

УДК 594.32:575.18

Межжерин С. В.¹, Андрийчук Т. В.², Бабко Р. В.¹, Кузьмина Т. Н.³

**ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ АЛЬТЕРНАТИВНОСТЬ БЛИЗКИХ ВИДОВ
ПРЕСНОВОДНЫХ МОЛЛЮСКОВ ЖИВОРОДОК *VIVIPARUS*
VIVIPARUS И *V. CONTECTUS* (GASTROPODA, VIVIPARIDAE):
РЕТРОСПЕКТИВА И СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ**

¹ Институт зоологии им. И.И. Шмальгаузена НАН Украины,
01601, Киев ул. Б.Хмельницкого, 15,
e-mail: mezha@izan.kiev.ua, rbabko@ukr.net

² Житомирский государственный университет имени Ивана Франко,
10008, Житомир, ул. Большая Бердичевская, 40.

³ Сумский государственный университет, 40007,
Сумы, ул. Римского-Корсакова, 2, e-mail: kuzmina_tm@ukr.net

Ключевые слова: динамика численности, моллюски живородки, *Viviparidae*, экологическая ниша.

Не вызывает сомнений, что хозяйственная деятельность во второй половине 20-го столетия в Украине определила значительное сокращение видового разнообразия и, как следствие, структурные изменения как в наземных, так и в водных экосистемах. При этом одним из ключевых факторов, определивших направленность и интенсивность негативных процессов, явились начатые в 50-е годы масштабная мелиорация и зарегулирование рек плотинами, кардинально изменившие гидрологические параметры большинства водотоков. Речные системы, представляющие собой единство русловой и пойменной подсистем, с их эволюционно стабилизированной саморегулирующей способностью, уступили место неустойчивым экосистемам прудов и водохранилищ, подверженным регрессивным сукцессиям. Вследствие этого критически сократилось количество экологических ниш значительного числа аборигенных видов, что поставило их популяции в положение исчезающих. Их место занимают организмы с широкой экологической толерантностью, или виды-вселенцы, способные быстро вытеснять местные «эквиваленты», как это имеет место с вытеснением карасем китайским (*Carassius auratus*) карася обыкновенного (*Carassius carassius*) [1-4]. В трансформированных речных системах виды-эврибионты и вселенцы вышли на лидирующие позиции по численности и биомассе. Появившись в водоемах Украины совсем недавно, они становятся основными потребителями ресурсной базы водоемов. В контексте вышеизложенного, наиболее уязвимыми среди местной фауны оказались реофильные виды, численность и разнообразие которых в Украине сократилось до критического уровня [5]. Среди представителей различных

трофических групп, в реках на несколько порядков снизилась численность фильтраторов, особенно представителей Unionidae [6].

На фоне быстрой трансформации среды обитания, особый интерес представляет вопрос направленных изменений пространственной и количественной структуры популяций таксономически и экологически близких видов. Данный вопрос может быть рассмотрен на примере обычных в водоемах Украины брюхоногих моллюсков живородок – *Viviparus viviparus* и *V. contectus*. Экологические ниши обоих видов считаются достаточно близкими [7]. Однако *V. contectus* принято считать видом с более выраженной стенотопностью, популяции которого пространственно ограничены участками с незначительным водообменом, заросшими высшей водной растительностью. В целом, *V. contectus* обычен в мелких пойменных водоемах и небольших реках с медленным течением. В отличие от *V. contectus*, *V. viviparus* гораздо менее притязателен, а его диапазон мест обитания шире. Он может формировать поселения на различных донных осадках и в более широком диапазоне скоростей течения. Этот вид встречается как в реках и озерах, так и в искусственных водоемах различного типа, в том числе и в каналах с быстрым течением. Известно также, что *V. viviparus* – вид более холодолюбивый, и его ареал, кроме Европы, охватывает и Западную Сибирь. На сегодня считается, что в Западной Европе оба вида имеют выраженную тенденцию к сокращению численности популяций [8].

С учетом вышеизложенного, имеющиеся в музейных фондах Украины коллекционные материалы, собранные более чем за 100 лет (с конца XIX ст.), позволили провести ретроспективную реконструкцию возможных изменений относительного обилия этих видов, начиная с конца XIX столетия, и сравнить их с современными данными.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материалом для данной работы послужили коллекции Национального научно-природоведческого музея (ННПМ) НАНУ (г. Киев) и Государственного природоведческого музея (ГПМ) (г. Львов), а также количественные исследования моллюсков в ряде левобережных притоков Днестра и ряда рек на западе Украины за период 2000 – 2012 гг.

