

БИОЛОГИЯ, МОРФОЛОГИЯ
И СИСТЕМАТИКА ГИДРОБИОНТОВ

УДК 594(235.222)

ПЛОСКОСПИРАЛЬНЫЕ ВАЛЬВАТИДЫ (Mollusca, Gastropoda, Valvatidae)
ПОДРОДА *Sibirovalvata* БАСЕЙНА ВЕРХНЕЙ ОБИ

© 2023 г. С. И. Андреева^а, Д. В. Кузменкин^б, *, А. Н. Красногорова^а

^аОмский государственный университет путей сообщения, Омск, Россия

^бГосударственный природный заповедник “Тигирекский”, Барнаул, Россия

*e-mail: kuzmenkin@yandex.ru

Поступила в редакцию 30.03.2022 г.

После доработки 07.06.2023 г.

Принята к публикации 18.06.2023 г.

Рассмотрены находки в водоемах и водотоках бассейна Верхней Оби (юг Западной Сибири) представителей сем. вальватид (Valvatidae) подрода *Sibirovalvata*, имеющих плоскоспиральную раковину. Показано, что в регионе обитает два вида плоскоспиральных моллюсков из данного подрода: *Valvata (Sibirovalvata) frigida* и *V. (S.) sibirica*. На материале из бассейна Верхней Оби выявлены достоверные конхологические различия между *V. (S.) frigida* и *V. (S.) sibirica* по ключевым морфометрическим индексам. Результаты сравнения с материалом из северной части Западной Сибири показали, что раковины северных (бассейн р. Таз) и южных (бассейн Верхней Оби) популяций *V. (S.) frigida* и *V. (S.) sibirica* очень слабо различаются по морфометрическим индексам, что свидетельствует о незначительной изменчивости этих признаков в пределах ареала. Обнаруженные достоверные различия между северными и южными популяциями в абсолютных размерах раковины предположительно могут быть связаны с условиями конкретных местообитаний. Более благоприятный температурный режим на юге может нивелироваться недостатком кислорода, в том числе, в период летне-осенней межени.

Ключевые слова: Западная Сибирь, Верхняя Обь, вальватиды, раковина, морфология, морфометрические индексы, экология

DOI: 10.31857/S0320965223060049, **EDN:** JVNMT

ВВЕДЕНИЕ

Плоскоспиральные представители сем. Valvatidae Gray 1840 из рода *Valvata* O.F. Müller 1774, подрода *Sibirovalvata* Starobogatov et Streletzkaja, 1967 широко распространены в водоемах Северной Евразии, где часто весьма многочисленны и играют заметную роль в донных сообществах.

Первые сведения о фауне вальватид бассейна Верхней Оби появились в середине XIX в., когда А.А. Миддендорф опубликовал список моллюсков, отмеченных им в окрестностях г. Барнаул (Middendorff, 1851). В этой же работе им описана форма *Valvata cristata* var. *sibirica*, ныне признаваемая как самостоятельный вид с широким распространением. Позднее К.А. Вестерлюндом (Westerlund, 1873) был описан еще один распространенный в Сибири вид вальватид с плоскоспиральной раковиной – *Valvata frigida*. Некоторые авторы (Glöer, 2002; 2019; Clewing et al., 2014) ставят видовой статус *V. frigida* под сомнение.

В недавно опубликованной работе по пресноводной малакофауне Верхней Оби (Кузменкин, 2019) указывается 17 видов сем. Valvatidae, в том числе шесть видов, подрода *Sibirovalvata*. Для

представителей этого подрода бассейн Верхней Оби – самая южная часть области их распространения в Западной Сибири.

Изучение морфологических особенностей, в том числе стандартных морфометрических индексов раковины из популяций, расположенных на границах ареала, представляет значительный интерес, поскольку может дать материал для характеристики общей морфологической изменчивости видов и пространственных паттернов такой изменчивости.

Цель работы – исследовать морфологические особенности раковин плоскоспиральных *Sibirovalvata*, обитающих в водных объектах бассейна Верхней Оби в сравнении с плоскоспиральными *Sibirovalvata* из северной части Западной Сибири (бассейн р. Таз).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Бассейн Верхней Оби в настоящее время чаще всего понимается как водосборная территория р. Обь от истоков рек Бия и Катунь до плотины Новосибирской ГЭС (Стебаев и др., 1993; Жу-

равлев, 2003). Именно в таком географическом охвате бассейн Верхней Оби рассматривается в работе. В административном отношении данная территория относится к Республике Алтай и Алтайскому краю, и в незначительной степени — к Новосибирской и Кемеровской областям.

Материалом для работы послужили сборы Д.В. Кузменкина из водных объектов бассейна Верхней Оби. Для сравнительных целей привлечены также сборы Е.С. Бабушкина и Н.И. Андреева из водоемов и водотоков бассейна р. Таз (север Западной Сибири).

В бассейне Верхней Оби пробы отбирали на территории национального парка “Салаир” (зона низкогорной тайги), а также в окрестностях г. Барнаул (лесостепная зона) и на оз. Колыванское (степная зона). Пробы отобраны в Алтайском крае: 13.08.2013 г. в Тогульском р-не (53°30′11.7″ с.ш., 86°12′52.9″ в.д.) — Национальный парк “Салаир”, урочище Кутеляпка, безымянное озеро в пойме р. Уксунай заросли погруженных макрофитов; 22.08.2010 г. в Первомайском р-не (53°22′27.2″ с.ш.; 83°54′21.1″ в.д.) — окрестности станции Развилка, безымянное озеро в пойме р. Обь заросли телореза; 26.09.2013 г. в Тальменском р-не (53°32′42.0″ с.ш., 83°23′50.6″ в.д.) — окрестности с. Речкуново, р. Барсучиха заросли погруженных макрофитов; 16.07.2019 г. в Змеиногорском р-не (51°22′09.3″ с.ш., 82°12′37.9″ в.д.) — окрестности с. Саввушка, оз. Колыванское заросли погруженных макрофитов.

На оз. Колыванское на глубинах >3 м пробы отбирали дночерпателем Петерсена с площадью захвата 0.025 м², в остальных местах — с помощью скребка или моллюсков собирали руками. Собранный материал фиксировали 70%-ным этиловым спиртом.

Камеральную обработку собранного материала проводили с помощью микроскопа МБС-1. Фотографии сделаны камерой Canon EOS 500D, объектив Canon EF 100mm f/2.8 Macro USM с удлинительными кольцами. При определении видовой принадлежности моллюсков собранный материал сравнивали с фотографиями синтипов *V. (S.) frigida* (Vinarski et al., 2013) и рисунком лектотипа *V. (S.) sibirica* (Прозорова, Старобогатов, 1998).

