

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ КОНХОЛОГИЧЕСКОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ ЖИВОРОДКИ ОБЫКНОВЕННОЙ *VIVIPARUS VIVIPARUS* (L., 1758) (MOLLUSCA: GASTROPODA) В НОВОСИБИРСКОМ ВОДОХРАНИЛИЩЕ

© 2020 Кузменкин Д.В.^{а,*}, Яныгина Л.В.^{б,**}

^а Государственный природный заповедник «Тигирекский», 656043, Барнаул, Россия

^б Институт водных и экологических проблем СО РАН, 656038, Барнаул, Россия

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

Поступила в редакцию 06.06.2019. После доработки 10.04.2020. Принята к публикации 09.05.2020.

В статье приведены результаты исследования конхологической изменчивости обыкновенной живородки (*Viviparus viviparus* (L., 1758)) – чужеродного для Западной Сибири вида в условиях Новосибирского водохранилища. Выявлено, что на различных участках водохранилища формируются обособленные популяции обыкновенной живородки, различающиеся по пропорциям раковин. Отмечена статистически значимая связь пространственной дифференциации формы раковин живородок и глубины местообитания. Ведущую роль в возникновении морфологических различий могут играть различия температурного режима и обеспеченности пищей на прибрежных и относительно глубоководных участках водохранилища. Отмеченные морфологические изменения у обыкновенной живородки, возникшие за непродолжительное с момента вселения время, свидетельствуют о способности к быстрой адаптации и высоком инвазионном потенциале вида.

Ключевые слова: *Viviparus viviparus*, раковина, морфология, экологические факторы, Новосибирское водохранилище, инвазии.

Введение

Многие виды брюхоногих моллюсков характеризуются высокой генетической изменчивостью и фенотипической пластичностью, что отражается, в том числе, и на высокой изменчивости морфометрических характеристик их раковин. Анализу конхологической изменчивости моллюсков традиционно уделяется особое внимание, что связано, прежде всего, с использованием особенностей строения раковин при таксономической идентификации особей. Значительная внутривидовая изменчивость конхологических признаков создаёт большие проблемы в таксономии моллюсков, приводит к многочисленным ревизиям. Среди пресноводных брюхоногих моллюсков уже проведено значительное число таких ревизий, особенно в отношении представителей семейства Lymnaeidae, для которого только за последние 20 лет предложено несколько различных вариантов системы [Glöer, 2002; Старобогатов и др., 2004; Хохуткин и др., 2009; Aksenova et al., 2018].

Среди факторов, влияющих на морфометрические особенности раковин моллюсков, выделяют генетические, географические и экологические [Vinarski, 2014; Cazenave, Zanatta, 2016]. Выявление особенностей географической изменчивости и определение экологических факторов, влияющих на форму и размер раковин, позволяет повысить точность таксономической идентификации особей. Однако для нативных популяций моллюсков эти факторы сложно разграничить. Обитание чужеродных видов моллюсков в сравнительно небольших по площади водоёмах позволяет пренебречь их географической изменчивостью, а вселение сравнительно небольшого числа особей в изолированный от нативного ареала водоём способствует формированию популяции с небольшим генным пулом. Соответственно, исследование популяций чужеродных моллюсков создаёт предпосылки для оценки роли экологических факторов в проявлении фенотипической изменчивости.

Высокая фенотипическая пластичность признаков строения раковины рассматривается также как один из путей обеспечения приспособляемости к различным условиям, способствующий широкому распространению вида [Paolucci et al., 2014]. В связи с этим изучение изменчивости конхологических характеристик чужеродных видов моллюсков в различных экологических условиях может дать материал для оценки риска дальнейшего распространения таких видов, поскольку помогает выявить уровень их экологической пластичности.

В Западной Сибири одним из чужеродных видов брюхоногих моллюсков является обыкновенная, или речная, живородка *Viviparus viviparus* (L., 1758), вселившаяся в конце 1990-х гг. в Новосибирское вдхр. [Селезнёва, 2005]. За два десятилетия она заселила практически всё водохранилище, за исключением самого верхнего плёса [Yanygina, Vizer, 2020]. Относительная изолированность Обского бассейна, отсутствие общих судоходных каналов с бассейнами других рек, неразвитость межбассейнового транспортного сообщения, а также задокументированные наблюдения за особенностями расселения живородки в Новосибирском вдхр., осуществляемые с 2002 г., позволяют говорить об однократном попадании небольшого числа особей в данный водоём. Значительная площадь распространения этого вида в настоящее время, а также существенные различия условий формирования зооценозов на многих участках делают Новосибирское вдхр. удобным модельным объектом для оценки влияния некоторых экологических факторов на формирование раковин моллюсков.

Материалы и методы

В работе использована коллекция моллюсков, собранная сотрудниками Института водных и экологических проблем СО РАН, а также дополнительные сборы авторов. Отбор проб осуществляли по общепринятым гидробиологическим методикам с использованием дночерпателя Петерсена с площадью захвата 1/40 м² [Методика..., 1975]. При отборе проб в каждой точке измеряли глубину, темпера-

туру воды, прозрачность, а также оценивали характер грунта.