Материал, хранящийся в фондах ННПМ, представлен, главным образом, экземплярами, добытыми в водоемах бассейна Днестра за период 1947-2003 гг. При этом *V. viviparus* представлен в 229 выборках 4119 экземплярами, а *V. contectus* 716 экземплярами из 61 выборки. В коллекционных фондах ГПМ имеется материал, собранный с 1875 года: *V. contectus* присутствует в 41 выборке в количестве 281 экземпляра, а *V. viviparus* в 21 выборке 319 экземпляров. По годам количество экземпляров представлено следующим образом: за период 1875/1900 гг. – 178, за 1930-е годы – 130, за 1950-е – 43, за 1960-е – 411, 1970-е – 418, 1980-е – 3225, 1990 – 752, 2000-е – 213 экз.

Для уточнения современного соотношения видов в природе и их биотопической приуроченности проанализированы материалы натурных исследований за период 2000/12 годов. Количественные пробы собирали в реках Десна, Сейм, Ворскла и Псел и их пойменных водоемах. Пробы отбирали в трех повторностях скребком с площади 0,5 м². Моллюсков фиксировали формалином или этиловым спиртом. Всего в анализе использовали 120 количественных проб (из Десны, Сейма и Псла). Кроме того при анализе современного состояния использовались 37 выборок живородок, собранные по всей территории Украины, для популяционно-генетических и популяционно-биологических исследований.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ДИСКУССИЯ

Ретроспектива. Анализ полученных результатов относительно представленности *V. contectus* / *V. viviparus* с конца XIX до середины XX столетия и во второй половине XX столетия демонстрирует выраженные противоположные тенденции (рис. 1). В конце XIX – начале XX столетия в сборах преобладали *V. contectus*: соответственно на 1 особь *V. contectus* приходится 1,1 особей *V. viviparus*, а на 1 выборку первого вида только 0,5 выборки второго. Во второй половине XX столетия на 1 единицу хранения *V. contectus* приходится 5,6 *V. viviparus*, а на уровне выборок это соотношение составляет 1 к 3,5.

Как демонстрирует диаграмма (рис. 1), в первой половине XX столетия численность популяций *V. contectus* отчетливо снижается на фоне роста в выборках *V. viviparus*. Если в последней четверти XIX века доля особей *V. contectus* в коллекциях составила 82%, а в 1930-х годах она еще преобладала над живородкой на уровне 60%, то со второй половины XX столетия наблюдается резкое снижение доли этого вида в выборках. В 1950-х годах доля *V. contectus* сокращается до 10%.