Промеры раковин проводили при помощи окуляр-микрометра микроскопа МБС-1 по стандартной методике (Старобогатов и др., 2004). Всего было определено 93 экз., из них промерен 51 экз. вальватид (15 экз. *V. (S.) frigida* из одного местообитания и 36 экз. *V. (S.) sibirica* из трех местообитаний). Из материала по бассейну р. Таз в работе использованы промеры 21 экз. *V. (S.) frigida* и 24 экз. *V. (S.) sibirica* (из двух стариц р. Ратта и залива р. Пюльки); точки сбора и результаты изучения этих выборок были опубликованы ранее (Ан-

дреева и др., 2021). Измеряли моллюсков с числом оборотов раковины три и более. Статистическую обработку полученных данных проводили с учетом рекомендаций (Винарский и др., 2012) в программах Excel и STATISTICA v. 6.0 for Windows.

Таксономическое положение моллюсков дано по Аналитическому каталогу пресноводных и солоновато-водных моллюсков России и сопредельных стран (Vinarski, Kantor, 2016) с изменениями.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Установлено, что в бассейне Верхней Оби обитает два вида плоскоспиральных моллюсков из подрода *Sibirovalvata*: *Valvata (Sibirovalvata) sibirica* Middendorff, 1851 и *Valvata (Sibirovalvata) frigida* Westerlund 1873, характеристика которых приводится ниже.

***Valvata (Sibirovalvata) frigida* Westerlund, 1873**
(рис. 1а, 1б).

Синонимия. *Valvata frigida* Westerlund, 1873: 436. *Cincinna (Sibirovalvata) frigida* (Westerlund 1873) (Прозорова, Старобогатов, 1998: 56, fig. 2А).

Cincinna frigida (Westerlund 1873) (Vinarski et al., 2013: 88, fig. 3D, 3E). *Valvata (Sibirovalvata) frigida* Westerlund 1873 (Андреева и др., 2021: 14, рис. 5В, 5С).

Морфологическая характеристика. Раковина маленькая (высота 1.6–2.0 мм, ширина 3.0–5.0 мм), плоскоспиральная (низко-кубаревидная, реже — дисковидная), светло-рогового цвета. Оборотов до 3.75, сильно выпуклых и быстро нарастающих. Завиток очень низкий, над устьем обычно возвышается последний оборот, иногда и предпоследний оборот. Линия, проведенная вдоль базального края последнего оборота прямая, без изгибов и отсекает небольшую (<1/3) часть устья, либо проходит выше устья (рис. 2а). Пупок широкий и сравнительно неглубокий. Устье относительно большое, округлое. Поверхность раковины покрыта радиальными рядами невысоких, одинаковых, правильной формы плотно расположенных сглаженных (не острых) ребрышек.

Распространение. Север Европы, Сибирь, Монголия, водотоки Верхнеамурского среднегорья (Андреева, Абакумова, 2003; Старобогатов и др., 2004; Долгин, 2000, 2012; Дунаева и др., 2023; Шарый-оол, 2014; Клишко, Матафонов, 2016; Паньков и др., 2016; Кузменкин, 2019; Vinarski et al., 2017; Андреева и др., 2021; Nekhaev, 2021). В бассейне Верхней Оби отмечен в зарослях растений небольших пойменных водоемов в пределах Салаирского кряжа. Встречается редко, но в от-