Промеры раковин выполняли по стандартной схеме (высота раковины, ширина раковины, высота завитка, высота последнего оборота, высота устья, ширина устья) [Старобогатов и др., 2004] с помощью штангенциркуля (крупные особи) или окуляр-микрометра на микроскопе МБС-10 (мелкие особи) с точностью до 0.1 мм. Возраст моллюсков определяли по линиям зимних остановок роста на раковине и крышечке [Бёрезкина, Аракелова, 2010]. Общий объем материала составил 1035 экземпляров живородки, отобранных с 10 станций в период с 2010 по 2014 г. (рис. 1).

Пробы зообентоса отбирали ежегодно на одних и тех же станциях, которые имели следующие географические координаты:

№ 1	54°08'42.7" N	81°36'37.7" E
№ 2	54°08'40.1" N	81°36'56.1" E
№ 3	54°08'46.4" N	81°37'32.7" E
№ 4	54°19'48.9" N	81°56'11.5" E
№ 5	54°20'38.2" N	81°55'53.5" E
№ 6	54°21'08.9" N	81°55'16.7" E
№ 7	54°33'44.5" N	82°33'17.5" E
№ 8	54°47'16.5" N	83°04'22.9" E
№ 9	54°33'41.44" N	82°20'59.06" E
№ 10	54°50'06.38" N	83°02'55.48" E



Рис. 1. Расположение и номера станций отбора проб макрозообентоса в пределах Новосибирского водохранилища.

Таблица 1. Объём выборок живородки с разных станций, разных лет сбора и участков с разными условиями*

Группирующий показатель		Количество экземпляров по размерным группам					Всего
		≤ 10.0 мм	10.1–15.0 мм	15.1–20.0 мм	20.1–25.0 мм	>25.0 мм	
Станция	1	4	34	14	–	–	52
	2	–	2	1	2	3	8
	3	7	15	23	20	74	139
	4	7	3	44	14	4	72
	5	5	13	111	13	–	142
	6	6	16	78	28	5	133
	7	–	2	13	4	4	23
	8	7	30	63	3	2	105
	9	–	1	12	15	23	51
	10	147	25	23	33	82	310
Год отбора	2010	7	18	86	30	35	176
	2011	169	72	112	58	106	517
	2012	–	7	38	27	32	104
	2013	7	43	126	9	10	195
	2014	–	2	17	8	16	43
Глубина, м	<1	151	60	49	48	105	413
	1–3	7	33	98	13	36	187
	3–5	5	16	125	26	13	185
	5–7	14	16	43	23	42	138
	7–11	6	15	69	18	2	110
Прозрачность, м	<0.5	7	16	34	28	79	164
	0.5–1.0	22	95	276	61	34	488
	1.1–1.5	154	27	40	38	83	342
	>1.5	–	2	34	1	2	39
Тип грунта	ил	26	65	256	60	73	480
	песч.-ил.	6	15	70	25	8	124
	песок	147	26	44	43	116	376
	камни	4	34	14	–	1	53

* Заливкой обозначены выборки, не включённые в анализ по соответствующему показателю в связи с сильными различиями в количестве экземпляров.

На основе промеров для каждой особи были рассчитаны морфометрические индексы раковины, традиционно используемые при изучении морфологии брюхоногих моллюсков: отношения ширины раковины к высоте раковины (ШР/ВР), высоты завитка к высоте раковины (ВЗ/ВР), высоты устья к вы-

соте раковины (ВУ/ВР), высоты последнего оборота к высоте раковины (ВПО/ВР), ширины устья к высоте устья (ШУ/ВУ).

Обработка данных выполнена в программе Statistica 8 с применением методик однофакторного дисперсионного (ANOVA) и канонического анализа. Перед выполнением

многомерного анализа исходные значения промеров и морфометрических индексов для получения независимых переменных обрабатывали методом главных компонент.

Поскольку для живородки характерен аллометрический рост раковины, для объективной оценки межпопуляционных морфологических различий необходимо сравнивать особей из разных биотопов, принадлежащих одной размерной группе. Для этой цели весь материал был разбит на размерные группы с высотой раковины: ≤ 10.0 мм; 10.1–15.0; 15.1–20.0; 20.1–25.0; >25.0 мм. Анализ проводили отдельно по каждой размерной группе моллюсков, сравнивая между собой выборки, различающиеся по расположению станции отбора проб, годам отбора, глубине, прозрачности, характеру грунта (табл. 1).

Результаты

В течение периода исследования в популяциях живородки отмечены особи с высотой раковины от 4.9 до 40.8 мм и числом оборотов от 2.8 до 5.8. Это соответствует известным из литературы [Жадин, 1952; Анистратенко, Анистратенко, 2001; Берёзкина, Аракелова, 2010] минимальным (при отрождении) и максимальным размерам раковины. В большинстве случаев численно преобладали особи размером около 20 мм (что примерно соответствует возрастной группе 1+). Моллюски с высотой раковины более 30 мм на большинстве станций были представлены единичными экземплярами.

Наибольшая численность живородки (до 1676 экз./м²) отмечена на среднем (станции 1, 6) и нижнем (станция 10) участках водохранилища в годы со средним уровнем водности (2011, 2015, 2016). В экстремально маловодный 2012 и экстремально многоводный 2014 гг. численность живородки была низка на всех станциях, что может быть связано как с гибелью моллюсков на обсыхающих мелководьях, так и с их сносом при передислокации грунтов.

