

УДК 594.329.21(292.4/.5)

СОВРЕМЕННОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ БРЮХОНОГИХ МОЛЛЮСКОВ СЕМЕЙСТВА VIVIPARIDAE (CAENOGASTROPODA) В КОНТИНЕНТАЛЬНЫХ ВОДОЕМАХ ЕВРАЗИИ

© 2014 г. В. В. Анистратенко¹, Е. В. Дегтяренко², О. Ю. Анистратенко^{1,3}, Л. А. Прозорова⁴

¹Институт зоологии НАН Украины им. И.И. Шмальгаузена, Киев 01601, Украина

e-mail: anistrat@izan.kiev.ua

²Национальный университет биоресурсов и природопользования Украины, Киев 03041, Украина

e-mail: oomit@mail.ru

³Институт геологических наук НАН Украины, Киев 01601, Украина

e-mail: anistrat@rambler.ru

⁴Биолого-почвенный институт ДВО РАН, Владивосток 690022, Россия

e-mail: lprozorova@mail.ru

Поступила в редакцию 25.01.2013 г.

Современное распространение яйцеживородящих моллюсков родов *Viviparus* и *Contectiana* семейства Viviparidae впервые рассмотрено в целом для Евразии. Суммированы и проанализированы собственные, музейные и литературные данные, накопленные к настоящему времени по распространению этих палеарктических родов. Установлены современные границы распространения живородок в водоемах региона, отмечены биогеографические изменения, произошедшие за последние 40 лет. Сведения об ареалах *Viviparus* и *Contectiana* представлены в целом для Евразии и более детально для Украины. Выявлено, что при общей стабильности ареалов данных палеарктических родов в Евразии происходят флуктуации распределения их представителей в бассейнах отдельных рек — обретение новых и/или утрата прежних местообитаний в Восточной Европе и Западной Сибири. Показаны неравномерность распределения данных родов на территории Украины и их отсутствие в Приазовье, не связанное с наличием географических барьеров.

Ключевые слова: биогеография, Caenogastropoda, Viviparidae, *Viviparus*, *Contectiana*, Евразия, Палеарктика.

DOI: 10.7868/S0044513413120040

В современных условиях естественные границы ареалов многих видов достаточно быстро меняют свои очертания в результате изменений природной среды. В связи с этим регулярный сравнительный анализ географического распространения и регистрация фактов освоения новых территорий или, наоборот, вытеснения из определенных участков обитания служит объективным мерилем динамики ареалов живых организмов. Наряду с расширением ареала может наблюдаться обратная картина; случаи регрессии также требуют регистрации, анализа причин и возможных последствий. Названные процессы изучались нами на примере моллюсков семейства Viviparidae Gray 1847, среди которых также есть виды, самостоятельно либо с помощью человека расширяющие или сокращающие свой ареал.

Надсемейство Viviparoidea довольно богато современными и, особенно, ископаемыми видами. Ныне насчитывают около 150 видов, объединяемых примерно в 30 родов (см. например, Franke et al., 2007) или, по другим оценкам, более 500 ви-

дов, относящихся к 22–26 таксонам группы рода (Прозорова, Анистратенко, 2012). С учетом палеонтологических данных разнообразие Viviparoidea как минимум удваивается, поскольку к настоящему времени описано не менее 26 вымерших родов и подродов живородок (Сенинский, 1905; Thiele, 1931; Wenz, 1938–1944; Попова и др., 1970; Старобогатов, 1985; Анистратенко, Гожик, 1995; Даценко, 2008 и др.).

Обсуждение такой обширной группы требует некоторых пояснений в отношении используемой нами системы, поскольку среди малакологов до сих пор нет единства в понимании объема и статуса таксонов, относимых к живородкам.

Согласно таксономии, практикуемой в основном малакологами бывшего СССР (Ситникова, Старобогатов, 1982; Старобогатов и др., 2004; Прозорова, Ситникова, 2012), живородки континентальных водоемов земного шара объединяются в надсемейство Viviparoidea Gray 1847, представленное семействами Viviparidae Gray 1847, Liopladidae Gill 1863, Bellamyidae Röhrbach 1937 и

Amuropaludinidae Kruglov et Pavluchenkova 1995. В более ранних (Старобогатов, 1970) и некоторых современных работах (Bouchet, Rocroi, 2005 и др.) фигурирует семейство Viviparidae, разделенное на 3 подсемейства — Viviparinae s. str., Lioplacinae (=Campelominae Thiele 1929) и Bellamyinae. Принимая во внимание значительную анатомическую обособленность этих групп, мы считаем обоснованным их семейственный ранг и принимаем Viviparidae как одно из семейств надсемейства Viviparoidea (Прозорова, Анистратенко, 2012).

В Евразии известны три из четырех названных семейств живородок, тогда как представители Lioplacidae эндемичны для востока Северной Америки. Семейство Viviparidae в целом имеет голарктическое распространение; в Северной Америке обитает один род *Leopaludina* Starobogatov 1985, бесспорно принадлежащий к вивипаридам. В евразийской части ареала представители Viviparidae не выходят за пределы Палеарктики. В юго-восточной части Азии обитают живородки из других семейств (Amuropaludinidae Kruglov et Pavluchenkova 1995 и Bellamyidae Röhrbach 1937), которые, напротив, не проникают в Палеарктику через северные границы Сино-Индийской (Старобогатов, 1986; Kruglov, Starobogatov, 1993; Прозорова, 2001) или Амурской переходной (Берг, 1962) области. Таким образом, при обсуждении географии семейства Viviparidae мы говорим о распространении этой группы лишь в палеарктической части Евразии, где семейство представлено двумя родами — *Viviparus* Montfort 1810 и *Contectiana* Bourguignat 1880.

Со времени последней детальной и одновременно масштабной ревизии Viviparidae земного шара минуло более 40 лет (Старобогатов, 1970). За это время произошли существенные антропогенные перестройки в гидрографии и гидрологии континентальных водоемов Евразии, повлекшие за собой изменения фауны.

В ходе настоящего исследования мы попытались установить современные границы распространения живородок в водоемах региона и выявить их возможные изменения за указанный период.

Для решения этой задачи нами суммированы и проанализированы собственные, музейные и, частично, литературные данные, накопленные к настоящему времени по распространению обоих палеарктических родов Viviparidae (Bourguignat, 1862, 1880; Kobelt, 1909; Franz, 1932; Жадин, 1928, 1952; Zilch, 1955; Старобогатов, 1970; Черногоренко, Старобогатов, 1987; Черногоренко, 1988, 1989; Павлюченкова, 1997; Анистратенко, Анистратенко, 2001; Falkner et al., 2001; Лазуткина, 2004; Березкина, Аракелова, 2010; Horsák et al., 2010; Анистратенко и др., 2012 и мн. др.).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В ходе выполнения настоящего исследования были произведены обширные сборы живородок семейства Viviparidae на территории России, Украины, Кавказа и прилегающих стран южной Европы и проанализирована соответствующая литература. Наиболее представительный материал собран и обобщен авторами из водоемов разного типа всех природно-географических зон Украины и отчасти сопредельных стран в период 1984–2012 гг. Также учтены географические данные всех проб, содержащих Viviparidae, из коллекции Лаборатории зоогеографии Института зоологии НАН Украины, в том числе единичные сборы отдельных лиц (см. рубрику “Благодарности”). Кроме того, использованы музейные каталоги коллекций Зоологического института РАН, С.-Петербург, Россия и Национального научно-природоведческого музея НАН Украины, Киев, Украина.