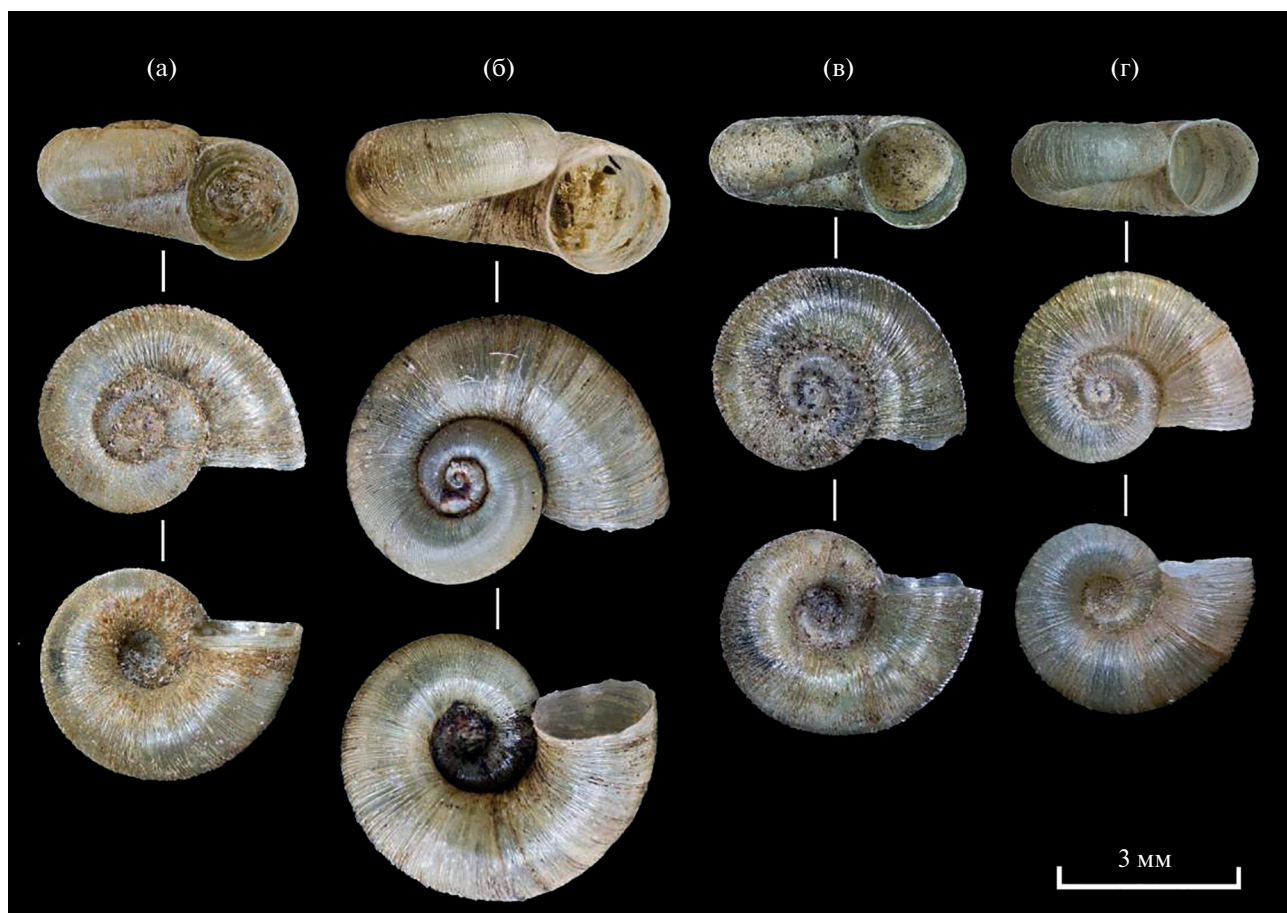


Рис. 1. Раковины *Valvata (Sibirovalvata)* из бассейнов Верхней Оби и р. Таз: а – *V. (S.) frigida* из озера в пойме р. Уксунай, 13.08.2013; б – *V. (S.) frigida* из левобережной старицы р. Ратта (бассейн р. Таз), 19.07.2015; в – *V. (S.) sibirica* из озера в пойме р. Обь у станции Развилка, 22.08.2010; г – *V. (S.) sibirica* из правобережной старицы р. Ратта (бассейн р. Таз), 19.07.2015. Фото Н.И. Андреева.

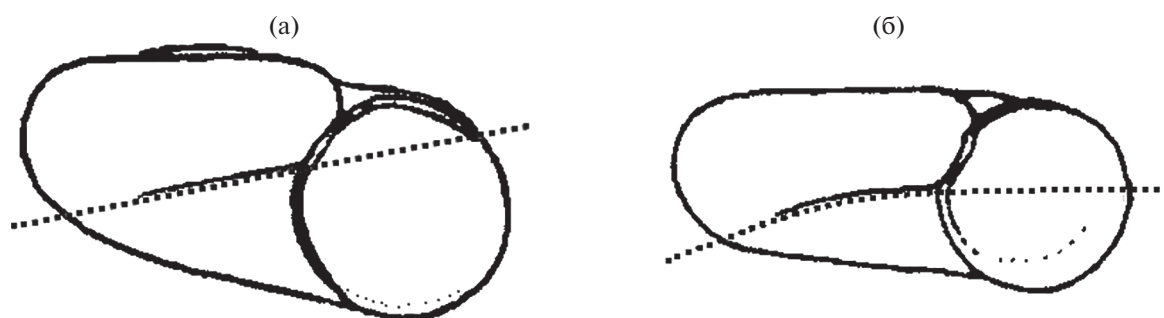


Рис. 2. Форма раковин *V. (S.) frigida* (а) и *V. (S.) sibirica* (б). Штриховкой показана линия, проведенная вдоль базального края последнего оборота (по: (Старобогатов и др., 2004), с изменениями).

дельных водоемах может быть весьма обилен (до 240 экз./м²).

***Valvata (Sibirovalvata) sibirica* Middendorff, 1851** (рис. 1в, 1г).

Синонимия. *Valvata cristata* var. *sibirica* Middendorff, 1851: 299. *Valvata sibirica* Middendorff,

1851 (Westerlund, 1877: 62, fig. 16). *Valvata sibirica* var. *frigida* Westerlund, 1877: 62. *Cincinnati (Sibirovalvata) sibirica sibirica* Middendorff, 1851 (Богатов, Затравкин, 1990: 33, рис. 7а–7в – лектотип). *Cincinnati (Sibirovalvata) sibirica* Middendorff, 1851 (Прозорова, Старобогатов, 1998: 56, рис. 1в – лектотип).

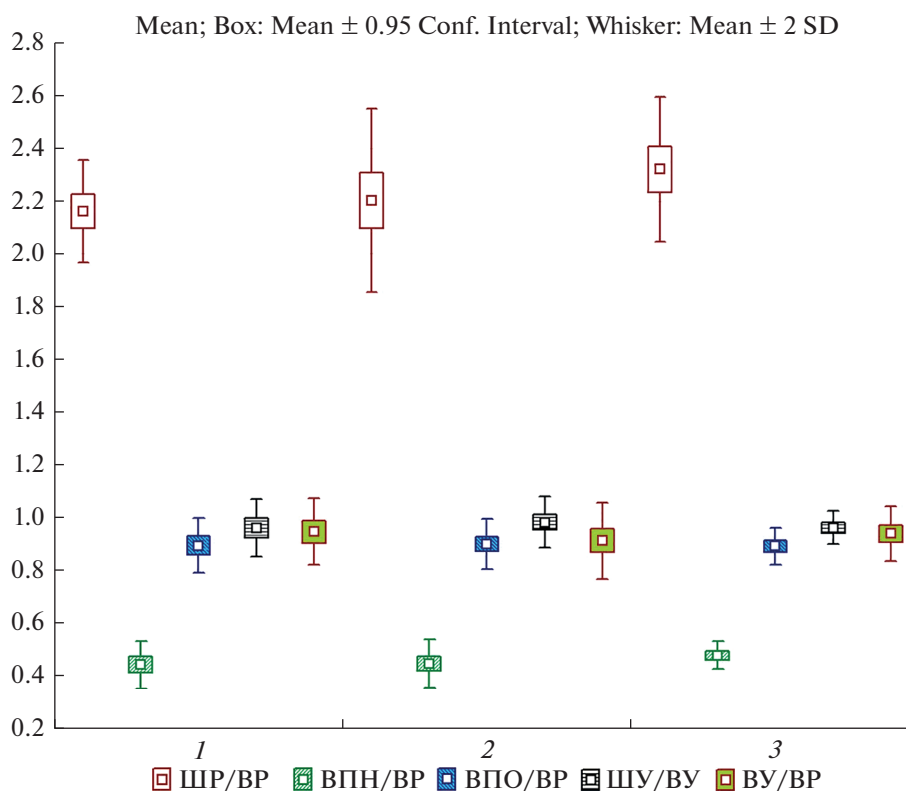


Рис. 3. Основные морфометрические индексы выборок *V. (S.) sibirica* из различных местообитаний в бассейне Верхней Оби. 1 – р. Барсучиха, 2 – оз. Колыванское, 3 – озеро у станции Развилка. Обозначения см. табл. 1.

Valvata (Sibirovalvata) sibirica Middendorff, 1851 (Андреева и др., 2021: 14, рис. 5А).