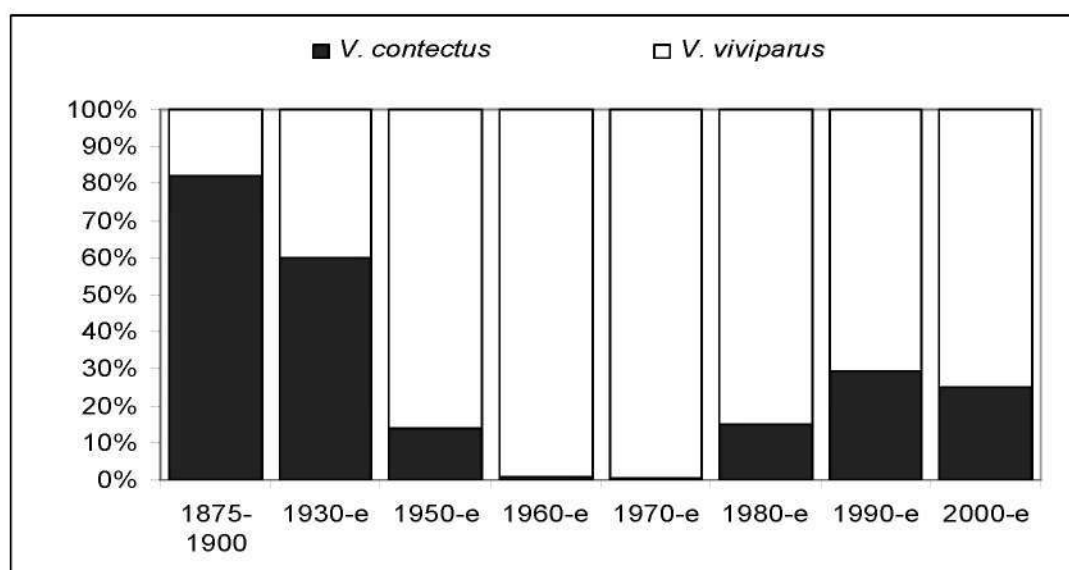


Рис. 1. Соотношение числа особей *V. contectus* / *V. viviparus* в сборах, представленных в коллекциях музеев ГПМ и ННПМ.

Резкое снижение в 1950-е годы в выборках доли *V. contectus* совпадает с началом широко развернутой в Украине программы мелиорации и гидростроительства. В 1960-70-е годы, в период активной фазы реализации программы осушения пойм, их сельскохозяйственного освоения и одновременно широкомасштабного сооружения ГЭС на малых и средних реках, доля *V. contectus* снизилась до 1%. Начиная с 1980-х гг., когда, в силу утраты плодородия промывных пойменных почв, интерес к их хозяйственному использованию снизился, и, соответственно, снизилась нагрузка на пойменные водоемы, наблюдается незначительное увеличение в выборках доли *V. contectus* – до 14%.

В дальнейшем отсутствие хозяйственной активности в пределах деградировавших пойм, очевидно, способствовало частичному восстановлению популяций *V. contectus*: доля этого вида возросла и в сериях 1980-2000-х годов она составляла от 25 до 30%. Однако, с учетом вероятной поправки на возможное присутствие субъективного желания коллекторов собрать больше экземпляров редкого вида, можно предположить, что возрастание численности *V. contectus*, если и имело место, то, вероятно, оно было существенно ниже того, что демонстрирует нам анализ коллекций.

В силу того, что материал, представляющий первую половину XX века и конец XIX века, собран в пределах Львовской, Тернопольской и Волынской областей, а вторую половину XX века репрезентирует материал из водоемов центральной и восточной Украины (бассейн Днепра), полученная общая тенденция, помимо факторной зависимости, может отражать и региональные особенности популяционных соотношений двух анализируемых видов.

Тем не менее, в пользу объективности выводов относительно общей тенденции, полученной на основе обобщения имеющихся материалов, говорит и тот факт, что в современных сборах (XXI ст.) с территории Западной Украины, хранящихся в ГПМ, наблюдается тенденция, противоположная той, что была 100 лет назад на этих территориях. Так, современное соотношение между особями *V. contectus*/*V. viviparus* выглядит как 1 к 2,8. Кроме того, данные количественных исследований популяций *V. contectus* и *V. viviparus* полученные на ряде левых притоков Днепра и ряде рек на западной Украине в период с 2000 по 2012 годы показывают, что реальная пропорция этих видов соответствует соотношению не менее чем 1 к 10.

При том, что тенденция в соотношении количественной представленности этих двух видов в современных водоемах Украины общая, закономерно, что в Западной Украине, где степень деградации речных пойм меньше, это соотношение не так резко смещено в сторону *V. viviparus*.

Экологическая альтернативность видов. Хотя оба вида встречаются в одних и тех же типах водоемов, однако их совместное обнаружение крайне редко (рис. 2). Будучи менее требовательным к параметрам среды, *V. viviparus*, в то же время, избегает условий, в которых встречается *V. contectus*. Такое пространственное разделение экологических ниш подтверждают и результаты анализа динамики популяций этих видов, наблюдаемые за последние 100 лет в различных водоемах Украины (рис. 2.).

