina L.M. Biotopic distribution and trophic significance of fresh-water of Pechora drainage area . . . . .                                            | 197 |
| Levina O.V. Biotopic distribution and age structure of <i>Viviparus viviparus</i> (L.) in the Kiev reservoir . . . . .                                                   | 200 |
| Likharev I.M., Minichev Yu.S. The slugs as one of the most significant types of organization of gastropods . . . . .                                                     | 32  |
| Likharev I.M., Schileyko A.A. The main pathways in the evolution of Succineidae (Pulmonata) . . . . .                                                                    | 36  |

|                                                                                                                                                                                                                   |     |
|-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| Logvinenko B.M., Ionova V.A. Comparative analysis of the common proteins of different organs and tissues of molluscs of Unionidae from the European USSR . . . . .                                                | 77  |
| Lukashova T.A. Energy flow through settlements of Black Sea mussels . . . . .                                                                                                                                     | 187 |
| Makarova L.G. The experimental study of energy metabolism of the scallop <i>Patinopecten yessoensis</i> (Jay) ( <i>Bivalvia</i> ) . . . . .                                                                       | 192 |
| Malamkhov V.V., Medvedeva L.A. On the problem of evolution of bivalvian larval forms . . . . .                                                                                                                    | 14  |
| Martinson G.G., Tolstikova N.V. The history of fresh-water malacofauna of Mesozoic . . . . .                                                                                                                      | 102 |
| Maslennikova L.A. Spermatogenesis in <i>Anadara broughtoni</i> (Schrenck) ( <i>Bivalvia</i> ) . . . . .                                                                                                           | 172 |
| Matekin P.V. The research of population structure of some species of molluscs in application to parasitology . .                                                                                                  | 79  |
| Matekin P.V., Pachorukova L.V., Ugolkova N.G., Makeeva V.M., Shirokova M.A. Study of polymorphism in population of terrestrial molluscs and extrapolation of the results to geomorphology and geography . . . . . | 78  |
| Melnichuk I.V. The distribution patterns of molluscs in the fossil soils of the Ukrainian Pleistocene . . . .                                                                                                     | 153 |
| Minichev Yu.S. Peculiarities of the evolution of the cuticular structures of the alimentary apparatus of Ophiobranchia . . . . .                                                                                  | 28  |
| Motuz V.M. Fresh-water molluscs from the Pleistocene of the Byelorussia . . . . .                                                                                                                                 | 116 |
| Naumov A.D. On the study of <i>Portlandia aestivalis</i> (Mosseswitsch) . . . . .                                                                                                                                 | 171 |
| Naumova L.A., Stavinskaya A.M., Igumnova L.V. Species composition peculiarities and biotopic distribution of fresh-water molluscs of the Pripyat Pollesye . . . . .                                               | 105 |
| Novikov E.A. Results of studies of fresh-water molluscs of Western Siberia . . . . .                                                                                                                              | 135 |
| Ostrovskaya R.M., Poberezhny E.S., Petrenko N.K. The use of Baikal endemic molluscs as an object for cytogenetic monitoring . . . . .                                                                             | 70  |
| Pachorukova L.V. Genotypical analysis of some forms of terrestrial molluscs from Tian-Shan . . . . .                                                                                                              | 80  |
| Pligin Yu.V. Present distribution of molluscs of the Pontic-Caspian complex in the Dnieper reservoirs . . . . .                                                                                                   | 107 |
| Poberezhny E.S., Dzuban T.A., Ostrovskaya R.M. Spontaneous                                                                                                                                                        |     |