Все наиболее важные из имеющихся в нашем распоряжении первичных данных по находкам Viviparidae обоих родов нанесены на карты (рис. 1, 2). Литературные данные по географии живородок в Евразии учтены лишь в общей форме и воспроизводятся на картах частично. Поскольку в настоящем сообщении обсуждается распространение родов *Viviparus* и *Contectiana*, а не конкретных видов, литературные сведения и данные музейных каталогов использовались без перепределения материалов и учета различий таксономических подходов. Правомочность такого решения основана на том, что родовая принадлежность в пределах Viviparidae легко определяется по раковине моллюска любого возраста. Кроме того, практикуемые зарубежными коллегами определения типа “*Viviparus viviparus*” и “*Viviparus contectus*” соответствуют нашим представлениям о принадлежности моллюсков к родам *Viviparus* и *Contectiana* (см. рис. 1).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Общие замечания по географии Viviparoidea

Известно, что в пределах надсемейства наиболее широко распространенной и процветающей группой живородок является семейство Bellamyidae, представленное в Африке, Восточной Азии, Австралии (см., например, Старобогатов, 1970, 1985). Некоторые виды этого семейства интродуцированы к настоящему времени также в Европу (Soes et al., 2011) и Северную Америку (Sengupta et al., 2009). При этом в Африке и на п-ове Индостан (кроме низовий Ганга) обитают преимущественно представители *Bellamyia* Jousseaume 1886, тогда как в юго-восточной Азии родовое разнообразие вивипароидей значительно больше. Это позволяет считать восток Азии регионом, где ис-

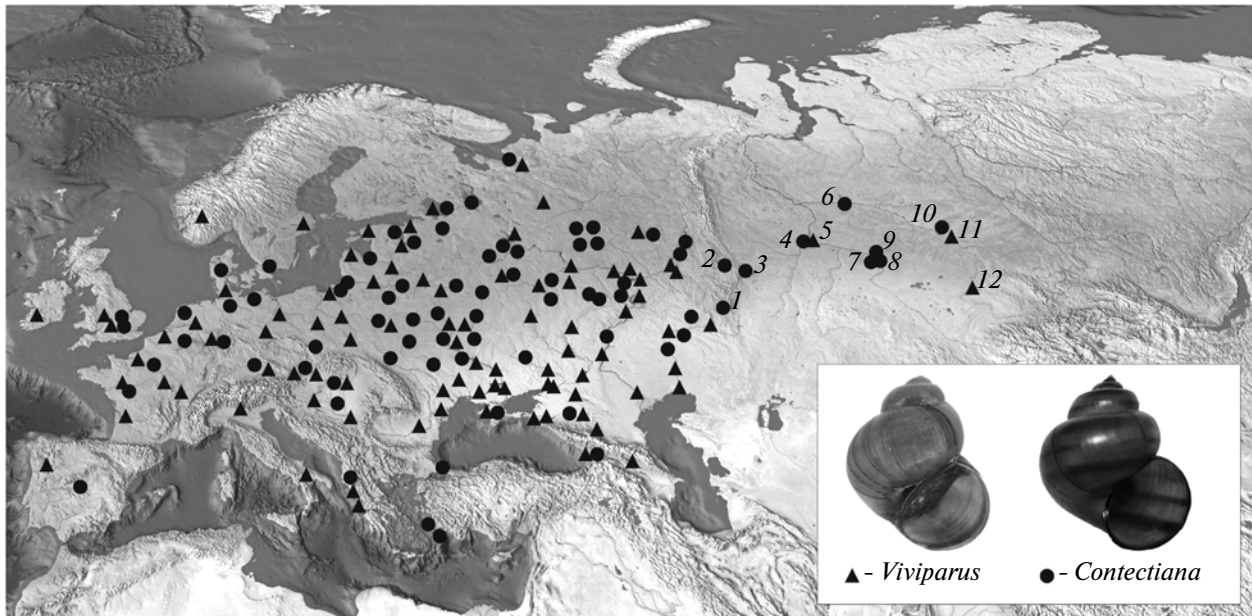


Рис. 1. Распространение вивипарид родов *Viviparus* и *Contectiana* в Евразии. Цифрами показаны известные находки живородок в Зауралье и Западной Сибири: 1 — несколько местонахождений в горах Южного Урала (Лазуткина, 2003); 2 — местонахождения на Среднем Урале (Лазуткина, 2003); 3 — пруды поймы р. Калиновка — притока р. Исеть в окрестностях Екатеринбурга (Средний Урал, бассейн Иртыша) (Хохуткин, 1971); 4 — р. Нерда (бассейн Иртыша), Тобольский р-н, Тюменская обл. (Хохуткин и др., 2003); 5 — курья р. Иртыш ниже г. Тобольск, Тюменская обл. (сбор М.В. Винарского, 2009); 6 — водоемы в окрестности пос. Салым, Нефтеюганский р-н, Ханты-Мансийский АО (сообщение М.В. Винарского по данным Зоомузея Института экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург); 7 — оз. Ананьевское (бассейн Иртыша), Тарский р-н, Омская обл. (Лазуткина, 2004); 8 — оз. Кривое (бассейн Иртыша), Тарский р-н, Омская обл. (Лазуткина, 2004); 9 — водоемы в окрестностях поселения Екатерининское (бассейн Иртыша), Тарский р-н, Омская обл. (Mozley, 1936); 10 — водоемы окрестностей г. Нарым (Средняя Обь), Томская обл. (Внуковский, 1929); 11 — водоемы окрестностей г. Нарым (Средняя Обь), Томская обл. (Johansen, 1934); 12 — Новосибирское водохранилище (Андреев и др., 2008).

ходно формировалось родовое разнообразие надсемейства (Старобогатов, 1970).

Наиболее близко белламидам семейство *Amuropaludinidae*, исходно установленное как эндемичное для Амура, но, возможно, распространенное и в более южных бассейнах, например Янцзы и Меконга. По сравнению с *Bellamyidae* представители *Viviparidae* (Европа и Северная Америка) и особенно *Lioplacidae* (восток Северной Америки) обладают гораздо менее широкими ареалами (Прозорова, Анистратенко, 2012).

Распределение родов между европейской и американской частями ареала семейства *Viviparidae* более или менее равномерно и выглядит следующим образом. В Европе обитают представители двух, а в Северной Америке — 3–4-х номинальных родов, из которых один (*Viviparus*) ранее считался общим (Старобогатов, 1970 и др.). Однако в последнее время молекулярно-генетическими методами получены данные, которые не позволяют относить американских “*Viviparus*” *georgianus* (Lea 1834) к единому кластеру с европейскими представителями рода *Viviparus* (David Campbell, личное сообщение). С этим согласуются результаты сопоставления морфологических особенностей эмбриональной раковины

“*Viviparus*” *georgianus* и европейских живородок (В. Анистратенко, неопубликованные данные). Именно поэтому при рассмотрении ареала представителей семейства *Viviparidae* мы исходим из предположения, что оба рассматриваемые здесь рода (*Viviparus* и *Contectiana*) ограничены в своем распространении евразийским континентом. В то же время, как указывалось выше, в Северной Америке обитают виды, сходные по конхологии с *Viviparus*, но принадлежащие к отдельному роду (*Leopaludina*) того же семейства.