Глубины, на которых были отобраны живородки, составляли от 0.3 до 11 м. Наибольшее количество материала отобрано с глубин около 1 м. Прозрачность воды в местах отбо-

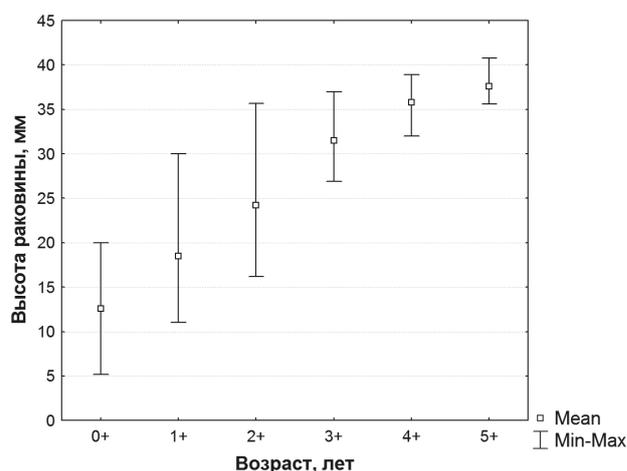


Рис. 2. Высота раковины у разных возрастных групп живородки (вся выборка, n=1035 экз.).

ра проб изменялась от 0.35 до 2.2 м. Наиболее характерной была прозрачность от 0.5 до 1 м. Живородки были отмечены на всех типах грунтов (чаще всего они встречались на илистых грунтах, реже всего – на каменистых).

На рисунке 2 представлен размерно-возрастной спектр изученной нами обобщенной выборки *V. viviparus* из Новосибирского вдхр. Возрастные группы от 0+ до 2+ имеют большой разброс значений размеров раковины, связанный с растянутыми сроками появления молоди (с мая по сентябрь, по нашим наблюдениям). При этом максимальные темпы роста отмечены у моллюсков первого и второго года жизни (0+ и 1+).

В результате классификации промеров и морфометрических индексов были выделены две главные компоненты (ГК), которые для разных размерных групп охватывали 70–90% общей дисперсии. ГК1 включала параметры, характеризующие размеры моллюсков, и морфометрические индексы, рассчитанные с использованием высоты раковины. В ГК2 вошёл только один показатель – отношение ширины устья к высоте устья, характеризующий форму оборота (табл. 2).

Далее для канонического анализа были использованы значения выделенных двух главных компонент для каждого наблюдения. Результаты анализа показывают обособленность выборок с прибрежных и глубоководных участков водохранилища, особенно заметную на молодых экземплярах.

Таблица 2. Значения факторных нагрузок для первых трёх главных компонент (ГК) при анализе всей изученной выборки раковин живородки методом главных компонент

Параметры	ГК 1	ГК 2	ГК 3
Высота раковины, мм	0.986942	0.121313	0.082676
Ширина раковины, мм	0.956858	0.190322	0.193057
Высота завитка, мм	0.985332	0.088897	0.028797
Высота последнего оборота, мм	0.972333	0.159645	0.146919
Высота устья, мм	0.950473	0.262717	0.138011
Ширина устья, мм	0.969554	0.072826	0.210878
ШР/ВР	-0.839680	0.212554	0.362762
ВЗ/ВР	0.911761	-0.042625	-0.153875
ВПО/ВР	-0.810609	0.190008	0.340944
ВУ/ВР	-0.860121	0.407398	0.124111
ШУ/ВУ	0.155824	-0.918985	0.351924