Морфологическая характеристика. Раковина маленькая (высота 1.2–1.9 мм, ширина 2.5–4.5 мм), плоскospиральная (дисковидная), светло-рогового цвета, часто с серебристым отличием за счет характерной (специфической) скульптуры. Оборотов до 3.75; сильно выпуклых, быстро нарастающих. Завиток сверху плоский, как правило, над устьем не возвышается даже последний оборот, иногда первые обороты могут быть погружены внутрь диска. Лишь у некоторых экземпляров часть последнего оборота может быть слегка приподнята над устьем. Линия, проведенная вдоль базального края последнего оборота, с небольшим изгибом и отсекает $>1/3$ устья (рис. 26). Пупок широкий и сравнительно неглубокий. Устье относительно большое, округлое, иногда с едва различимым тупым парието-палатальным углом. Поверхность раковины покрыта густо расположенными радиальными, острыми (пластинчатыми), прерывающимися, довольно высокими, тонкими, неодинаковой высоты ребрами, создающими эффект серебристой окраски, который отмечали еще в описании К.А. Вестерлюнда (Westerlumnd, 1877).

Распространение. Север Европы, Сибирь, на востоке – до Охотского моря, на юге – Алтай, Монголия, бассейн р. Селенга, верховья рек Бурей и Зея, водотоки Верхнеамурского среднегорья. Обитает в постоянных и медленно текущих водоемах на водной растительности и песчано-илистых грунтах среди растительности (Гундризера и др., 1973; Андреева, Абакумова, 2003; Старобогатов и др., 2004; Vinarski et al., 2007; Прозорова и др., 2009; Долгин, 2000, 2001, 2012; Долгин, Пузикова, 2007; Кузменкин, 2019; Клишко, Матафонов, 2016; Паньков и др., 2016; Vinarski et al., 2017; Glöer, 2019; Матвеев А. Н., Самусенок А. Л. и др., 2019; Шихова, Митрофанова, 2019; Андреева и др., 2021; Nekhaev, 2021).

В обследованном районе *V. (S.) sibirica* присутствовала как широко распространенный вид. В массе встречалась на растительности и заиленных грунтах в разнообразных водоемах и водотоках в пойме Верхней Оби и ее притоков. Массовый вид, численность на отдельных участках достигала 600 экз./м².

Таким образом, основные морфологические отличия раковин рассматриваемых видов заключаются в степени возвышения завитка над устьем, расположении устья, форме и расположе-

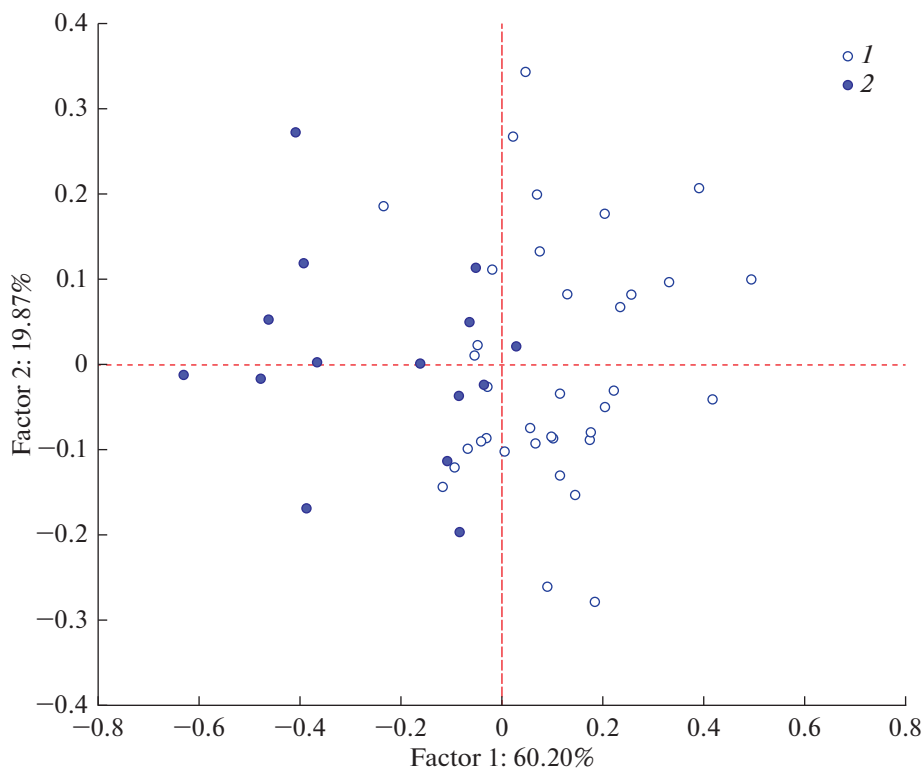


Рис. 4. Расположение точек, соответствующих *V. (S.) sibirica* (1) и *V. (S.) frigida* (2), в пространстве двух главных компонент на основе анализа морфометрических индексов раковины.

нии относительно верхнего края устья линии базального края последнего оборота, а также особенностях скульптурных образований на поверхности раковины.

Для дополнительной оценки конхологических различий была проведена стандартная статистическая обработка промеров раковин. Поскольку различия по основным морфометрическим индексам между выборками *V. (S.) sibirica* из трех обследованных местообитаний (рис. 3) невелики (хотя и достигают для отдельных индексов достоверного уровня), была сформирована обобщенная выборка *V. (S.) sibirica* из бассейна Верхней Оби для сравнения с выборкой *V. (S.) frigida* (собрана в безымянном озере в пойме р. Уксунай). Статистический анализ показал, что эти выборки достоверно различаются по нескольким морфометрическим индексам, в том числе – по основному индексу раковины (табл. 1). Это свидетельствует о довольно существенных различиях в форме и пропорциях раковины между выборками, что дополняет указанные выше качественные различия и служит еще одним аргументом в пользу принадлежности сравниваемых выборок к разным видам.

По результатам исследования этих выборок методом главных компонент на основе анализа

морфометрических индексов раковины (первые две главные компоненты обеспечивают 80% суммарной изменчивости) видно, что точки, соответствующие промерам особей рассматриваемых видов, формируют заметно перекрывающиеся облака (рис. 4), хотя и не совпадающие полностью.