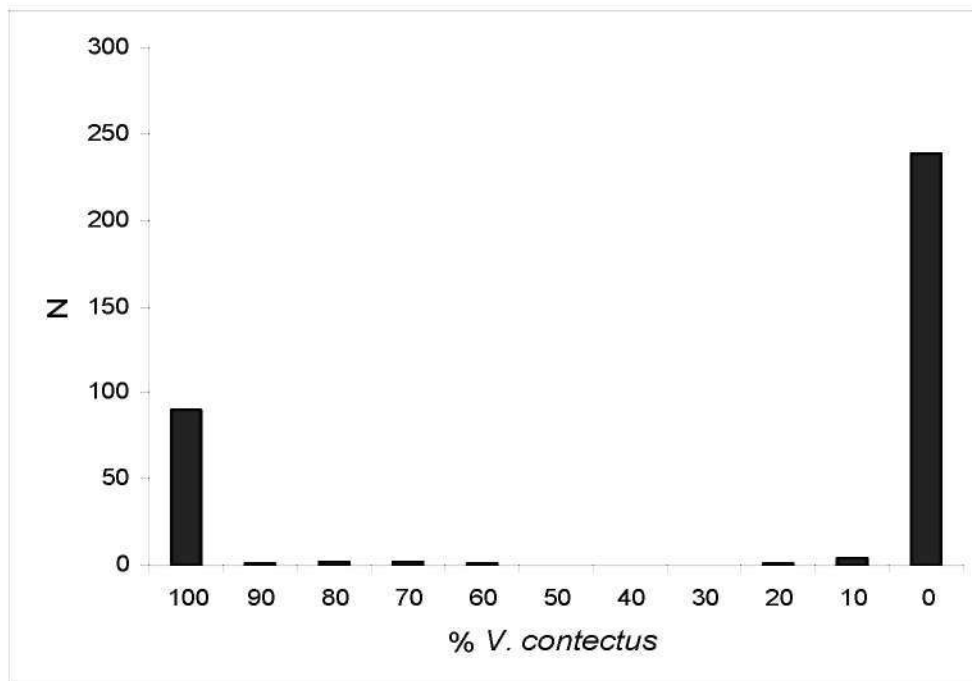


Рис. 2. Доля особей *V. contectus* в поселениях моллюсков рода *Viviparus* в водных системах Украины. По материалам коллекций зоологических музеев ГПМ и ННПМ, охватывающих период с 1875 по 2007 г.

О значительном расхождении параметров экологических ниш двух рассматриваемых видов свидетельствует отсутствие совместных поселений и, тем более, отсутствие случаев их равного представительства в поселениях. Так, при анализе 353 серий рода *Viviparus*, хранящихся в зоологических музеях, пробы, в которых совместно встречались оба вида, составили только 2,6%. При этом общие поселения наблюдали только в реках: Стырь, Уж, Западный Буг, Случь. Перечисленные реки принадлежат к категории средних, для которых характерна большая экологическая емкость среды, обусловленная сложностью конфигурации русла и наличием развитой системы разнотипных пойменных водоемов.

В мелиорированных речных системах, отличающихся малым разнообразием условий, отсутствие совместной встречаемости *V. viviparus* и *V. contectus* обусловлено выпадением последнего вида из состава биоценоза. Из чего следует, что мелиорация и гидростроительство

способствуют сокращению жизненного пространства популяций *V. contectus*.

Детальный анализ состава малакофауны речных систем бассейна Среднего Днепра (табл. 1) показывает, что, несмотря на то, что рассматриваемые виды относятся к многочисленным, однако их совместное обитание можно рассматривать как исключение. При этом *V. contectus* обнаруживается исключительно в закрытых или малопроточных пойменных водоемах, в то время как *V. viviparus* распространен в русле и системе староречий с достаточно высоким водообменом. По-видимому, совместное обитание *V. viviparus* и *V. contectus* возможно лишь на определенных стадиях сукцессии пойменных озер, когда формируются условия, обеспечивающие перекрывание экологических ниш этих видов. Подобные условия имели место в одном из озер в пойме р. Псел, где были выявлены экземпляры *V. viviparus* и *V. contectus*. Весьма возможно, что подобные озера и старицы обеспечивали многочисленные места совместного присутствия обоих видов в континууме жизненного пространства ненарушенных речных систем.

Таблица 1.