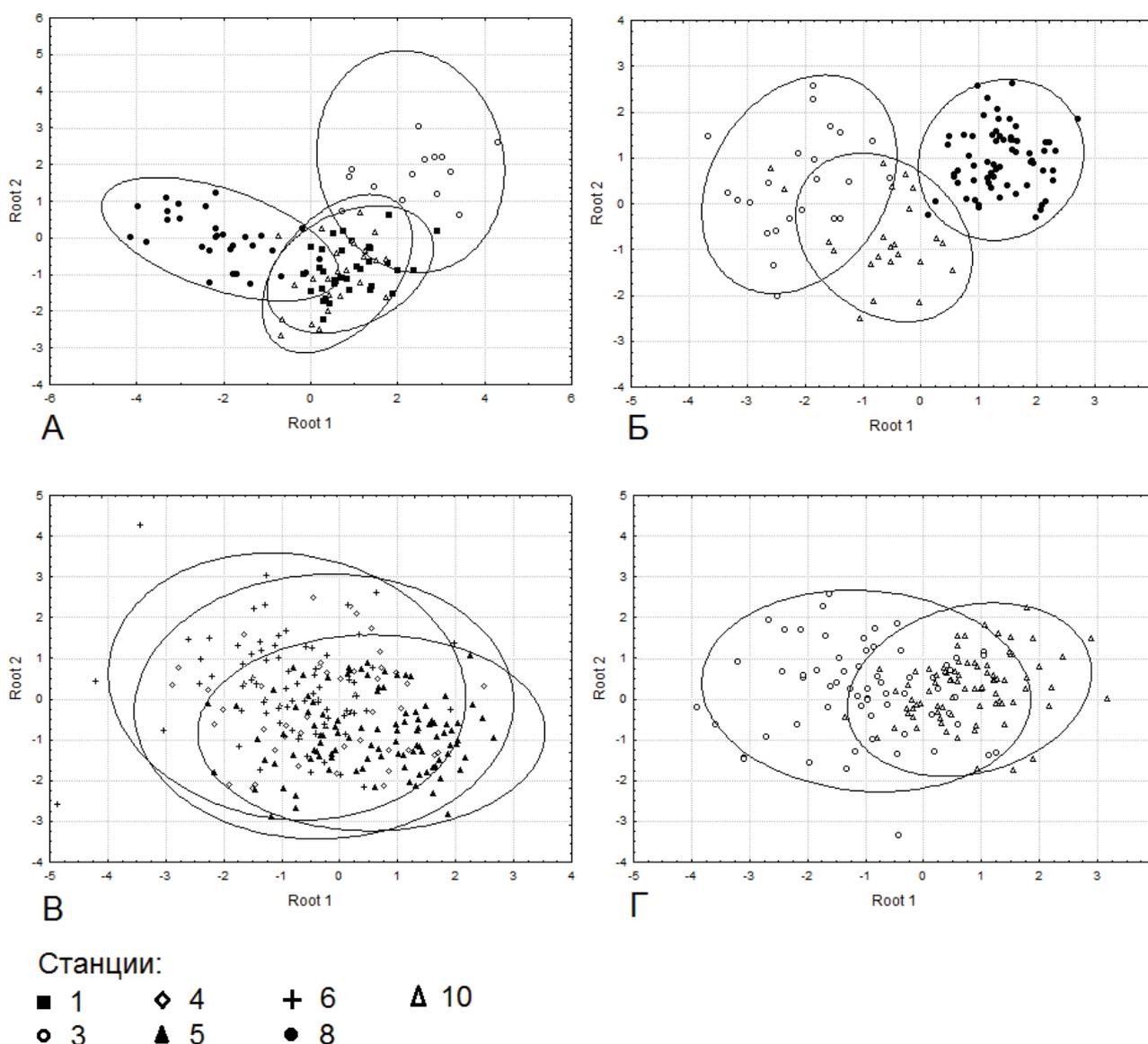


Рис. 3. Диаграммы рассеяния канонических значений в пространстве главных дискриминирующих корней при анализе морфометрических характеристик раковин живородки на различных участках Новосибирского водохранилища. А – группа с ВР 10.1–15.0 мм (станции 1, 3, 8, 10); Б – группа с ВР 15.1–20.0 мм (станции 3, 8, 10); В – группа с ВР 15.1–20.0 мм (станции 4, 5, 6); Г – группа с ВР >25.0 мм (станции 3, 10).

На рисунке 3 в качестве примеров представлены результаты канонического анализа пространственной (между разными участками водохранилища) изменчивости по некоторым наиболее крупным выборкам. Раковины живородок, отобранных на участках со сходными условиями (станции 1 и 10 – зарастающая литораль; станции 4, 5 и 6 – русловая часть водохранилища со средними глубинами), практически не отличаются между собой по пропорциям (рис. 3 А, В). В то же время при сравнении выборок с участков с различными условиями (например, станция 3 – самая глубоководная и станции 8, 10 – мелководья) обнаруживаются заметные различия, которые можно проследить на нескольких размерных группах (рис. 3 А, Б, Г). Среди моллюсков, отобранных на мелководных участках, достаточно сильно обособлена выборка со станции 8 в Бердском заливе в нижней части водохранилища (рис. 3 А, Б.). По гидрохимическим данным [Многолетняя динамика..., 2014] Бердский залив – наиболее загрязнённый участок водохранилища, характеризующийся повышенным по сравнению с другими зонами водоёма содержанием органических и биогенных веществ, что, по-видимому, влияет на рост раковины моллюсков.

Анализ межгодовых различий морфометрических характеристик раковин был выполнен для станции 3, для которой удалось сформировать наиболее представительную выборку, собранную в разные годы (группа с высотой раковины более 25.0 мм). Значительный временной охват (2010–2014 гг.) исключает формирование выборки из особей одной генерации. По результатам канонического анализа выявлено, что межгодовые различия незначительны и недостоверны (рис. 4). Стабильность конхологических характеристик во времени была отмечена и при исследовании живородок, собранных в разные годы в одних и тех же биотопах в водоёмах в пределах естественного ареала [Жадин, 1928; Хлус, Хлус, 2015].

Для выявления экологических факторов, влияющих на пропорции раковин живородки, дополнительно были сформированы выборки, различающиеся по глубине, прозрачности и характеру грунта в точке отбора. Среди исследованных факторов статистически значимые различия морфометрических индексов раковин отмечены только для выборок, отобранных на разных глубинах. Обнаружено, что раковины живородки из местообитаний с большей глубиной, как правило, более низкие