Особенности распространения родов *Viviparus* и *Contectiana* в Евразии

Область распространения *Viviparus* в Европе охватывает почти всю ее территорию, восточное и южное Причерноморье и западное Закавказье (рис. 1). Живородки отсутствуют лишь в водоемах юго-западного сектора Пиренейского п-ова, а также части крайнего севера и юга Европы. Других заметных лакун в ареале рода не отмечено, и поэтому европейское распространение *Viviparus* можно с некоторой долей условности считать сплошным. В настоящее время живородки Европы активно изучаются, в том числе с точки зрения

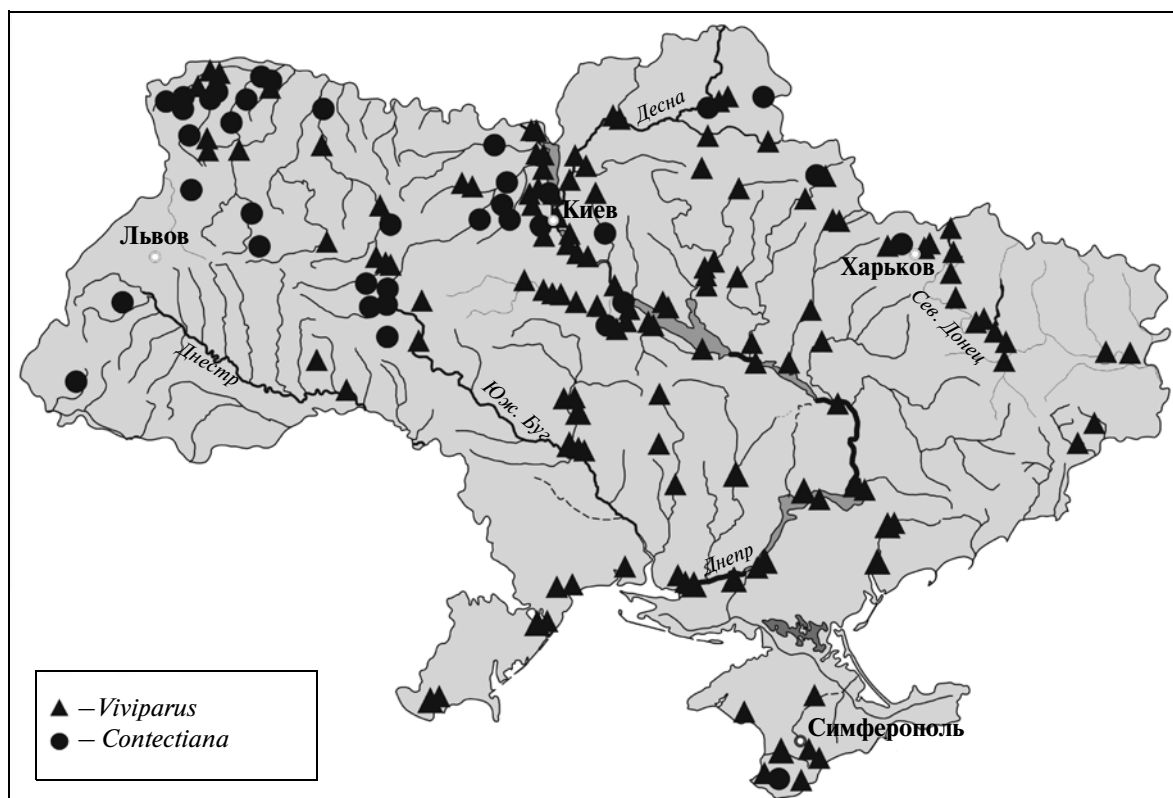


Рис. 2. Распространение вивипарид на территории Украины.

их сохранения в природе, и пока не вызывают серьезных опасений (Cuttelod et al., 2011). В то же время некоторые виды, например, *Viviparus ater* (Cristofori and Jan, 1832) известны в Западной Европе из немногих локалитетов (Soes et al., 2009). Ограниченность в распространении, возможно, послужит основанием для присвоения им охранного статуса, хотя для этого пока недостаточно данных.

В отличие от *Viviparus*, в составе рода *Contectiana* имеется несколько номинальных видов, действительно обладающих сравнительно ограниченным ареалом и низкой численностью. В первую очередь, это виды подрода *C.* (*Kobeltipaludina*) Chernogorenko et Starobogotov 1987: *C. fennica* (Kobelt 1909), *C. turrita* (Kobelt 1909) и *C. kormosi* (Kobelt 1909), приуроченные к озерам бассейна Балтийского и, вероятно, Северного морей (Красная книга природы Ленинградской области, 2002; Красная книга природы Санкт-Петербурга, 2004; Старобогатов и др., 2004). Вид *C. ladogensis* Chernogorenko et Starobogotov 1987 известен пока только из типового местонахождения — оз. Ладога (Черногоренко, Старобогатов, 1987; Красная книга природы Ленинградской области, 2002; Красная книга природы Санкт-Петербурга, 2004). В пределах Украины виды подрода *Kobeltipaludina* также редки и числятся только в

фауне Шацких озер (Черногоренко, 1989). Для уточнения их распространения, а также решения вопроса об их самостоятельности, необходимы специальные исследования. Помимо академического интереса, изучение таксономии этой группы видов важно в связи с угрозой их исчезновения и необходимости разработки охранных мер, которые пока не представляются необходимыми в отношении видов рода *Viviparus*. Между тем вполне возможно, что эти виды контектиан представляют собой локальные морфы (подвиды) широко распространенного *C. listeri* (Forbes et Hanley 1849). Последний обладает наиболее обширным ареалом не только среди *Contectiana*, но и, пожалуй, среди всех *Viviparidae* Евразии. Этот вид живородок обычно приводят в литературе под названием *Viviparus connectus* (Falkner et al., 2001 и др.). Однако *Contectiana connecta* (Millet 1813) в нашем понимании четко отличается от *C. listeri* по морфологии раковины, встречается в Европе довольно редко и его ареал ограничен бассейном Балтийского моря, центральной частью Дуная и Днестра. Наиболее распространенный в Европе вид рода *Contectiana*, который принимается за "*Viviparus connectus*", следует именовать *C. listeri* (Zilch, 1955; Черногоренко, 1988; Анистратенко, Черногоренко, 1989; Левина, 1992; Старобогатов и др., 2004 и др.). Он населяет водоемы почти всей Ев-

ропы от юга Англии до Урала и проникает на юг Западной Сибири до правобережья Оби (рис. 1).