Средняя плотность поселений моллюсков (ос./м²) в речных системах бассейна среднего Днепра

Вид	р. Псел (русло)	р. Псел (пойма)	р. Сейм	р. Десенка
<i>Viviparus viviparus</i>	41		11,3	385
<i>V. contectus</i>		45,2		
<i>Lymnaea stagnalis</i>		17,7		8,3
<i>Lymnaea</i> spp		1,3		7
<i>Planorbarius corneus</i>		3,9		2,7
<i>Planorbis</i> sp.		0,9		1,5
<i>Theodoxus fluviatilis</i>	26		12,2	6
<i>Lithoglyphus naticoides</i>	206		238,1	13
<i>Bithynia tentaculata</i>	3,7		0,8	40,7
<i>Cincinna ambigua</i>			1,2	
<i>Unio pictorum</i>	12,3		2,9	8
<i>Unio tumidus</i>	6,8		3,1	31,5
<i>Unio crassus</i>	1,7		1,2	
<i>Anodonta</i> spp.	2			4
<i>Dreissena polymorpha</i>			3	
<i>Musculium lacustre</i>		3,3		3,5
<i>Sphaerium</i> spp.	19,3	0	3,3	8
<i>Pisidium</i> spp.	29	0	12,2	
<i>Physa fontinalis</i>				8
<i>Valvata</i> spp.				5
<i>Anisius</i> spp				4
<i>Acroloxus lacustes</i>				11,3
Число стационаров	19	9	7	4

Таким образом, полученные результаты позволяют сделать вывод, что совместное обитание *V. viviparus* и *V. contectus* возможно лишь в условиях динамической стабильности речных экосистем с ненарушенным гидрологическим режимом. При этом экологическая ниша *V. contectus* ограничена лишь водоемами, находящимися на определенной стадии сукцессии, тогда как *V. viviparus* присутствует в значительно более широком спектре водоемов, включая русло. Очевидно, что мелиорация, как фактор унификации условий и в руслах, и в системе пойменных водоемов, способствует ограничению жизненного пространства *V. contectus* и его переходу в категорию редко встречаемых видов, в то время как *V. viviparus* толерирует изменяющимся условиям. Следует учесть, что выраженная альтернативность экологических предпочтений двух видов, в случае резких нарушений в экосистемах, будет приводить к скачкообразным замещениям одного вида другим. В данном случае стенобионтного *V. contectus* эврибионтным *V. viviparus*.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Согласно литературным данным и результатам анализа коллекционных материалов, более 100 лет назад в водоемах Европы и Украины из двух морфологически и экологически близких видов – *V. contectus* и *V. viviparus* более многочисленными были популяции *V. contectus*. Анализ материалов, содержащихся в музейных коллекциях, и исследования количественного развития популяций *V. contectus* и *V. viviparus* в притоках среднего Днепра показали, что за последние 100 лет имеющаяся в Европе тенденция сокращения численности популяций этих видов наблюдается и в Украине. При этом более многочисленные до середины XX столетия популяции *V. contectus*, в дальнейшем значительно уступают в численности популяциям *V. viviparus*.

Очевидно, что наблюдаемая тенденция, когда популяции вида, отдающего предпочтение непроточным водоемам, после тотального зарегулирования речной сети сокращают свою численность, а популяции вида, тяготеющего к условиям проточности, наращивают численность, противоречит теоретическим ожиданиям. Однако это свидетельствует о большей экологической пластичности *V. viviparus* в сравнении с *V. contectus*. Очевидно, в условиях природных рек *V. viviparus* ограничивал свое распространение слабопроточными старицами, закосьями и затонами, тогда как снижение скорости течения вследствие зарегулирования русел значительно расширило область его распространения, создав благоприятные для него условия в руслах. В то же время, приуроченный к стоячим водоемам *V. contectus* в результате осушения пойменных озер утратил большую часть своих местобитаний. Аналогичная ситуация наблюдается и с двумя видами карася. Карась обыкновенный (*Carassius carassius*), до глобального гидростроительства в Украине считавшийся одним из многочисленных и банальных видов, катастрофически сократил

свою численность, уступив жизненное пространство экологически пластичному адвентивному виду *C. auratus* (карась китайский) [5-7]. Тем не менее, причины исчезновения лимнофильных видов в условиях, когда реки из проточных систем трансформируются в стоячие и полупроточные, остаются дискуссионными [8]. Очевидно, ответ на этот вопрос лежит в той же плоскости, что и объяснение причин более высоких темпов вымирания *V. contectus* в сравнении с *V. viviparus*. По-видимому, изменение скорости течения запускает сложный комплекс факторных преобразований, ведущих к утрате важных для видов-стенотопов характеристик их природных местобитаний. В данном случае, мелиорация не только катастрофически сократила число пойменных водоемов, но и, что более важно, кардинально изменила качество среды обитания в них.