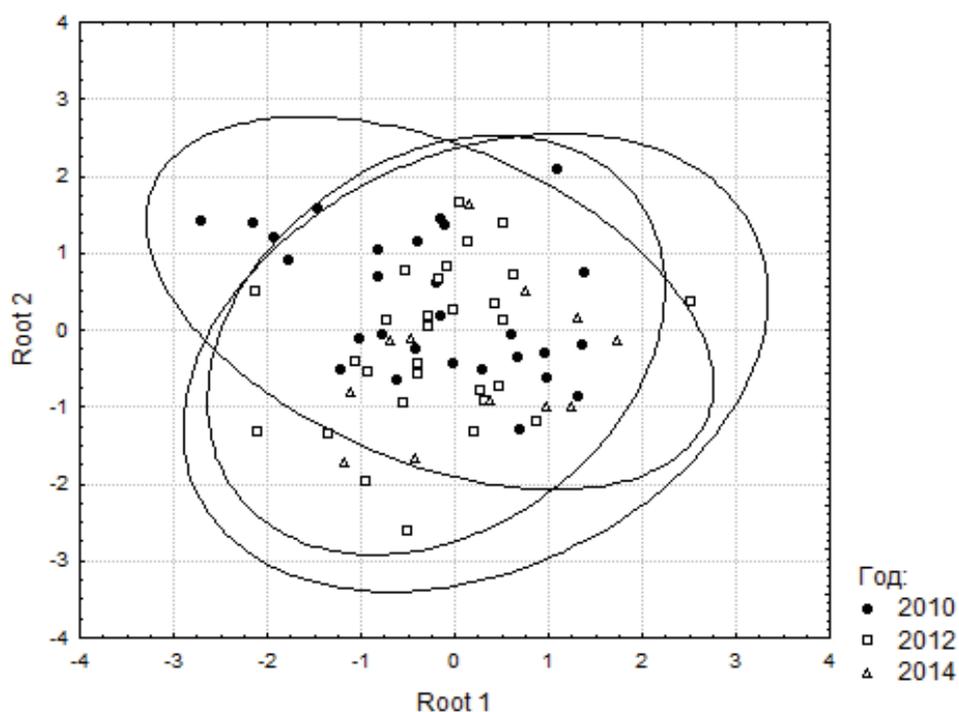


Рис. 4. Диаграмма рассеяния канонических значений в пространстве главных дискриминирующих корней при анализе морфометрических характеристик раковин живородки разных лет сбора (группа с ВР >25.0 мм, станция 3).

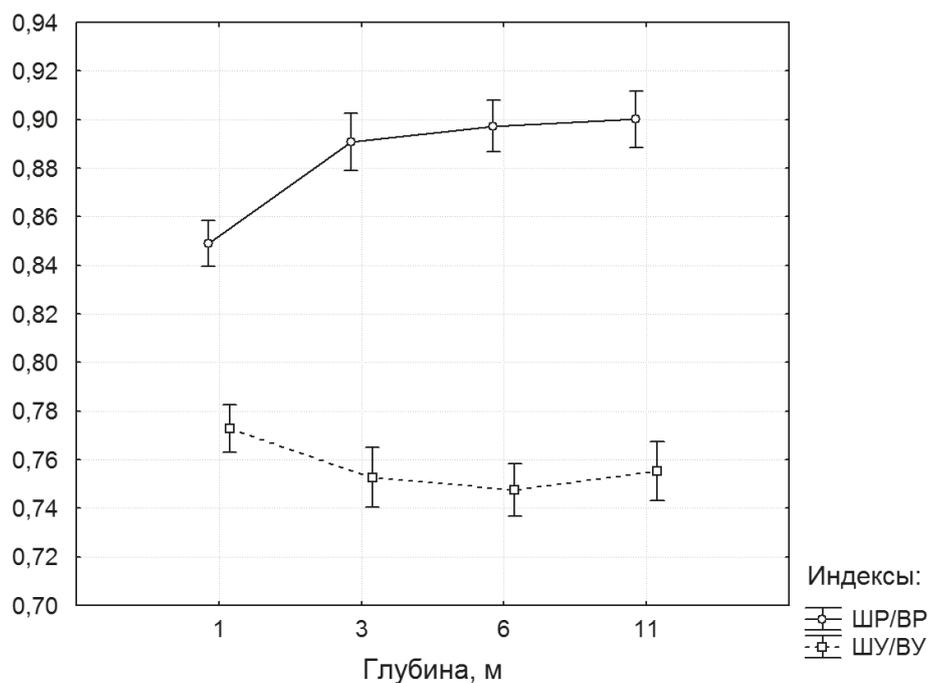


Рис. 5. Связь некоторых морфометрических индексов раковины живородки обыкновенной с глубиной местообитания (группа с ВР 15.1–20 мм).

и широкие, чем на прибрежных участках. В качестве примера на рисунке 5 показана связь пропорций раковины с глубиной местообитания у размерной группы 15.1–20.0 мм (для этой группы имелись наиболее крупные и сравнимые по объёму выборки с различных глубин). Статистически значимо с глубиной местообитания связаны индексы: ШР/ВР ($F = 22.4$; $p < 0.001$) и ШУ/ВУ ($F = 4.5$; $p = 0.004$).

Обсуждение

Влиянию различных экологических факторов на морфометрические особенности раковин моллюсков посвящено значительное число исследований, выполненных как на пресноводных, так и на морских видах, как на двустворчатых, так и различных семействах брюхоногих моллюсков. Среди факторов, влияющих на форму раковины, называют тип водоёма (река, озеро, пруд), тип субстрата, скорость течения, температуру воды, гидрохимические характеристики и трофические условия в водоёме [Chiu et al., 2002; Caill-Milly et al., 2012; Paolucci et al., 2014; Cazenave, Zanatta, 2016].