Западная граница распространения *Viviparus* и *Contectiana* образована атлантическим побережьем Европы. Обитание здесь живородок подтверждается публикациями последних лет (Falkner et al., 2001; Soes et al., 2009; Welter-Schultes, 2012 и др.) и не требует уточнения. Восточная граница ареалов этих родов располагается почти в центре Евразии, в Западной Сибири (Старобогатов, 1970; Старобогатов и др., 2004) в бассейне Оби. Она представляет наибольший биогеографический интерес и требует специального обсуждения, что обусловлено широким разнообразием водоемов речного и озерного типа в Западной Сибири, куда вполне могут проникать виды как рода *Viviparus*, так и *Contectiana*. Случай экспансии, например, *V. viviparus* (Linnaeus 1758) недавно был отмечен в Новосибирском водохранилище (Андреев и др., 2008). Разумеется, некоторые районы в пределах ареала, прежде населенные живородками, к настоящему времени могут оказаться свободными от них.

Известно, что европейские пресноводные моллюски вселялись в Западную Сибирь легко и неоднократно. Эти процессы активизировались в миоцене, когда море в пределах Западно-Сибирского эпиконтинентального бассейна отступило окончательно, в результате чего к концу эоплейстоцена местная малакофауна стала вариантом палеарктической (Старобогатов, 1970). Считается, что коридором распространения европейских пресноводных моллюсков в восточном направлении на протяжении плейстоцена и голоцена служат равнинные участки бассейна Иртыша и Оби (Кривошеина, Старобогатов, 1973). Вероятно, именно посредством озерно-речной сети левых притоков Иртыша из Европы на юг Западной Сибири проникли многие элементы европейской малакофауны, в частности представители Viviparidae. Следует отметить, что Уральский хребет не только не препятствовал, как было отмечено для других групп моллюсков (Pirogov et al., 1994), но и, возможно, способствовал проникновению вивипарид из волжского в обский бассейн. Основанием для такого заключения является обнаружение живородок не только на западных склонах, но и в горной части Среднего и Южного Урала (Лазуткина, 2003), включая водоемы системы Оби (Хохуткин, 1971).

Ранее было показано, что естественная граница распространения рода *Viviparus* на восток проходит с севера на юг вдоль Урала, захватывая Западное Закавказье (Жадин, 1952; Старобогатов, 1970, 1977). Согласно нашим данным кавказский участок границы остается на прежнем месте, поскольку *Viviparus* обнаружен нами в Грузии в оз. Палеостоме и р. Пичора (рис. 1). Однако восточный предел рода заметно отодвигается в сибирском направлении.

В водоемах Западной Сибири вивипариды известны с начала прошлого века со времени обнаружения *C. contecta* в окрестностях поселения Нарым в бассейне р. Кеть, правого притока Средней Оби (Внуковский, 1929). Через некоторое время Б.Г. Иоганзен подтвердил данный факт, но также отметил, что кроме этого вида в Сибири имеется *V. duboisianus* Mousson 1863 (= *V. viviparus* L. 1758) (Johansen, 1934). Наличие в бассейне Оби *V. viviparus* было оспорено А. Мозли, который считал, что произошла путаница этикеток (Mozley, 1936). При этом сам Мозли сообщал о находке вида группы *Contectiana*, в результате чего в последующих работах (в том числе за авторством Иоганзена) была принята точка зрения Мозли, и в малакофауне Сибири числился лишь один вид живородок (Иоганзен, Новиков, 1971 и мн. др.). В начале 1990-х гг. *V. viviparus* был снова обнаружен в Средней Оби, на этот раз в Новосибирском водохранилище (Селезнева, 2005; Андреев и др., 2008).

По сравнению с *Viviparus* представители *Contectiana* не являются редкими на юге Западной Сибири. После первой находки в окрестностях Нарыма (Внуковский, 1929) их регулярно регистрировали в среднем течении Оби (Johansen, 1934; Иоганзен, Новиков, 1971; Лазуткина, 2004 и др.) и в бассейне Иртыша (Mozley, 1936; Хохуткин, 1971; Лазуткина, 2004 и др.). Судя по материалам малакологической коллекции Института экологии растений и животных УрО РАН, *Contectiana* встречаются не только на равнинах и в низменностях, но и в водоемах Уральской горной страны (Лазуткина, 2003), причем не только в волжском, но и в обском бассейнах (Хохуткин, 1971).

Западно-сибирских контектиан в разное время именовали по-разному: *Viviparus contectus* (Старобогатов, 1970, 1977; Хохуткин, 1971 и др.), *Viviparus fasciatus* (Müller 1774) (ошибочно, т.к. это название — синоним *Viviparus viviparus*) (Mozley, 1936) и, наконец, как *Contectiana listeri* после ревизии современных вивипарид Европы (Черногоренко, Старобогатов, 1987 и др.) во всех последующих работах.

Обобщая изложенные данные, можно утверждать, что в целом очертания ареалов *Viviparus* и *Contectiana* сохраняют стабильность — картина, представленная Старобогатовым (1970), изменилась незначительно. За прошедшие десятилетия живородки продвинулись на запад за границу Пиренеев — они отмечены в Испании и северной Португалии (Welter-Schultes, 2012). Однако в зауральской части Евразии эти моллюски до сих пор остаются известными лишь из немногих локальных мест обитания (рис. 1). По мнению Шарapовой (2008), экологическим барьером для проникновения как европейских, так и восточно-сибирских видов в водоемы Западной Сибири служат природные свойства последних — длительный ледостав, ежегодные зимние заморы, низкая минерализация вод в таежной и тундровой зоне. Именно по этим причинам появление здесь

видов из соседних регионов определяется созданием искусственных водоемов: водохранилищ и, особенно, водоемов-охладителей, обладающих более мягкими гидрологическими условиями. Например, в водоеме-охладителе Тюменской ТЭЦ-1 недавно впервые отмечены 4 чужеродных вида гастропод (Шарапова, 2008), и, хотя среди них нет живородок, но имеется экологически сходный европейский вид *Borysthenia naticina* (Menke 1846). Несколько ранее в водоеме-охладителе Беловской ГРЭС отмечен экзотический вид из семейства Ampullariidae (Яныгина и др., 2005), родственного Viviparidae.

К настоящему времени самым северным обнаружением вивипарид в пределах Западной Сибири можно считать находку *Contectiana* в районе Нефтеюганска (рис. 1). Наиболее восточное достоверное обнаружение вивипарид в этом регионе связано с искусственными водоемами и, возможно, непреднамеренной интродукцией. Как упоминалось выше, в Новосибирском водохранилище *V. viviparus* появился еще в начале 1990-х гг., через полтора десятилетия он вполне обжился здесь (Селезнева, 2005) и, после завершения полного цикла натурализации, несомненно, будет играть заметную роль в зообентосе данного водоема (Андреев и др., 2008).

Замечания о географии Viviparidae на территории Украины

В дополнение к общей картине распространения живородок в Евразии нами более детально рассмотрена украинская часть ареалов *Viviparus* и *Contectiana* как модель их региональной фауны. В частности, охарактеризованы изменения, произошедшие с прошлого века. Для этого проанализированы обширные собственные, музейные и отчасти литературные данные по местам находок вивипарид на территории Украины и в смежных районах некоторых сопредельных стран (Пузанов, 1927; Жадин, 1952; Старобогатов, 1970, 1977; Черногоренко, 1989; Левина, 1992 и др.).