Следует также отметить, что для более многочисленного вида *V. (S.) sibirica*, как показано выше, выборки из разных местообитаний (реки и озера), по большинству индексов различаются не существенно, за исключением основного индекса раковины, но при этом раковины речных моллюсков достоверно меньше по всем абсолютным значениям промеров. Так, между выборками из р. Барсучиха и безымянного озера у ст. Развилка при почти одинаковом числе оборотов (среднее 3.3 и 3.5 соответственно) достоверность различий по *t*-критерию Стьюдента для высоты раковины, ширины раковины и высоты последнего оборота достигает -5.31 ($p = <0.0001$), -6.79 ($p = <0.0001$) и -5.57 ($p = <0.0001$) соответственно.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Таксономическое положение *V. (S.) sibirica* и *V. (S.) frigida* обсуждалось в работе (Андреева и др., 2021). На основании анализа литературных ис-

Таблица 1. Сравнительная характеристика раковин *V. (S.) frigida* и *V. (S.) sibirica* из водных объектов бассейна Верхней Оби и бассейна р. Таз

Признак	<i>V. (S.) frigida</i>			<i>V. (S.) sibirica</i>			<i>V. (S.) frigida</i> и <i>V. (S.) sibirica</i> из Верхней Оби
	бассейн Верхней Оби (n = 15)	бассейн р. Таз (n = 21)	t-критерий Стьюдента	бассейн Верхней Оби (n = 36)	бассейн р. Таз (n = 24)	t-критерий Стьюдента	t-критерий Стьюдента
ВР, мм	$\frac{1.6-2.0}{1.8 \pm 0.1}$	$\frac{1.6-3.3}{2.3 \pm 0.1}$	-3.78 (0.0006)	$\frac{1.2-1.9}{1.5 \pm <0.1}$	$\frac{1.4-2.2}{1.7 \pm 0.1}$	-3.88 (0.0003)	5.76 (<0.0001)
ШР, мм	$\frac{2.9-4.0}{3.5 \pm 0.1}$	$\frac{3.6-5.5}{4.4 \pm 0.1}$	-5.91 (<0.0001)	$\frac{2.4-4.4}{3.3 \pm 0.1}$	$\frac{3.1-4.9}{3.7 \pm 0.2}$	-3.48 (0.0010)	1.11 (0.2709)
ВПО, мм	$\frac{1.2-1.8}{1.5 \pm 0.1}$	$\frac{1.4-2.7}{1.9 \pm 0.1}$	-3.55 (0.0011)	$\frac{1.1-1.6}{1.3 \pm <0.1}$	$\frac{1.3-1.9}{1.5 \pm 0.1}$	-3.51 (0.0009)	3.78 (0.0004)
ВПН, мм	$\frac{0.6-0.9}{0.8 \pm <0.1}$	$\frac{0.7-1.5}{1.0 \pm <0.1}$	-4.58 (0.0001)	$\frac{0.5-0.9}{0.7 \pm <0.1}$	$\frac{0.6-1.2}{0.8 \pm <0.1}$	-3.86 (0.0030)	2.79 (0.0075)
ВПС, мм	$\frac{0.9-1.4}{1.1 \pm 0.1}$	$\frac{1.2-2.0}{1.5 \pm 0.1}$	-5.58 (<0.0001)	$\frac{0.8-1.3}{1.1 \pm <0.1}$	$\frac{1.0-1.7}{1.2 \pm 0.1}$	-3.22 (0.0021)	0.99 (0.3277)
ШВБ, мм	$\frac{0.6-1.1}{0.9 \pm 0.1}$	$\frac{1.1-1.8}{1.3 \pm 0.1}$	-6.96 (<0.0001)	$\frac{0.7-1.4}{1.0 \pm 0.1}$	$\frac{0.9-1.6}{1.2 \pm <0.1}$	-5.13 (<0.0001)	-1.05 (0.2970)
ШТБ, мм	$\frac{1.3-1.7}{1.5 \pm 0.1}$	$\frac{1.5-2.3}{1.8 \pm 0.1}$	-4.53 (0.0001)	$\frac{1.1-1.8}{1.4 \pm <0.1}$	$\frac{1.3-2.0}{1.5 \pm 0.1}$	-2.99 (0.0041)	1.71 (0.0929)
ШВА, мм	$\frac{1.2-1.6}{1.4 \pm 0.1}$	$\frac{1.4-2.7}{1.8 \pm 0.1}$	-3.51 (0.0013)	$\frac{0.9-1.8}{1.3 \pm 0.1}$	$\frac{1.2-2.1}{1.4 \pm 0.1}$	-2.27 (0.0271)	2.45 (0.0178)
ШТА, мм	$\frac{1.1-1.4}{1.2 \pm <0.1}$	$\frac{1.1-1.9}{1.5 \pm <0.1}$	-4.27 (0.0002)	$\frac{0.9-1.6}{1.2 \pm <0.1}$	$\frac{1.2-1.8}{1.4 \pm <0.1}$	-4.01 (0.0002)	0.29 (0.7656)
ШР/ВР	$\frac{1.63-2.18}{1.95 \pm 0.04}$	$\frac{1.64-2.50}{1.98 \pm 0.04}$	-0.62 (0.5397)	$\frac{2.00-2.58}{2.23 \pm 0.04}$	$\frac{1.89-2.63}{2.24 \pm 0.05}$	-0.35 (0.7285)	-5.87 (<0.0001)
ШТА/ШР	$\frac{0.31-0.39}{0.36 \pm 0.01}$	$\frac{0.25-0.40}{0.34 \pm 0.01}$	1.54 (0.1338)	$\frac{0.29-0.42}{0.37 \pm <0.01}$	$\frac{0.34-0.43}{0.38 \pm 0.01}$	-1.17 (0.2468)	-1.29 (0.2046)
ШТБ/ШР	$\frac{0.39-0.49}{0.42 \pm 0.01}$	$\frac{0.37-0.44}{0.40 \pm <0.01}$	2.42 (0.0211)	$\frac{0.36-0.46}{0.41 \pm <0.01}$	$\frac{0.36-0.46}{0.40 \pm 0.01}$	1.49 (0.1410)	1.08 (0.2871)
ШВБ/ШТБ	$\frac{0.46-0.79}{0.64 \pm 0.03}$	$\frac{0.65-0.87}{0.75 \pm 0.01}$	-4.71 (<0.0001)	$\frac{0.54-1.00}{0.72 \pm 0.04}$	$\frac{0.63-1.00}{0.81 \pm 0.07}$	-3.68 (0.0005)	-2.89 (0.0056)
ШВА/ШТА	$\frac{0.86-1.45}{1.16 \pm 0.05}$	$\frac{1.00-1.93}{1.24 \pm 0.05}$	-0.68 (0.5032)	$\frac{0.82-1.36}{1.06 \pm 0.02}$	$\frac{0.81-1.25}{1.00 \pm 0.03}$	1.82 (0.0739)	2.73 (0.0087)
ВПН/ВР	$\frac{0.37-0.47}{0.43 \pm 0.01}$	$\frac{0.34-0.55}{0.45 \pm 0.01}$	-1.10 (0.2785)	$\frac{0.38-0.54}{0.46 \pm 0.01}$	$\frac{0.37-0.63}{0.48 \pm 0.02}$	-1.69 (0.0967)	-2.26 (p = 0.0282)
ВПС/ВР	$\frac{0.53-0.75}{0.62 \pm 0.02}$	$\frac{0.54-0.80}{0.67 \pm 0.02}$	-1.93 (0.0614)	$\frac{0.64-0.85}{0.72 \pm 0.01}$	$\frac{0.63-0.88}{0.71 \pm 0.02}$	0.56 (0.5767)	-5.74 (<0.0001)
ВПО/ВР	$\frac{0.70-0.94}{0.85 \pm 0.02}$	$\frac{0.70-1.05}{0.84 \pm 0.02}$	0.23 (0.8184)	$\frac{0.81-1.00}{0.90 \pm 0.01}$	$\frac{0.74-1.00}{0.89 \pm 0.02}$	0.72 (0.4693)	-2.77 (0.0078)
ЧО	$\frac{3.10-3.75}{3.42 \pm 0.06}$	—	—	$\frac{3.00-3.75}{3.32 \pm 0.06}$	—	—	1.41 (0.1666)