У обыкновенной живородки в естественном ареале отмечено наличие нескольких

морфологических вариаций, населяющих различные биотопы в системе: река – затон – пойменное озеро. Так, в бассейне Оки живородки речной морфы отличаются меньшими размерами по сравнению с обитающими в пойменных озёрах, при этом они имеют наиболее стройную раковину [Жадин, 1928]. Для бассейна Днепра было продемонстрировано [Мирошниченко, 1958], что речная и озёрная морфы *Viviparus viviparus* разнокачественны также и биологически: плодовитость обитающих в реке выше, чем у тех, которые обитают в пойменных озёрах.

Ю.С. Рябцевой [2013, 2014] установлены различия в размерах и пропорциях раковины *V. viviparus* для разных водоёмов в пределах Украины. Живородки из малой реки Буча (Киевская обл.) характеризовались меньшими размерами при одинаковом количестве оборотов, чем моллюски того же вида из крупной реки Южный Буг (Николаевская обл.). Однако морфометрические характеристики эмбриональной раковины моллюсков из этих популяций не отличались. Это может косвенно свидетельствовать о ведущей роли условий конкретного местообитания в появлении морфологических различий.

Увеличению морфологической пластичности моллюсков способствует обитание в водоёмах с высоким пространственно-временным разнообразием условий среды обитания [Solas et al., 2013]. Новосибирское водохранилище – крупный и разнообразный по условиям среды обитания водоём. Основными факторами, имеющими наибольшую пространственную неоднородность в пределах водохранилища, являются глубина, температурный режим, гидрологические особенности, обилие макрофитов.

Одним из факторов морфологической дифференциации раковин живородок в Новосибирском вдхр. является глубина обитания моллюсков. На более глубоких участках водохранилища раковины *V. viviparus* шире и ниже, чем на прибрежных участках. Менее вытянутые раковины формируются у вивипарид с более низкой скоростью роста [Chiu et al., 2002]. Основной причиной снижения скорости роста являются неблагоприятные условия обитания моллюсков, в том числе недостаток трофических ресурсов, низкая температура воды, низкая концентрация кальция в воде. Формирование менее вытянутых раковин при неблагоприятных условиях среды ранее было отмечено как у пресноводных моллюсков, например, вивипарид *Cipangopaludina chinensis* [Chiu et al., 2002], так и у морских, например, *Ruditapes philippinarum* [Caill-Milly et al., 2012].

Наибольшая глубина, на которой отмечены живородки, составляет 11 м. На такой глубине температурный режим уже заметно отличается от такового на мелководьях. Например, в период отбора проб (в июле) температура воды на мелководьях в заливах водохранилища достигала 25 °С, а в те же даты на глубинах более 5 м она составляла 18.8–20.4 °С. Различия температурного режима важны для пойкилотермных организмов, к которым относятся брюхоногие моллюски, и могут приводить к различиям в скорости роста, что уже и было отмечено у живородок Новосибирского вдхр. [Кузменкин, 2014].

Другой возможный фактор возникновения межпопуляционных различий морфометрических показателей у живородок Новосибирского вдхр. – различия в обеспеченности

пищей. Показано, что содержание изотопов ^{13}C и ^{15}N в мышцах этого моллюска существенно отличается на отдельных участках водохранилища, что может косвенно свидетельствовать о различиях ассимилированной моллюсками пищи [Яныгина, Волгина, 2019]. Основным видом пищи для обыкновенной живородки служит детрит (бактериальный и водорослевый) [Цихон-Луканина, 1987]. Его наличие в достаточном количестве считается условием развития популяций данного вида. В работе по живородкам бассейна Днепра [Мирошниченко, 1958] различия в пропорциях раковины и плодовитости речной и озёрной морф связываются именно с различием условий питания моллюсков – в р. Днепр, по наблюдениям автора, обеспеченность бактериальным детритом выше, чем в пойменных озёрах.

Для среднего участка Новосибирского вдхр., характеризующегося наиболее высокими значениями численности и биомассы *V. viviparus*, характерны минимальные значения уровня развития фитопланктона (по содержанию хлорофилла а), что связано с перестройкой речного фитопланктонного комплекса видов на озёрный [Котовщиков, Яныгина, 2018]. Возможно, в условиях литорали в данной части водохранилища живородки интенсивнее потребляют остатки макрофитов.

Ещё одним фактором, способствующим формированию более коротких и широких раковин, являются илистые грунты. Считается, что широким раковинам проще удержаться на поверхности рыхлых донных отложений [Caill-Milly et al., 2012]. Однако для живородок, обитающих в Новосибирском вдхр., нами не отмечено статистически значимых различий формы раковины на разнообразных грунтах.

Гидрохимический режим разных участков Новосибирского вдхр., вероятнее всего, не является ведущим фактором наблюдаемых различий формы раковин живородок. Особенности гидрохимического режима в водохранилище определяются преимущественно динамикой поступления веществ с притоком р. Обь. Различные участки водохранилища характеризуются значительной сезонной изменчивостью гидрохимических показателей

при слабо выраженных межгодовых и пространственных (между участками) различиях [Многолетняя динамика..., 2014]. Лишь воды Бердского залива отличаются несколько повышенной концентрацией биогенов. Учитывая длительные (4–5 лет) жизненные циклы *V. viviparus*, можно предположить, что моллюски обитают в широком диапазоне гидрохимических условий. При этом значения гидрохимических показателей, как правило, не выходят за границы оптимального для данного вида уровня [Яныгина, 2011].