Согласно полученным результатам моллюски семейства обитают в реках и озерах всех природных зон Украины, включая Крым (рис. 2). Они встречаются без заметных географических лакун, образуя почти сплошную сеть популяций (Анистратенко и др., 2012). Прорехи в этой сети определяются, главным образом, недостаточной изученностью территории (большая часть бассейна Днестра) либо отсутствием подходящих биотопов (Карпаты и Горный Крым).

Особый случай представляет украинское Приазовье — хорошо изученный регион, где для живородок имеются вполне подходящие экологические условия. Мы собирали здесь материал в течение ряда лет по густой сетке маршрутов, но *Viviparus* были обнаружены лишь в р. Молочная (рис. 3). При этом вивипарусы вполне обычны от

устья до верховьев реки в месте впадения р. Чингул (Дегтяренко, 2009). Однако в водоемах восточнее Молочной — от р. Домузла до р. Берда включительно за все годы наблюдений (2000–2010) живородок ни разу не находили при том, что основные гидрологические характеристики этих водотоков вполне сходны с таковыми р. Молочной и ее притоков.

С зоогеографической точки зрения отмеченная региональная асимметрия в распространении живородок при отсутствии очевидного географического либо экологического барьера крайне любопытна. Представители Viviparidae обладают весьма высокой вагильностью (т.е. способностью к распространению) и, благодаря яйцеживорождению, способны сформировать популяцию в подходящем для обитания месте при небольшом количестве особей-основателей. Тогда чем же можно объяснить такую избирательность живородок?

Следует обратить внимание на то, что в р. Молочной *Viviparus* обитают исключительно в основном русле и отсутствуют даже в крупных притоках. Для других рек Украины это совершенно нетипично — в бассейне Среднего Днестра вивипариды встречаются в малых реках и даже в притоках второго-третьего порядка. Определенный свет на эту загадку проливает тот факт, что все реки Приазовья имеют несколько повышенную щелочность (рН около 8) по сравнению с водами рек Причерноморья с нейтральной или слабнокислой реакцией (Мельников, Чаплина, 1961 и др.). Поскольку это единственно известная нам общая характеристика рек Приазовья, мы связываем повышенную щелочность вод с отсутствием здесь *Viviparus*, а также некоторых других тривиальных видов. Например, ни в одной из рек украинского Приазовья в последние годы не обнаружены *Lithoglyphus naticoides* (C. Pfeiffer 1828), *Bithynia tentaculata* (Linnaeus 1758), *Valvata cristata* (O.F. Müller 1774), *Planorbis cornutus* (Linnaeus 1758), *Dreissena polymorpha* (Pallas 1771) и некоторые другие моллюски, повсеместно обитающие в реках Причерноморья (Анистратенко и др., 2010; Дегтяренко, 2011). Правда, эти виды были широко распространены в водоемах Приазовья вплоть до 70-х гг. прошлого столетия и “выпали” из фауны моллюсков региона за последние 30–40 лет (Дегтяренко, Анистратенко, 2013). Эти факты указывают на ухудшение качества вод, что, несомненно, также является фактором ограничения распространения живородок в Приазовье. Возможно, повышенная щелочность вод препятствует обитанию в бассейнах рек Северного Приазовья также и видов рода *Contectiana*. Ведь, несмотря на отсутствие в этом районе крупных озер или прудов, где они обычно обитают, почти на каждой реке имеется серия водохранилищ, запруд и т.п. (Дегтяренко, 2009).

Сравнение географии обсуждаемых родов в пределах Украины показывает, что распростране-

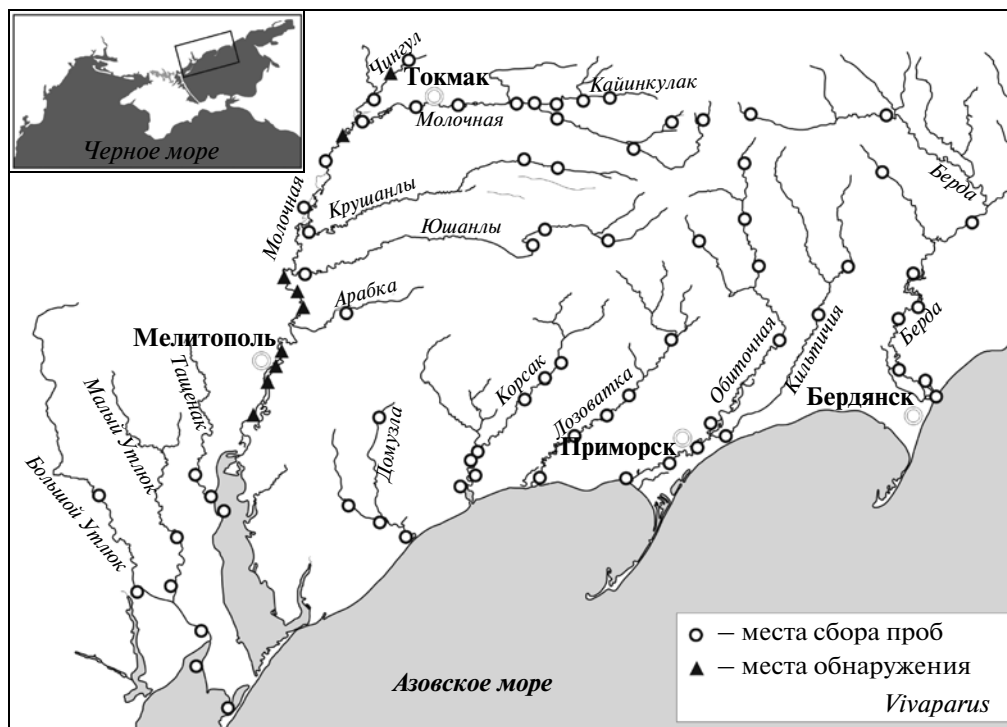


Рис. 3. Распространение *Viviparus* в водоемах украинского Приазовья.

ние *Contectiana* в водоемах Украины (рис. 2) не так равномерно, как *Viviparus*. Нами выявлено заметное разрежение популяций лужанок в направлении с запада на восток. Так, в водоемах западных областей, в первую очередь, на Волыни, они почти повсеместны и представлены достаточно плотными популяциями (15 экз./м² и более). В Хмельницкой обл. *Contectiana* часто встречаются даже в небольших запрудах и в прибрежье мелких рек, нередко вместе с *Viviparus*, при этом контектианы обычно доминируют. В центральных районах Лесостепи (Винницкая и Черкасская области) моллюски рода *Contectiana*, наоборот, попадаются сравнительно реже *Viviparus* (менее 1 экз./м²), и во многих водоемах, пригодных для их обитания, они отсутствуют. Восточные области Украины населены преимущественно видами рода *Viviparus*, тогда как лужанок здесь практически нет (Анистратенко и др., 2012). В водоемах Крымского п-ова вивипариды регистрируются сравнительно редко, хотя из р. Черная известны виды обоих обсуждаемых родов (Пузанов, 1927; Прокопов, 2003).