|                                                                                                                                                                                                                                |     |
|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| polyploidy in Baikal endemic molluscs of the genus<br><i>Benedictia</i> (Gastropoda, Prosobranchia) . . . . .                                                                                                                  | 67  |
| Poberezhny E.S., Petrenko M.K., Ostrovskaya R.M. Caryo-<br>logical study of the 10 Baikal endemic molluscs<br>species (Gastropoda, Prosobranchia) . . . . .                                                                    | 68  |
| Polistchuk V.V. Malacological evidence of a significant<br>rise of the Black Sea during Holocene . . . . .                                                                                                                     | 101 |
| Popov S.V. The brackish-water malacofauna of the early<br>stages of the East Paratethys development . . . . .                                                                                                                  | 100 |
| Pravdukhina O.Yu., Kodolova O.P., Logvinenko B.M. Spacial<br>and temporal variability of some biochemical-<br>genetical markers and morphological characters of the<br>molluscs <i>Patinopecten yessoensis</i> (Jay) . . . . . | 193 |
| Protasov A.A., Afanasiev S.A., Ivanova O.O. The distributi-<br>on and role of <i>Dreissena polymorpha</i> in the periphyton<br>of the cooling water body of the Chernobyl NPS . . . . .                                        | 220 |
| Pryejazhnyuk V.A. Neogene land snails of South-East<br>Kazakhstan . . . . .                                                                                                                                                    | 160 |
| Romeyko L.V., Kamenev G.M. Zonal-geographic pattern and<br>stratification of the Bivalvia fauna of north-<br>western Japan Sea . . . . .                                                                                       | 84  |
| Rozumenko A.G. Molluscs of the upper Dnieper . . . . .                                                                                                                                                                         | 104 |
| Ryzhchanov T.S. Variability of some species <i>Bradybaenidae</i> of<br>Central Asia . . . . .                                                                                                                                  | 74  |
| Sadykhova I.A., Bujanowski A.I. Some data on the distri-<br>bution and settling of the <i>Mytilus</i> larvae in the<br>Barents Sea (Zelenetskaya Zapadnaya Inlet) . . . . .                                                    | 180 |
| Sazanov A.M. The influence of melioration of soils on<br>distribution of snails . . . . .                                                                                                                                      | 238 |
| Scarlato O.A., Starobogatov Ya.I. System of the bivalve<br>molluscs of the superorder Septibranchia . . . . .                                                                                                                  | 7   |
| Schileyko A.A. Some peculiarities of evolution of Proto-<br>branchia (Bivalvia) . . . . .                                                                                                                                      | 5   |
| Selin N.I. Relationships between predatory gastropod<br><i>Mucella heyseana</i> Dunker and mussel <i>Mytilus edulis</i><br>Linné . . . . .                                                                                     | 183 |
| Sergievski S.O. Combined analysis of invasion of <i>Littorina</i><br><i>obtusata</i> (L.) (Gastropoda, Prosobranchia) populations<br>by the trematodes <i>parthenitae</i> . . . . .                                            | 56  |
| Sergievski S.O. Shell-colour polymorphism of molluscs:<br>parametric system . . . . .                                                                                                                                          | 52  |
| Sergievski S.O., Berger V.Ja. Population-physiological                                                                                                                                                                         |     |

|                                                                                                                                                                                                   |     |
|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| analysis of the shell-colour polymorphism of<br><i>Littorina obtusata</i> (L.) (Gastropoda, Prosobranchia) .                                                                                      | 55  |
| Shapiro Ja.S., Slepyan E.I. The industrial melanism of<br><i>Deroceras reticulatum</i> (Müller) as teratological<br>syndrome . . . . .                                                            | 58  |
| Shikov E.V. Peculiarities of terrestrial malacofauna forma-<br>tion in the anthropogenic landscapes in the Centre of<br>the Russian Plain . . . . .                                               | 146 |
| Shubernetsky I.V. The epibiont ciliates from mass mollusc<br>species of Moldavian reservoirs . . . . .                                                                                            | 234 |
| Sitnikova T.Ya. Developmental changes of the reproductive<br>system of Valvatidae . . . . .                                                                                                       | 201 |
| Sitnikova T.Ya., Starobogatov Ya.I. On the taxonomic<br>position of the genus <i>Neomphalus</i> McLean, 1981 . . . . .                                                                            | 23  |
| Slavoshevskaya L.V. Organization and systematic position<br>of Rissoacea (Gastropoda, Pectinibranchia) . . . . .                                                                                  | 15  |
| Smirnova M.P. Resistance of <i>Bivalvia</i> to the extremal<br>factors and its dependence on their ecological and<br>morphofunctional peculiarities . . . . .                                     | 227 |
| Sokolina P.M. The changing of epithelium of molluscs in<br>ontogeny . . . . .                                                                                                                     | 63  |
| Soldatova I.N. Bioenergetics of fouling <i>Bivalvia</i> settle-<br>ments in mariculture . . . . .                                                                                                 | 163 |
| Stadnichenko A.P., Bubon A.B., Litvinchuk R.V. The effect<br>of Trematoda invasion on the defense mechanisms of<br>molluscs . . . . .                                                             | 231 |
| Stadnichenko A.P., Veselskaya V.L., Grobova T.V.,<br>Kirilyuk O.I., Melnik V.I., Stadnichenko Yu.A. The<br>effect of phenol intoxication on the intensity of<br>respiration of molluscs . . . . . | 229 |
| Stadnichenko Yu.A. Oxygen consumption intensity of the<br>Unionid molluscs . . . . .                                                                                                              | 214 |
| Starobogatov Ya.I. System of the order Acochlidiiformes<br>(Gastropoda) . . . . .                                                                                                                 | 30  |
| Starobogatov Ya.I., Sitnikova T.Ya. The system of the<br>order Littoriniiformes (Gastropoda, Pectinibranchia) . .                                                                                 | 18  |
| Tabunkov V.D., Chernishova E.R. Quantitative distribu-<br>tion of bivalve molluscs of the south-eastern Sak-<br>halin and their role in the biocenoses and<br>nourishment of fishes . . . . .     | 164 |
| Timm V.Ya. On the average weight of some Pisidiidae<br>species . . . . .                                                                                                                          | 216 |
| Toderash I.K. Energy balance of the fresh-water                                                                                                                                                   |     |