Формированию на разных участках Новосибирского вдхр. популяций живородок, различающихся по форме раковины, способствует невысокая подвижность моллюсков. В естественных условиях вивипариды передвигаются со скоростью не выше 1 км в год [Karpes, Naase, 2012], что в сочетании с высокой плодовитостью (до 85 эмбрионов на одну самку по данным В.И. Жадина [1928]) приводит к формированию больших агрегаций моллюсков. Отмеченные нами конхологические различия между многими участками Новосибирского вдхр. при их межгодовом сходстве на одном и том же участке могут свидетельствовать о формировании довольно обособленных популяций моллюсков в удалённых друг от друга частях водохранилища, а также о существенной неоднородности условий обитания моллюсков в пределах водохранилища, что отражается в различиях темпов роста и, соответственно, характеристик раковин.

Заключение

Таким образом, на разных участках Новосибирского вдхр. формируются сравнительно обособленные популяции обыкновенной живородки, различающиеся по некоторым параметрам формы раковины. Отмечена статистически значимая связь пространственной дифференциации формы раковин и глубины местообитания. На больших глубинах раковины живородок шире и короче, чем на прибрежных участках. Наблюдаемая морфологическая дифференциация популяций вида на различающихся по глубине участках Новосибирского вдхр. может быть обусловлена несколькими причинами, среди которых

ведущую роль могут иметь различия температурного режима и уровня обеспеченности пищей. Отмеченные различия формы раковины *V. viviparus* могут свидетельствовать о способности этого вида к быстрой адаптации к новым условиям обитания, что является одной из вероятных причин успешного освоения обыкновенной живородкой водоёмов за пределами её естественного ареала.

Финансирование работы

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований, грант № 18-04-01001.

Конфликт интересов

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов

Соблюдение этических стандартов

Статья не содержит никаких исследований с участием животных в экспериментах, выполненных кем-либо из авторов.

Литература

- Анистратенко В.В., Анистратенко О.Ю. Фауна Украины. Т. 29: Моллюски. Вып. 1. Кн. 1: Класс Панцирные, или Хитоны, класс Брюхоногие – Cyclobranchia, Scutibranchia, Pectinibranchia (часть). Киев: Велес, 2001. 240 с.
- Берёзкина Г.В., Аракелова Е.С. Жизненные циклы и рост некоторых гребнежаберных моллюсков (Gastropoda: Pectinibranchia) в водоёмах Европейской части России // Труды Зоологического института РАН. 2010. Т. 314. № 1. С. 80–92.
- Жадин В.И. Исследования по экологии и изменчивости *Vivipara fasciata* Mull. Саратов, 1928. 94 с.
- Жадин В.И. Моллюски пресных и солоноватых вод СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1952. 376 с.
- Котовщиков А.В., Яныгина Л.В. Пространственное распределение содержания хлорофилла а в Новосибирском водохранилище // Известия Алтайского отделения Русского географического общества. 2018. № 3. С. 46–52.
- Кузменкин Д.В. Морфометрическая характеристика и некоторые особенности роста живородки обыкновенной *Viviparus viviparus* (L.) в условиях Новосибирского водохранилища // Алтайский зоологический журнал. 2014. № 8. С. 3–10.
- Методика изучения биогеоценозов внутренних водоёмов / Отв. ред. Ф.Д. Мордухай-Болтовской. М.: Наука, 1975. 240 с.