Таким образом, в настоящее время *Contectiana* населяют главным образом северо-западный и, частично, центральный сектор Украины. Старые указания на находки "*Viviparus contectus*" в г. Харьков (каталог ЗИН РАН) и некоторых других районах, вероятно, относятся к исчезнувшим популяциям.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Ареал Viviparidae в Евразии сохраняет стабильность. Общая картина распространения живородок в масштабе Палеарктики, построенная на использованных нами данных незначительно отличается от приведенной Старобогатовым (1970). Однако это сходство выявляется лишь на уровне ареала всего семейства, поскольку в монографии Старобогатова все палеарктические живородки рассматривались в составе одного рода (*Viviparus*). В настоящей статье данные по географии живородок приведены отдельно для родов *Viviparus* и *Contectiana*.

Изменения в распространении *Viviparus* и *Contectiana* за последние 40 лет коснулись главным образом очертаний окраинных частей их ареалов. Они осваивают новые и/или утрачивают прежние местообитания, что наблюдается, например, в Восточной Европе и Западной Сибири. Эти флуктуации краевых участков ареала вивипарид могут быть отмечены лишь в самом общем виде, поскольку масштаб региона не сопоставим с числом проб моллюсков, хранящихся даже в самых крупных коллекциях.

В западной части Палеарктики живородки достоверно указаны западнее Пиренеев, а на востоке остаются в пределах бассейна Средней Оби. При стабильно высокой численности моллюсков в водоемах Восточной Европы и даже расселении за счет новых водохранилищ (как это происходит, например, на территории России и Украины), в

Западной Европе вивипариды, по-видимому, становятся более редкими.

В европейской части ареала *Viviparus* и *Contectiana* можно отметить сокращение и разрежение сети их популяций. Возможно, живородки с течением времени будут нуждаться в охране, по крайней мере, в отдельных регионах.

В Украине живородки обитают в водоемах всех природно-географических зон, однако каждый из родов представлен по регионам неравномерно. Для такого сравнительно небольшого региона нами получена более детальная картина распространения живородок и, соответственно, отмечены более ясные закономерности. В западных, центральных и северо-восточных областях *Viviparus* и *Contectiana* обитают совместно (при этом на западе локально преобладают *Contectiana*). На юге и юго-востоке страны водоемы населены почти исключительно видами рода *Viviparus*. Кроме того, в украинском Приазовье выявлена географическая лакуна в ареале живородок, вероятно, связанная с гидрохимическими особенностями поверхностных вод региона.

БЛАГОДАРНОСТИ

За предоставленный материал по живородкам из различных регионов Украины, России и Польши мы искренне признательны Т.Л. Алексенко (Гидробиологическая станция НАН Украины, Херсон), Р.В. Бабко, Е.С. Кудлай, М.В. Тарашук (Институт зоологии НАН Украины, Киев), В.А. Чумаку, В.В. Красовской (Ужгородский национальный университет, Ужгород), И.С. Митяю (Национальный университет биоресурсов и природопользования Украины, Киев), Е.С. Житовой (Житомирский национальный аграрный университет, Житомир), С.Н. Писареву (Краматорский городской Центр внешкольной работы, Краматорск), З.В. Цегельник (Черкасский национальный университет им. Б. Хмельницкого, Черкассы), В.В. Богатову (Биолого-почвенный институт ДВО РАН, Владивосток). Особо благодарим Бруно Дель Анджело (Bruno Dell'Angelo, Genova, Italy) за содействие в получении проб живородок из Италии и Швеции. В работе с музейными коллекциями и каталогами моллюсков нам любезно помогали Л.Л. Ярохнович (ЗИН РАН, С.-Петербург) и С.Г. Погребняк (ННПМ НАН Украины, Киев). Авторы благодарны М.В. Винарскому (Омский государственный педагогический университет, Омск), а также анонимному рецензенту за критические замечания, важные дополнения и полезную дискуссию при подготовке рукописи к печати.

Работа выполнена при финансовой поддержке программы совместных проектов НАН Украины и РФФИ (08-04-12 (У), 12-04-90408-Укр_а) и проекта ОБН РАН (12-1-П30-01).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Андреев Н.И., Андреева С.И., Винарский М.В., Лазуткина Е.А., Селезнева М.В., 2008. *Viviparus viviparus* (L., 1758) (Mollusca: Gastropoda) — новый вид для фауны Новосибирского водохранилища // Материалы Междунар. конф. “Современное состояние водных биоресурсов”. 26–28 марта 2008 г. Новосибирск. С. 118–120.
- Анистратенко В.В., Анистратенко О.Ю., 2001. Фауна Украины. Т. 29. Моллюски. Вып. 1. Кн. 2. Киев: Велес. 240 с.
- Анистратенко В.В., Гожик П.Ф., 1995. Моллюски семейств Neritidae, Viviparidae, Lithoglyphidae и Pyrgulidae (Gastropoda, Pectinibranchia) из киммерийских отложений Абхазии // Вестн. зоол. Т. 29. № 1. С. 3–13.
- Анистратенко В.В., Черногоренко Е.В., 1989. Фауна и экология брюхоногих моллюсков бассейна Среднего Днепра // Вестн. зоол. № 2. С. 3–6.
- Анистратенко О.Ю., Дегтяренко Е.В., Анистратенко В.В., 2010. Сравнительная морфология раковины и радулы брюхоногих моллюсков семейства Valvatidae из Северного Причерноморья // Ruthenica. Т. 20. № 2. С. 91–101. — 2012. Особенности географического распространения живородок (Mollusca: Gastropoda: Viviparidae) в Украине // Материалы III междунар. науч. конф. “Современные проблемы гидробиологии. Перспективы, пути и методы решений” (17–19 мая 2012, Херсон). Херсон: ПП Вишемирський В.С. С. 27–31.
- Берг Л.С., 1962. Разделение территории Палеарктики и Амурской области на зоогеографические области на основании распространения пресноводных рыб // Избр. труды. М.: Изд-во АН СССР. Т. 5. С. 320–360.
- Березкина Г.В., Аракелова Е.С., 2010. Жизненные циклы и рост некоторых гребнежаберных моллюсков (Gastropoda: Pectinibranchia) в водоемах европейской части России // Труды Зоол. инст. РАН. Т. 314. № 1. С. 80–92.
- Внуковский В.В., 1929. К фауне моллюсков Сибири // Известия Зап.-Сиб. отдела Русс. Геогр. об-ва. Т. VI. С. 51–55.
- Даценко Л.Н., 2008. Позднекайнозойские Viviparoidea юго-запада Восточно-Европейской платформы. Дис. ... докт. геол. наук. Киев: Ин-т геол. наук НАНУ. 417 с.
- Дегтяренко Е.В., 2011. Виды моллюсков, которых больше нет в реке Молочная // Вестн. зоол. Т. 45. № 1. С. 34.
- Дегтяренко Е.В., Анистратенко В.В., 2013 (2011). Моллюски континентальных водоемов северо-западного Приазовья: фаунистический обзор с замечаниями по распространению и экологии // Збірник праць Зоологічного музею ННПМ НАН України. 2013 (2011). № 42. С. 13–57.
- Дегтяренко О.В., 2009. Сучасний стан популяції *Viviparus viviparus* (L. 1758) (Mollusca: Gastropoda) річок Приазов'я // Біологія та валеологія. Зб. наук. праць. Харків: ХНПУ. Вип. 11. С. 11–15.
- Жадин В.И., 1928. Исследования по экологии и изменчивости *Vivipara fasciata* Müll. Монографии Волжской биологической станции. № 3. Саратов. 94 с. — 1952. Моллюски пресных и солоноватых вод СССР. Определители по фауне СССР, издаваемые