|                                                                                                                                                                                       |     |
|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| molluscs . . . . .                                                                                                                                                                    | 211 |
| Toletikova N.V., Lyadzhina K.A. Lake Balkhash molluscan fauna formation history . . . . .                                                                                             | 128 |
| Uvaliyeva K.K. Ecological characteristics and distribution of land molluscs of the Buliminidae (=Enidae) species in Kazakhstan and adjacent territories . . . . .                     | 155 |
| Valovaja N.A. To a problem of coexistence of the Mytilus and Mytilaster on shoals of the Black Sea . . . . .                                                                          | 184 |
| Victorovskaya G.I. Morphological characteristics of chromosomes of some commercial molluscs . . . . .                                                                                 | 73  |
| Vladimirov M.Z. The influence of Moldavian power station warmed up waters flow on molluscs composition, biotopical distribution and development in Kuchurgan estuary-cooler . . . . . | 240 |
| Volova G.M. The fauna and distribution of the Bivalvia in the northern and western regions of the Okhotsk Sea . . . . .                                                               | 86  |
| Volvich L.I., Miroschnichenko M.P., Skabichevsky B.O. On estimation of production of some Unio and Anodonta species in Teinlyansk water reservoir . . . . .                           | 215 |
| Voronina A.A. Bivalvia of the families Nuculidae and Nuculanidae in the Upper Cenozoic of the South USSR . . . . .                                                                    | 87  |
| Zagorskaya E.P. Composition and distribution of the molluscs fam. Pisidiidae in the Kuibyshev Reservoir . . . . .                                                                     | 121 |
| Zagubizhenko N.I. Bottom-lake malacofauna of the steppe in the Dnieper region . . . . .                                                                                               | 109 |
| Zamlatskaya E.C. The distribution of the molluscan thanatocoenoses and the initial complexes (the recent communities) in the Middle Caspian Sea . . . . .                             | 98  |
| Zatravkin M.W. Unionoidae in the fauna of the USSR and their role as intermediate hosts of Trematoda and as eliminators of cercariae . . . . .                                        | 40  |
| Zatravkin M.W., Bogatov V.V. On molluscan fauna from the middle Bureya River valley . . . . .                                                                                         | 145 |
| Zdun W.I., Vázquez González M.-M. Malacofauna of leaf litter of the ecosystems in the Precarpathian forests . . . . .                                                                 | 149 |
| Zhusupova A.K. A study of land molluscs of the Bayanaul Mountains (Kazakhstan Highlands) . . . . .                                                                                    | 157 |
| Zikhon-Lukanina E.A. Ecological evolution of water molluscs . . . . .                                                                                                                 | 161 |
| Zubkova E.I., Toderash I.K. The role of Dreissena polymorpha in biogenic migration of microelements in Kuchurgansk estuary ecosystem . . . . .                                        | 222 |

|                                                                                                                                      |     |
|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| Zykin V.S. On the history of fresh-water malacofauna of<br>Pliocene and Eopleistocene in the south part of West<br>Siberia . . . . . | I42 |
| Yaprinceva M.L., Kusmovich L.G. Zoogeographical<br>characteristics of the land-molluscs of West Podolia .                            | I5I |
| Yavornitsky V.I. Molluscs from hornbeam and oak woods of<br>the Upper Dniester Basin . . . . .                                       | I50 |

**МОЛЛОСКИ**

**СИСТЕМАТИКА, ЭКОЛОГИЯ И ЗАКОНОМЕРНОСТИ РАСПРОСТРАНЕНИЯ**

**Авторефераты докладов**

**Сборник седьмой**

(Седьмое всесоюзное совещание по изучению моллюсков.  
Ленинград, 5-7 апреля 1983 г.)

**Утверждено к печати**

**Зоологическим институтом Академии наук СССР**

**Редактор издательства Б.Р.Флакс**

**Корректоры Е.А.Гинотлинг, С.И.Семиглазова и К.С.Фридланд**

Подписано к печати 22.02.83. М-20127. Формат 60 x 90/16.  
Бумага офсетная № 1. Печать офсетная. Печ.л. 16 1/2.  
Усл.печ.л. 16.5 . Усл.кр.-отт. 16.62 . Уч.-изд.л. 16.34.  
Тираж 700. Изд. № 8585. Тип.зак. №167 . Цена 1 р. 10 к.  
**З а к а з н о е   и з д а н и е.**

**Издательство „Наука“. Ленинградское отделение.**  
**199164. Ленинград, В-164, Менделеевская лин., 1.**

**Ордена Трудового Красного Знамени**  
**Первая типография издательства „Наука“.**  
**199034. Ленинград, В-34, 9 линия, 12.**