- Мирошниченко А.З. Плодовитость пресноводного моллюска *Viviparus viviparus* L. // Зоологический журнал. 1958. Т. 37. № 11. С. 1635–1644.
- Многолетняя динамика водно-экологического режима Новосибирского водохранилища / Отв. ред. О.Ф. Васильев; Российская академия наук, Сибирское отделение, Институт водных и экологических проблем. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2014. 391 с.
- Рябцева Ю.С. Брюхоногие моллюски семейства Viviparidae Gray, 1847 Европы (сравнительная морфология и особенности биологии): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Киев, 2013. 22 с.
- Рябцева Ю.С. Внутривидовая изменчивость брюхоногих моллюсков рода *Viviparus* в водоёмах Украины // Вісник Черкаського університету. Серія «Біологічні науки». 2014. № 2 (295). С. 93–99.
- Селезнёва М.В. Оценка современного экологического состояния Новосибирского водохранилища по структурно-функциональным показателям сообществ макрозообентоса: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 2005. 21 с.
- Старобогатов Я.И., Прозорова Л.А., Богатов В.В., Саенко Е.М. Моллюски // Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. СПб, 2004. Т. 6. С. 9–491.
- Хлус Л.Н., Хлус К.Н. Конхологическая изменчивость *Viviparus viviparus* L. (Gastropoda: Vivipariformes) из разных частей ареала: корреляционный анализ // Экологический мониторинг и биоразнообразие. 2015. № 3. С. 105–108.
- Хохуткин И.М., Винарский М.В., Гребенников М.Е. Моллюски Урала и прилегающих территорий. Семейство Прудовиковые Lymnaeidae (Gastropoda, Pulmonata, Lymnaeiformes). Ч. 1. Екатеринбург: Голицынский, 2009. 156 с.
- Цихон-Луканина Е.А. Трофология водных моллюсков. М.: Наука, 1987. 176 с.
- Яныгина Л.В. Роль *Viviparus viviparus* (L.) (Gastropoda, Viviparidae) в формировании сообществ макрозообентоса Новосибирского водохранилища // Российский журнал биологических инвазий. 2011. № 4. С. 98–107.
- Яныгина Л.В., Волгина Д.Д. Стабильные изотопы углерода и азота в органическом матриксе раковин чужеродных моллюсков *Viviparus viviparus* (Linnaeus, 1758) Новосибирского водохранилища // Acta Biologica Sibirica. 2019. Т. 5. № 4. С. 60–65. doi: 10.14258/abs.v5.i4.7054.
- Aksenova O.V., Bolotov I.N., Gofarov M.Yu., Kondakov A.V., Vinarski M.V., Bespalaya Yu.V., Kolosova Yu.S., Palatov D.M., Sokolova S.E., Spitsyn V.M., Tomilova A.A., Travina O.V., Vikhrev I.V. Species richness, molecular taxonomy and biogeography of the radicine pond snails (Gastropoda: Lymnaeidae) in the Old World // Scientific Reports. 2018. Vol. 8. P. 1–17.
- Caill-Milly N., Bru N., Mahé K., Borie C., D'Amico F. Shell Shape Analysis and Spatial Allometry Patterns of Manila Clam (*Ruditapes philippinarum*) in a Mesotidal Coastal Lagoon // Journal of Marine Biology. 2012. Vol. 2012. 11 p. // (<https://www.hindawi.com/journals/jmb/2012/281206>). Проверено 12.04.2019.
- Cazenave K., Zanatta D.T. Environmental drivers of shell shape in a freshwater gastropod from small and large lakes // Freshwater science. 2016. Vol. 35. No. 3. P. 948–957.
- Chiu Y.-W., Chen H.-Ch., Lee S.-Ch., Chaolun A.Ch. Morphometric Analysis of Shell and Operculum Variations in the Viviparid Snail, *Cipangopaludina chinensis* (Mollusca: Gastropoda), in Taiwan // Zoological studies. 2002. Vol. 41. No. 3. P. 321–331.
- Glöer P. Die Süßwassergastropoden Nord- und Mitteleuropas: Bestimmungsschlüssel, Lebensweise, Verbreitung. Hackenheim: Conchbooks, 2002. 327 s.
- Kappes H., Haase P. Slow, but steady: dispersal of freshwater mollusks // Aquatic Sciences. 2012. Vol. 74. No. 1. P. 1–14.
- Paolucci E., Sardina P., Sylvester F., Perepelizin P.V., Zhan A., Ghabooli S., Cristescu M.E., Oliveira M.D., MacIsaac H.J. Morphological and genetic variability in an alien invasive mussel across an environmental gradient in South America // Limnology and Oceanography. 2013. Vol. 59. No. 2. P. 400–412.
- Solas M.R., Sepúlveda R.D., Brante A. Genetic variation of the shell morphology in *Acanthina monodon* (Gastropoda) in habitats with different wave exposure conditions // Aquatic Biology. 2013. Vol. 18. P. 253–260.
- Vinarski M.V. A comparative study of shell variation in two morphotypes of *Lymnaea stagnalis* (Mollusca: Gastropoda: Pulmonata) // Zoological Studies. 2014. Vol. 53 (69). 16 p. // (<http://www.zoologicalstudies.com/content/53/1/69>). Проверено 12.04.2019.
- Yanygina L.V., Vizer A.M. Long-term dynamics and current distribution of the River snail (*Viviparus viviparus*) in the Novosibirsk reservoir // Tomsk State University Journal of Biology. 2020. No. 49. P. 149–165. doi: 10.17223/19988591/49/8.

ENVIRONMENTAL FACTORS OF CONCHOLOGICAL VARIABILITY OF THE RIVER SNAIL *VIVIPARUS VIVIPARUS* (L., 1758) (MOLLUSCA: GASTROPODA) IN NOVOSIBIRSK RESERVOIR

© 2020 Kuzmenkin D.V.^{a, *}, Yanygina L.V.^{b, **}

^a Tigirek State Nature Reserve, Barnaul, 656043, Russia

^b Institute for Water and Environmental Problems of Siberian Branch of the RAS, Barnaul, 656038, Russia

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

The article contains the results on the study of shell variability of the river snail (*Viviparus viviparus* (L., 1758)), an alien species to Western Siberia, in the conditions of the Novosibirsk Reservoir. The conchological variability of the river snail was investigated using methods of discriminant and dispersion analysis. It has been revealed that in different parts of the reservoir separate populations of river snail are formed, which differ in the proportions of shells. A statistically significant relationship between the spatial differentiation of the shape of shells and the depth of habitat was noted. Differences in temperature and food availability in the coastal and relatively deep-water areas of the reservoir may have a leading role in morphological differentiation. The morphological changes in the river snail, which occurred in a short time since the appearance of this species in the Novosibirsk Reservoir, indicate their ability to adapt quickly and a high invasive potential of the species.

Keywords: *Viviparus viviparus*, shell, morphology, environmental factors, Novosibirsk Reservoir, invasions.