Таблица 1. Окончание

Признак	<i>V. (S.) frigida</i>			<i>V. (S.) sibirica</i>			<i>V. (S.) frigida</i> и <i>V. (S.) sibirica</i> из Верхней Оби
	бассейн Верхней Оби (n = 15)	бассейн р. Таз (n = 21)	t-критерий Стьюдента	бассейн Верхней Оби (n = 36)	бассейн р. Таз (n = 24)	t-критерий Стьюдента	t-критерий Стьюдента
ШУ	$\frac{1.2-1.6}{1.4 \pm <0.1}$	—	—	$\frac{1.0-1.6}{1.3 \pm <0.1}$	—	—	1.66 (0.1043)
ВУ	$\frac{1.2-1.7}{1.5 \pm 0.1}$	—	—	$\frac{1.1-1.7}{1.4 \pm <0.1}$	—	—	2.30 (0.0256)
ШУ/ВУ	$\frac{0.86-1.08}{0.95 \pm 0.02}$	—	—	$\frac{0.91-1.08}{0.97 \pm 0.01}$	—	—	-1.28 (0.2062)
ВУ/ВР	$\frac{0.72-0.94}{0.84 \pm 0.02}$	—	—	$\frac{0.76-1.07}{0.93 \pm 0.02}$	—	—	-4.57 (<0.0001)

Примечание. ВР – высота, ШР – ширина раковины соответственно (мм); ВПО – высота последнего оборота (мм), ВПН – высота последнего оборота в его начале, у устья (мм), ВПС – высота последнего оборота в его средней части (на участке, противоположном устью) (мм); ШУ – ширина, ВУ – высота устья соответственно (мм); ШВБ – ширина внутренних оборотов с базальной стороны = ширина пупка (мм); ШТБ – ширина трубки последнего оборота с базальной стороны (мм); ШВА – ширина внутренних оборотов с апикальной стороны (мм); ШТА – ширина трубки последнего оборота с апикальной стороны (мм); ЧО – число оборотов. Над чертой – пределы изменчивости, под чертой – средние значения \pm ошибка среднего. Жирным шрифтом отмечены статистически значимые различия средних, при соответствующих *p* (в скобках).

точников и сравнительно-морфометрических исследований выборки *V. (S.) frigida* и *V. (S.) sibirica* из бассейна р. Таз авторами сделан вывод, что в водных объектах бассейна р. Таз обитают два вида плоскостриальных Valvatidae: *V. (S.) sibirica* и *V. (S.) frigida*, имеющих достоверные различия по морфологическим признакам и морфометрическим индексам. Аналогичная ситуация выявлена нами и для бассейна Верхней Оби.

При сравнении выборок по обоим рассматриваемым видам из водоемов и водотоков бассейнов р. Таз и Верхней Оби (табл. 1) статистически значимые различия наблюдаются по основным мерным исследованным признакам (высоте и ширине раковины, высоте последнего оборота и др.). Особи из популяций бассейна Верхней Оби (юг Западной Сибири) при одинаковом числе оборотов оказываются достоверно меньше по абсолютным размерам, чем особи из бассейна р. Таз (север Западной Сибири).

И, напротив, по имеющим систематическое значение морфометрическим индексам выборки различаются очень слабо. Это два дополнительных индекса (ШТБ/ШР и ШВБ/ШТБ) для *V. (S.) frigida* и один (ШВБ/ШТБ) для *V. (S.) sibirica*. Выявленный факт позволяет утверждать, что, судя по изученным выборкам, популяции, обитающие в столь разных физико-географических условиях, обладают достаточно стабильными качественными

морфологическими признаками (в первую очередь, – относительная высота завитка), и почти не имеют существенных различий в форме и пропорциях раковины в пределах каждого вида.

Абсолютные размеры тела у многих беспозвоночных – признак, сильно варьирующий в зависимости от условий конкретного местообитания. Для большинства изученных по данному аспекту видов пресноводных моллюсков характерно уменьшение абсолютных размеров по направлению с юга на север (Винарский, 2012). Так, для катушек *Planorbis planorbis* (L., 1758) в Западной Сибири такое уменьшение абсолютных размеров раковины достигает величины более чем в полтора раза, что, возможно, объясняется сокращением “временного горизонта” для роста и развития моллюсков в северных районах (Vinarski, Karimov, 2008). Следует отметить, что связь абсолютных размеров и географической широты местности у брюхоногих моллюсков изучали преимущественно на представителях подкласса легочных (Pulmonata) (Винарский, 2012, 2013), жаберные брюхоногие в этом плане исследованы несопоставимо слабее.

Отмеченные различия в размерах раковины между популяциями *V. (S.) frigida* и *V. (S.) sibirica* бассейнов рек Таз и Верхней Оби, вероятнее всего, свидетельствуют о различиях в локальных условиях обитания (возможно, температурных и

трофических факторах, а также содержанию растворенного кислорода). Водные объекты в пределах бассейна Верхней Оби, в которых был собран изученный материал, отличаются не очень благоприятным для жаберных моллюсков гидрологическим режимом (хотя в некоторых из них численность плоскоспиральных сибировальват может достигать нескольких сотен экз./м²). Это мелкие, сильно заболоченные, с повышенной кислотностью воды. Так, р. Барсучиха берет начало из заболоченного озера и почти на всем протяжении протекает среди торфяников. Кроме того, обследованные пойменные водоемы подвержены сильному обмелению к концу лета. Рассматриваемые виды вальватид имеют ареалы, простирающиеся далеко в Заполярье (Андреева и др., 2021) и адаптированы к обитанию в высоких широтах, поэтому, возможно, пойменные водоемы в бассейне р. Таз более благоприятны для их обитания, чем водоемы аналогичного типа на южной границе ареала.