- Зоологическим институтом АН СССР. М.-Л.: Изд-во АН СССР. Т. 46. 376 с.
- Иоганзен Б.Г., Новиков Е.А., 1971. Итоги изучения пресноводных моллюсков бассейна Средней Оби // Моллюски. Пути, методы и итоги их изучения. Четвертое совещание по изучению моллюсков. Л.: Наука. С. 88–89.
- Красная книга природы Ленинградской области, 2002. Т. 3. Животные. Отв. ред. Г.А. Носков. СПб.: Мир и семья. 480 с.
- Красная книга природы Санкт-Петербурга, 2004. Отв. ред. Г.А. Носков. СПб.: Профессионал. 416 с.
- Кривошеина Л.В., Старобогатов Я.И., 1973. Состав и зоогеографическая характеристика пресноводной малакофауны горной части бассейна Верхнего Иртыша // Зоол. журн. Т. 52. Вып. 3. С. 348–355.
- Лазуткина Е.А., 2003. Пресноводные гребнежаберные моллюски (Mollusca: Gastropoda: Pectinibranchia) Урала и прилегающих территорий (по материалам коллекции Зоомузея ИЭРиЖ УрО РАН) // Проблемы глобальной и региональной экологии: Материалы конф. молодых ученых (31 марта – 4 апреля 2003 года). Екатеринбург: Академкнига. С. 109–111. – 2004. Пресноводные гребнежаберные моллюски Западной Сибири (Gastropoda, Pectinibranchia). Дис. ... канд. биол. наук. Омск: ОГУ. 211 с.
- Левина О.В., 1992. Моллюски семейства Viviparidae водохранилищ днепровского каскада // Гидробиол. журн. Т. 28. № 1. С. 60–64.
- Мельников Г.Б., Чаплина А.М., 1961. Гидробиологическая и рыбохозяйственная характеристика малых рек Северного Приазовья в связи с современным их состоянием // Малые водоемы равнинных областей СССР и их использование. М.-Л.: Изд-во АН СССР. С. 336–345.
- Павлюченкова О.В., 1997. Морфо-функциональный и кариологический анализ моллюсков надсемейства Viviparoidea (Gastropoda, Pectinibranchia) фауны России и сопредельных территорий. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. С.-Петербург: ЗИН РАН. 19 с.
- Попова С.М., Девяткин Е.В., Старобогатов Я.И., 1970. Моллюски кызылгирской свиты Горного Алтая. М.: Наука. 95 с.
- Прозорова Л.А., 2001. Особенности распространения пресноводной малакофауны на Дальнем Востоке России и его биогеографическое районирование // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. Вып. 1. Владивосток, 20–22 марта 2001 г. Владивосток: Дальнаука. С. 112–125.
- Прозорова Л.А., Анистратенко В.В., 2012. Морфогенез древнейших пресноводных моллюсков надсемейства Viviparoidea (Gastropoda: Architaenioglossa) // I Всерос. науч. конф. “Современные исследования в биологии”. 25–27 сентября 2012 г. Владивосток: БПИ ДВО РАН. С. 209–211. (Электронный ресурс <http://www.biosoil.ru/files/00011219.pdf>).
- Прозорова Л.А., Ситникова Т.Я., 2012. Первое нахождение бактерий-спирохет в пищеварительном тракте пресноводных моллюсков амурского бассейна // I Всерос. науч. конф. “Современные исследования в биологии”. 25–27 сентября 2012 г. Владивосток: БПИ ДВО РАН. С. 205–208. (Электронный ресурс <http://www.biosoil.ru/files/00011218.pdf>).
- Прокопов Г.А., 2003. Пресноводная фауна бассейна р. Черной // Вопросы развития Крыма. Научно-практический дискуссионно-аналитический сборник. Вып. 15. Проблемы инвентаризации крымской биоты. Симферополь: Таврия-плюс. С. 151–174.
- Пузанов И.И., 1927. Материалы к познанию наземных моллюсков Крыма. Часть 3. Состав, распределение и генезис крымской малакофауны // Бюл. Моск. об-ва испытателей природы, отделение биологии. Т. 36. Вып. 3/4. С. 221–282.
- Селезнева М.В., 2005. Оценка современного экологического состояния Новосибирского водохранилища по структурно-функциональным показателям сообщества макрозообентоса. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск. 21 с.
- Сенинский К.И., 1905. Новые данные о неогеновых пластах юго-западного Закавказья // Труды об-ва естествоиспытателей при Императорском Юрьевском университете. Т. 16. С. 64–80 + 2 табл.
- Ситникова Т.Я., Старобогатов Я.И., 1982. Объем и систематический статус группы Architaenioglossa (Gastropoda, Pectinibranchia, Vivipariformes) // Зоол. журн. Т. 61. № 6. С. 831–842.
- Старобогатов Я.И., 1970. Фауна моллюсков и зоогеографическое районирование континентальных водоемов земного шара. Л.: Наука. 372 с. – 1977. Класс двусторчатые моллюски Bivalvia. Класс брюхоногие моллюски Gastropoda. Определитель пресноводных беспозвоночных Европейской части СССР (планктон и бентос). Л.: Гидрометеоиздат. С. 123–174. – 1985. Родовой состав семейства Viviparoidea (Gastropoda, Pectinibranchia, Vivipariformes) // Труды Зоол. Ин-та АН СССР, Т. 135. С. 26–32. – 1986. Фауна озер как источник сведений об их истории. Общие закономерности возникновения и развития озер. Методы изучения истории озер. (Серия: История озер СССР). Л.: Наука. С. 33–50.
- Старобогатов Я.И., Прозорова Л.А., Богатов В.В., Саенко Е.М., 2004. Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т. 6. Моллюски. С.-Пб.: Наука. С. 9–491.
- Хохуткин И.М., 1971. Наблюдения над численностью болотной живородки в водоемах Среднего Урала // Моллюски. Пути, методы и итоги их изучения. Четвертое совещание по изучению моллюсков. Л.: Наука. С. 76.
- Хохуткин И.М., Ерохин Н.Г., Гребенников М.Е., 2003. Моллюски: Биоразнообразие, экология. (Каталоги коллекций Зоологического музея Института экологии растений и животных УрО РАН). Екатеринбург: УрО РАН. 230 с. + 5 ил.
- Черногоренко Е.В., 1988. О видовом составе вивипарид (Gastropoda, Viviparidae) Европы и Западной Азии // Зоол. журн. Т. 67. № 5. С. 645–655. – 1989. Моллюски семейств Valvatidae и Viviparidae фауны Украины. Дис. ... канд. биол. наук. Киев: Ин-т зоологии АН УССР. 165 с.
- Черногоренко Е.В., Старобогатов Я.И., 1987. Обзор современных Viviparidae Европы // Моллюски. Результаты и перспективы их исследований. Восьмое Всесоюзное совещание по изучению моллюсков. Л.: Наука. С. 145–147.
- Шарапова Т.А., 2008. Особенности распространения и экологии моллюсков-вселенцев в водоеме-охладителе Тюменской ТЭЦ-1 в Западной Сибири // Вестн. зоол. Т. 42. № 2. С. 185–187.