*Авторы выражают признательность кураторам фондов
С. Г. Погребняку и Н.В. Гураль-Сверловой за помощь и консультации при
обработке коллекций.*

ЛИТЕРАТУРА

1. Межжерин С.В., Лисецкий И.Л. Естественная гибридизация серебряного (*Carassius auratus*) и золотого (*C. carassius*) карасей: эволюционный феномен или поглощение одного вида другим? // Доповіді Національної академії наук України. 2004. №9. С.162-166.
2. Кокодій С.В. Природна гібридизація золотого карася *Carassius carassius* (L., 1758) зі сріблястим *C. auratus* L., 1758 s. lato в басейні Дніпра // Автореф. канд. біол. наук. Київ. 2010. 23 с.
3. Куліш А.В. Структура і динаміка поселень карасів (*Carassius Jarocki*, 1822) водойм Східної України // Автореф. канд. біол. наук. Київ. 2013. 23 с.
4. Демченко М.Ф. Некоторые вопросы биологии серебряного карася в Кременчугском водохранилище // Рыбное хозяйство (Киев). — 1981. — Вып. 32. — С. 43–47.
5. Межжерин С. В. Животные ресурсы Украины в свете стратегии устойчивого развития: аналитический справочник. Киев. Логос. 2008. 282 с.
6. Янович Л. М. Перлівницеві Unioninae Rafinesque, 1820 (*Bivalvia*) в сучасних екологічних умовах України (стан популяцій, особливості статевої структури і розмноження, біоценотичні зв'язки та фауна) // Автореферат дис. Доктора біол. наук Київ. 2013 48 с.
7. Властов Б.В., Матейкин П.В. Класс Брюхоногие моллюски (*Gastropoda*). /Жизнь животных. М.: Просвещение. 1988. С. 14-65.
8. <http://www.iucnredlist.org/details/155717/0>

**Межжерін С. В., Андрійчук Т.В., Бабко Р. В., Кузьміна Т. Н.
ЕКОЛОГІЧНА АЛЬТЕРНАТИВНІСТЬ БЛИЗЬКИХ ВИДІВ
ПРІСНОВОДНИХ МОЛЮСКІВ ЖИВОРОДОК *VIVIPARUS*
VIVIPARUS I *V. CONTECTUS* (GASTROPODA, VIVIPARIDAE):
РЕТРОСПЕКТИВА І СУЧАСНИЙ СТАН**

Ключові слова: динаміка чисельності , молюски живородки , *Viviparidae* , екологічна ніша

Аналіз колекцій зоологічних музеїв України за період з 1975 по 2007 роки показав неоднозначну динаміку відносної чисельності двох видів молюсків живородок. Якщо наприкінці 19 початку 20 ст. явно більш численним був *Viviparus contectus*, то з періоду глобального гідробудівництва, що почалося в 1950 -х роках, у водних системах став переважати *V. viviparus*. Причиною такої неоднозначної динаміки видів є їх екологічна альтернативність, пов'язана з вибором різних екологічних ніш і/або біотопів, і що проявляється у відсутності спільних поселень.

**Mezhzherin S.V., Andriichuk T.V., Babko R.V., Kuzmina T.N.
ENVIRONMENTAL ALTERNATIVENESS RELATED SPECIES OF
FRESHWATER MUSSELS LIVEBEARERS *VIVIPARUS* *VIVIPARUS*
AND *V. CONTECTUS* (GASTROPODA, VIVIPARIDAE):
RETROSPECTIVE AND CURRENT STATUS**

Keywords: *population dynamics* , *shellfish viviparus* , *Viviparidae*, *ecological niche*

Analysis collections of zoological museum of Ukraine for the period from 1975 to 2007 showed a trend of relative abundance of the two species of river snails of the genus *Viviparus*. If in the late 19th and early 20th st. was clearly more numerous *Viviparus contectus*, then a period from 1950s , in aqueous systems became dominant *V. viviparus*. The reason for this is ambiguous dynamics of species, their ecological alternatively related to the choice of different ecological niches and / or habitats , and manifests itself in the absence of joint settlements.