Также интересны результаты сравнения выборок *V. (S.) sibirica* из речных и озерных местообитаний в бассейне Верхней Оби. Раковины речных моллюсков при почти одинаковом числе оборотов (3.26 и 3.53 соответственно) достоверно меньше по всем мерным признакам, что вполне могло быть связано с худшими условиями обитания для этого вида в реке, поскольку пробу отобрали в конце сентября, и моллюски имели больше времени для развития, чем озерные, которых собрали в августе. Однако достоверные различия по некоторым морфометрическим индексам, в том числе и по основному индексу раковины (ШР/ВР), не нашли объяснения. В то же время имеются наблюдения по внутривидовой изменчивости пресноводных мелких двустворчатых моллюсков сем. Sphaeriidae, связанной, как считают авторы, с особенностями гидролого-гидрохимического режима водоемов (проточностью, заливанием полыми водами в период паводка), которые в свою очередь обуславливают различия в температурном режиме и характере донных осадков, имеющих значение для существования моллюсков. При этом моллюски речных и озерных вод достоверно различаются по морфометрическим показателям, но эти различия не выходят за пределы нормы реакции вида.

Выводы. По результатам исследования в водоемах и водотоках бассейна Верхней Оби, как и на севере Западной Сибири, отмечено два вида плоскоспиральных моллюсков из подрода *Sibirovalvata*: *V. (S.) frigida* и *V. (S.) sibirica*. Достоверность конхологических различий между *V. (S.) frigida* и *V. (S.) sibirica*, ранее отмеченная для бассейна р. Таз, подтверждается и на материале из бассейна Верхней Оби, что еще раз свидетельствует о

видовом статусе рассматриваемых форм вальватид. Раковины северных (бассейн р. Таз) и южных (бассейн Верхней Оби) популяций *V. (S.) frigida* и *V. (S.) sibirica* очень слабо различаются по морфометрическим индексам, что указывает на незначительную изменчивость этих признаков в пределах ареала. Различия же между северными и южными популяциями в абсолютных размерах раковины при равном числе оборотов предположительно могут быть объяснены условиями конкретных местообитаний. Более благоприятный температурный режим на юге может нивелироваться недостатком кислорода, в том числе, в период летне-осенней межени.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена на личные средства авторов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Андреева С.И., Абакумова Е.А. 2003. К фауне моллюсков семейства Valvatidae (Gastropoda, Pectinibranchia) водоемов Западно-Сибирской равнины // Естеств. науки и экология. Ежегодник ОмГПУ. Вып. 7. С. 96.
- Андреева С.И., Андреев Н.И., Бабушкин Е.С. 2021. Моллюски семейства Valvatidae Gray 1840 (Gastropoda, Heterobranchia) бассейна реки Таз (Западная Сибирь) // Ruthenica: Русс. малаколог. журн. Т. 31. № 1. С. 7.
[https://doi.org/10.35885/ruthenica.2021.31\(1\).2](https://doi.org/10.35885/ruthenica.2021.31(1).2)
- Богатов В.В., Затравкин М.Н. 1990. Брюхоногие моллюски пресных и солоноватых вод Дальнего Востока СССР. Определитель. Владивосток: Дальневосточное отделение АН СССР.
- Винарский М.В. 2012. Географическая изменчивость пресноводных моллюсков // Журн. общ. биологии. Т. 73. № 2. С. 125.
- Винарский М.В. 2013. Изменчивость пресноводных легочных моллюсков (таксономический аспект). Омск: Изд-во ОмГПУ.
- Винарский М.В., Крамаренко С.С., Лазуткина Е.А. и др. 2012. Статистические методы в изучении континентальных моллюсков // Статистические методы анализа в биологии и медицине. Омск: Вариант-Омск. С. 5.
- Гундризер А.Н., Иванова М.А., Новиков Е.А. 1973. Пресноводные моллюски водоемов Тувы // Водоемы Сибири и перспективы их рыбохозяйственного использования. Томск: Изд-во Томск. ун-та. С. 200.
- Долгин В.Н. 2000. Роль моллюсков в водных экосистемах Субарктики и Арктики Сибири // Экология и рациональное природопользование на рубеже веков. Итоги и перспективы: Мат. науч. конф. Т. 1. Томск: Изд-во Томск. ун-та. С. 102.
- Долгин В.Н. 2001. Биоразнообразие моллюсков Севера Западной Сибири // Современные проблемы гид-