- Яныгина Л.В., Кириллов В.В., Зарубина Е.Ю., 2005. Роль видов-вселенцев в формировании биоценозов водоема-охладителя Беловской ГРЭС // Чужеродные виды в Голарктике (Борок-2). Тезисы докл. Второго междунар. симпозиума по изучению инвазийных видов. Борок. С. 110–111.
- Bouchet P., Rocroi J., 2005. Classification and Nomenclator of gastropod families // *Malacologia*. V. 47. № 1–2. P. 1–397.
- Bourgignat M.J.R., 1862. Notice sur les *Vivipara* d'Europe. Les Spicileges Malacologiques. Extrait de la Revue et Magasin de Zoologie. P. 123–133. Chez Baillièrre et Fils, Librairies, Paris. — 1880. Recensement des *Vivipara* du système européen. Paris: Imp. Bouchard-Huzard. 52 p.
- Cuttelod A., Seddon M., Neubert E., 2011. European Red List of Non-marine Molluscs. Luxembourg: Publications Office of the European Union. 97 p.
- Falkner G., Bank R.A., Proschwitz T. von., 2001. Check-list of the non-marine Molluscan Species-group taxa of the States of Northern, Atlantic and Central Europe (CLECOM I) // *Heldia* (Munchner Malakologische Mitteilungen). № 4 (1/2). P. 1–76.
- Franke H., Riedel F., Glaubrecht M., Kohler F., von Rintelen T., 2007. Evolution and biogeography of Southeast Asian viviparids (Gastropoda: Caenogastropoda) // Abstracts of World Congress of Malacology, Antwerp, Belgium, 15–20 July 2007. Antwerp: Universiteit Antwerpen. P. 64–65.
- Franz V., 1932. *Viviparus*. Morphometrie, Phylogenie und Geographie der europäischen, fossilen und rezenten Paludinen // *Denkschriften der Medizinisch-Naturwissenschaftlichen Gesellschaft zu Jena* (Gustav Fischer). B.18. Lief. 1. S. 1–160.
- Horsák M., Juříčková L., Beran L., Čejka T., Dvořák L., 2010. Komentovaný seznam měkkýšů zjištěných ve volné přírodě České a Slovenské republiky [Annotated list of mollusc species recorded outdoors in the Czech and Slovak Republics] // *Malacologica Bohemoslovaca*, Suppl. 1. P. 1–37.
- Johansen B., 1934. The freshwater molluscs of Western Siberia // *Proc. Mol. Soc. London*. V. 21. P. 28–36.
- Kobelt W.A., 1909. Die Gattung *Paludina* Lam. (*Vivipara* Montfort). Neue Folge // *Systematisches Conchylien-Cabinet von Martini F. und Chemnitz J.* S. 313–430.
- Kruglov N.D., Starobogatov Ya.I., 1993. Guide to recent molluscs of northern Eurasia. 3. Annotated and illustrated catalogue of species of the family Lymnaeidae (Gastropoda Pulmonata Lymnaeiformes) of Palearctic and adjacent river drainage areas. Part 1 // *Ruthenica*. V. 3. № 1. C. 65–92.
- Mozley A., 1936. The freshwater and terrestrial Mollusca of Northern Asia // *Trans. Royal Soc. Edinburgh*. V. 58. Pt. 3. № 24. P. 605–695.
- Pirogov V.V., Tarasov A.G., Kazantseva S.Z., 1994. Malacofauna of typical waterbodies of the middle and lower Ural River // *Ruthenica*. V. 4. № 1. P. 61–65.
- Sengupta M.E., Kristensen Th.K., Madsen H., Jørgensen A., 2009. Molecular phylogenetic investigations of the Viviparidae (Gastropoda: Caenogastropoda) in the lakes of the Rift Valley area of Africa // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. V. 52. P. 797–805.
- Soes D.M., Glöer P., de Winter A.J., 2009. *Viviparus acerosus* (Gastropoda: Viviparidae), a new exotic snail species for the Dutch fauna // *Aquatic Invasions*. V. 4. № 2. P. 373–375.
- Soes D.M., Majoer G.D., Keulen S.M.A., 2011. *Bellamyia chinensis* (Gray, 1834) (Gastropoda: Viviparidae), a new alien snail species for the European fauna // *Aquatic Invasions*. V. 6. № 1. P. 97–102.
- Thiele J., 1931. Handbuch der systematischen Weichtierkunde. Erster Band, Teil 2. Jena: Gustav Fischer Verlag. S. 377–778.
- Welter-Schultes F.W., 2012. European non-marine mollusca, a guide for species identification. Göttingen: Planet Poster Editions. 679 p.
- Wenz W., 1938–1944. Allgemeiner Teil und Prosobranchia // *Handbuch der Paläozoologie*. Bd. 6. Gastropoda. T. 1–7. Berlin. S. 1–1639.
- Zilch A., 1955. Die Typen und Typoide des Natur-Museums Senckenberg, 14: Mollusca, Viviparidae // *Archiv für Molluskenkunde*. V. 84. № 1/3. S. 45–87.

THE CURRENT DISTRIBUTION OF GASTROPOD MOLLUSKS OF THE FAMILY VIVIPARIDAE (CAENOASTROPODA) IN CONTINENTAL WATER BODIES OF EURASIA

V. V. Anistratenko¹, E. V. Degtyarenko², O. Yu. Anistratenko^{1,3}, L. A. Prozorova⁴

¹ Schmalhausen Institute of Zoology, National Academy of Sciences of Ukraine, Kiev 01601, Ukraine
e-mail: anistrat@izan.kiev.ua

² National University of Life and Environmental Sciences of Ukraine, Kiev 03041, Ukraine
e-mail: oomit@mail.ru

³ Institute of Geological Sciences, National Academy of Sciences of Ukraine, Kiev 01601, Ukraine
e-mail: anistrat@rambler.ru

⁴ Institute of Biology and Soil Science, Far East Branch, Russian Academy of Sciences, Vladivostok 690022, Russia
e-mail: lprozorova@mail.ru

Based on the analysis of both original and museum collections and literature data, the recent ranges of the palearctic genera *Viviparus* and *Contectiana* of the family Viviparidae within Eurasia and Ukraine were made more precise. The distribution of *Viviparus* and *Contectiana* in Eurasia was found to be stable. Some fluctuations in their ranges were revealed in Eastern Europe and Western Siberia.