- робиологии Сибири. Тезисы докл. Всерос. конф. Томск: б/и. С. 34.
- Долгин В.Н. 2012. Пресноводные моллюски бассейна верхнего Енисея и озер Тувы // Вестник ТГПУ. 7 (122). С. 129.
- Долгин В.Н., Пузикова Е.Н. 2007. Пресноводные моллюски Тувы // Моллюски. Морфология, таксономия, филогения, биогеография и экология: сб. науч. работ по мат-лам седьмого (XVI) совещ. по изучению моллюсков. СПб.: Изд. ЗИН РАН С. 88.
- Дунаева Д.В., Бабушкин Е.С., Винарский М.В., Мурашко Ю.А. 2023. К фауне пресноводных моллюсков природного парка “Кондинские озера” (ХМАО-Югра, западная Сибирь) // Наука и инновации XXI века. Т. 2. Сургут: Сургут. гос. ун-т. С. 18.
- Журавлев В.Б. 2003. Рыбы бассейна Верхней Оби. Барнаул: Изд-во Алтайск. ун-та.
- Клишко О.К., Матафонов П.В. 2016. Таксономический состав и разнообразие зообентоса малых рек Верхнеамурского среднегорья // Уч. записки ЗабГУ. Т. 11. № 1. С. 64.
- Красногорова А.Н., Андреева С.И., Андреев Н.И. 2011. Изменчивость раковин *Sphaerium levinodis* Westerlund, 1876 (Mollusca, Bivalvia) из водоемов Западной Сибири // Омский научный вестник. № 1(104). С. 208.
- Кузменкин Д.В. 2019. К биоразнообразию и роли моллюсков в водных объектах низкогорий Алтая и Салаира // Тр. Тигирекского заповедника. Вып. 11. С. 84. https://doi.org/10.53005/20767390_2019_11_84
- Матвеев А.Н., Самусенок В.П., Юрьев А.Л. и др. 2019. Биоразнообразие и структура биоты озера Фролиха (Северный Байкал, Восточная Сибирь) // Изв. Иркут. гос. ун-та. Сер. Биол. Экол. Т. 30. С. 58.
- Паньков Н.Н., Овчанкова Н.Б., Шадрин Н.Ю. 2016. Фауна гребнежаберных моллюсков (Gastropoda: Pectinibranchia) востока европейской России, Урала и Западной Сибири // Вест. Пермского ун-та. Сер. Биология. Вып. 3. С. 244.
- Прозорова Л.А., Ситникова Т.Я., Засыпкина М.О. и др. 2009. Пресноводные брюхоногие моллюски (Gastropoda) бассейна оз. Байкал и прилегающих территорий // Аннотированный список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна. Т. 2. Новосибирск: Наука. С. 170.
- Прозорова Л.А., Старобогатов Я.И. 1998. Подрод *Sibirovalvata* рода *Cincinna* (Pectinibranchia, Valvatidae) в России и на сопредельных территориях // Бюлл. Дальневост. малаколог. общ-ва. Вып. 2. С. 54.
- Старобогатов Я.И., Прозорова Л.А., Богатов В.В., Саенко Е.М. 2004. Брюхоногие моллюски (Gastropoda) // Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т. 6. Моллюски, Полихеты, Немертины. СПб.: Наука. С. 253.
- Стебаев И.В., Пивоварова Ж.Ф., Смоляков Б.С., Неделькина С.В. 1993. Биогеосистемы лесов и вод России. Новосибирск: Наука.
- Шарый-оол М.О. 2014. Фауна пресноводных моллюсков бассейна Верхнего Енисея // Чтения памяти проф. В.Я. Леванидова. Вып. 6. С. 734.
- Шихова Т.Г., Митрофанова И.Ю. 2019. Пресноводные моллюски верхнего участка Вятско-Камского междуречья // Биология внутр. вод. № 3. С. 63. <https://doi.org/10.1134/S0320965219040156>
- Clewing C., Von Oheimb P.V., Vinarski M.V. 2014. Freshwater mollusc diversity at the roof of the world: phylogenetic and biogeographical affinities of Tibetan Plateau Valvata // J. Molluscan Studies. V. 80(4). P. 452. <https://doi.org/10.1093/mollus/eyu016>
- Glöer P. 2002. Die süßwassergastropoden Nord- und Mitteleuropas: Bestimmungsschlüssel, Lebensweise, Verbreitung. Hackenheim: Conchbooks.
- Glöer P. 2019. The freshwater gastropods of the West-Palaearctis. Volume 1. Fresh- and brackish waters except spring and subterranean snails. Identification key, anatomy, ecology, distribution. Neustadt: Published by the author.
- Middendorff A.Th. 1851. Mollusken // Reise in den äussersten Norden und Osten Sibiriens. Band II. Zoologie. Theil 1. Wirbellose Thiere. Saint-Petersburg: Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften. S. 163.
- Nekhaev I.O. 2021. Freshwater gastropods of the western part of the Kola Peninsula and northern Karelia (northern Europe) // Ruthenica. V. 31(4) P. 147.
- Vinarski M.V., Kantor Yu.I. 2016. Analytical catalogue of fresh and brackish water molluscs of Russia and adjacent countries. Moscow: A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution of RAS.
- Vinarski M.V., Karimov A.V. 2008. Geographic variation of *Planorbis planorbis* shells in the waterbodies of Western Siberia (Gastropoda: Pulmonata: Planorbidae) // Mollusca. V. 26(2). P. 195.
- Vinarski M.V., Andreeva S.I., Andreev N.I. et al. 2007. Diversity of gastropods in the inland waterbodies of Western Siberia // Invertebrate Zool. V. 4(2). P. 173. <https://doi.org/10.15298/invertzool.04.2.06>
- Vinarski M.V., Nekhaev I.O., Glöer P., von Proschwitz T. 2013. Type materials of freshwater gastropod species described by C.A. Westerlund and accepted in current malacological taxonomy: a taxonomic and nomenclatorial study // Ruthenica, Russ. Malacological J. V. 23(2). P. 79.
- Vinarski M.V., Palatov D.M., Marinskiy V.V. 2017. Checklist of the freshwater snails (Mollusca: Gastropoda) of Mongolia // Zootaxa. V. 4317(1). P. 45. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4317.1.2>
- Westerlund C.A. 1873. Fauna molluscorum terrestrium et fluviatilium Sueciae, Norvegiae et Daniae. 2. Sötvatten Mollusker. Stockholm: O.W. Backmann. i-v. S. 297.
- Westerlund C.A. 1877. Sibiriens Land- och Sötvatten Mollusker. I. Kongliga Svenska Vetenskaps Akademiens Handlingar. V. 14(12). S. 1.

**Planispiral Valvatids (Mollusca: Gastropoda: Valvatidae)
of Subgenus *Sibirovalvata* in Upper Ob Basin**

S. I. Andreeva¹, D. V. Kuzmenkin^{2, *}, and A. N. Krasnogorova¹

¹*Omsk State Transport University, Omsk, Russia*

²*Tigirek State Natural Reserve, Barnaul, Russia*

**e-mail: kuzmenckin@yandex.ru*

In reservoirs and watercourses of the Upper Ob basin (south of Western Siberia) two representatives of the family Valvatidae (Valvatidae) of the subgenus *Sibirovalvata*, having a planispiral shell, have been noted. It is shown that two species of planispiral mollusks from this subgenus live in the region: *Valvata (Sibirovalvata) frigida* and *V. (S.) sibirica*. On the material from the Upper Ob basin, significant conchological differences between *V. (S.) frigida* and *V. (S.) sibirica* by key morphometric indices. According to the results of comparison with the material from the north of Western Siberia, it was found that the shells of the northern (basin of the Taz River) and southern (basin of the Upper Ob) populations of *V. (S.) frigida* and *V. (S.) sibirica* differ very slightly in morphometric indices, which indicates a slight variability of these traits within the range. At the same time, the detected significant differences between the northern and southern populations in the absolute size of the shell can presumably be explained by the conditions of specific habitats. At the same time, a more favorable temperature regime in the south may be offset by a lack of oxygen, including during the summer-autumn low water period.

Keywords: Western Siberia, Upper Ob, valvatids, shell, morphology, morphometric indices, ecology